

Національна Академія Наук України
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена

На правах рукопису
УДК. 595.792.25

Кононова Світлана Василівна

Сцеліоніди Палеарктики (Hymenoptera, Scelionidae)
(морфо-біологічна і зоогеографічна
характеристика, еволюція, систематика)

03. 00. 09 - ентомологія

Автореферат
дисертації на здобуття вченого ступеня
доктора біологічних наук

Київ 1997

395.7
2 АВЗ 1.0017
Дисертацією є рукопис

ЛННБ України ім.В.Стефаника



00588456 (-)

Робота виконана у Відділі систем
та екологічних основ біометоду
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
Науковий консультант -
доктор біологічних наук, професор М. А. Козлов

Офіційні опоненти:

Доктор біологічних наук С. О. Білокобильський

Доктор біологічних наук В. О. Мамонтова

Доктор біологічних наук З. Ф. Ключко

Провідна установа - Національний педагогічний
університет ім. М. П. Драгоманова

Захист дисертації відбудеться "20" березня 1997 г.
о 10 годині на засіданні спеціалізованої Вченої Ради
д. 01. 85. 01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України за адресою: м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись в бібліотеці
Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Відгуки на автореферат (у 2-х примірниках, що завірені
печаткою) просимо надсилати за адресою: 252601, Київ-30,
МСП, вул. Б. Хмельницького, 15; вченому секретарю спецради

Автореферат надіслано "20" лютого 1997 г.

Вчений секретар
Спеціалізованої ради,
канд. біол. наук

В.В. Золотов

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність досліджень. Сцеліоніди (*Hymenoptera, Proctotrupoidea, Scelionidae*) - одна із найважливіших в практичному відношенні груп паразитичних перетинчастокрилих, характерна особливість яких - ендopаразитичний розвиток їх личинок в яйцях членистоногих, як правило, комах (внутрішня оофагія). Хазяями цієї групи іздців є групові кладки членистоногих з 11 рядів. В багатьох випадках сцеліоніди відіграють важливу роль в обмежуванні і пригніченні цілого ряду видів - серйозних шкідників сільськогосподарських, лісових і пасовищних культур, вони є природними регуляторами їх чисельності. Так представники ряду триб - *Sparasionini, Scelionini, Calliscelionini, Psilanteridini* - паразитують в яйцях прямокрилих; переважна більшість представників триби *Gryonini* - паразити яєць клопів та деяких метеликів. Теленоміни, особливо *Trissolcus* та *Telenomus* - найважливіші регулятори чисельності багатьох шкідників сільськогосподарських і лісових культур, таких, наприклад, як шкідлива черепашка, гостроголові та хрестоцвітні клопи, гедзі, сибірський, сосновий та кільчастий шовкопряди. Деяких з них, як в Україні, так і за її межами, використовують для біологічної боротьби з шкідниками.

Дослідження сцеліонід представляє також неабиякий теоретичний інтерес. На прикладі цієї групи з'ясовуються численні питання з адаптивної еволюції в зв'язку з широким освоєнням сцеліонідами різноманітних груп хазяїв; вирішуються деякі актуальні питання динаміки чисельності комах, шляхів становлення паразитизму та трофічної спеціалізації перетинчастокрилих. Для розуміння еволюційного розвитку сцеліонід, їх взаємовідношень з іншими групами проктотрупоїдних іздців, особливий інтерес представляють викопні сцеліоніди, які відомі із крейдяного періоду.

Однак незважаючи на значний об'єм родини та на безсумнівне практичне її значення, сцеліоніди довгий час залишались недостатньо вивченою групою, особливо в колишньому Радянському Союзі. Дослідження фауни і систематики іздців - сцеліонід Палеарктики носило (за невеликим винятком) фрагментарний характер. В світовій літературі до останнього часу не було зведених публікацій, які б узагальнювали дані усіх відомих досліджень з фауни, систематики, екології та господарського значення сцеліонід Палеарктики. Останні класифікаційні схеми родини були опубліковані майже 70 років тому (Kieffer, 1926).

ДНБ ім. В. Степановича
АН УРСР

Таким чином в зв'язку з важливим господарським значенням сцеліонід та їх надзвичайно цікавою і різноманітною біологією, необхідність вивчення їх фауни, систематики (хоч би з метою діагностики) та поширення в Палеарктиці не викликає сумніву. Такі дослідження дають можливість правильно оцінити роль сцеліонід в природних екосистемах, в сільському та лісовому господарстві.

Мета та завдання дослідження. Основна мета дослідження - фундаментальне монографічне узагальнення фауно-екологічного і таксономічного вивчення сцеліонід Палеарктики. Вищезгадана мета була реалізована шляхом вирішення таких завдань:

1. Вивчення порівняльної морфології дорослих сцеліонід з метою розробки їх класифікації.
2. Узагальнення даних, які стосуються преімагінальних стадій розвитку сцеліонід, та їх використання при вирішенні питань філогенії і систематики групи.
3. Вивчення екології сцеліонід і в першу чергу - обсягу їх трофічної спеціалізації; з'ясування значення характеру трофічної спеціалізації для класифікації.
4. Аналіз особливостей географічного поширення сцеліонід фауни Палеарктики.
5. Установлення найбільш імовірних шляхів еволюції сцеліонід, філогенетичних відношень надвидових таксонів.
6. Розробка природної системи родини.

Наукова новизна роботи. Робота є оригінальним дослідженням, основою якого є вивчення колекційного матеріалу. Всього для фауни Палеарктики встановлено майже 700 видів з 52 родів (на початок наших досліджень для території СРСР було відомо біля 40 видів сцеліонід). Вперше подано монографічно опрацьований матеріал з підродини *Telesinae* і трибам *Baeni* і *Idrini*, який включає близько 200 видів, 2 роди і майже 100 видів із яких нові для науки.

Таке вивчення дало можливість розширити нашу уяву про еволюційну значимість цілого ряду морфологічних ознак сцеліонід, уточнити та з'ясувати напрямки основних еволюційних перетворень стосовно будови вусиків, кінцівок, черевця, жилкування крил і т.ін; установити загальний для всієї родини *Scelionidae* характер екологічної спеціалізації до хазяїв; уточнити таксономічні критерії надродових, а також родових і видових таксонів сцеліонід і на цій основі по новому представити систему групи. Внаслідок проведення зоогеографічного аналізу вперше зроблено кількісну оцінку фауни сцеліонід Палеарктики, подано їх зонально-ландшафтний розподіл.

Теоретичне та практичне значення. Результати досліджень є суттєвим внеском до вивчення морфології, еволюції, філогенії, систематики та поширення важливої в практичному відношенні родини паразитичних перетинчастокрилих комах. На основі використання всебічного підходу до вивчення групи розроблені уявлення про морфо-еволюційний розвиток сцелонід, визначено основний напрямок в еволюції групи. Показано, що еволюційний розвиток сцелонід визначається широкою адаптивною радіацією в зв'язку з освоєнням ними різноманітних груп хазяїв. Відзначено адаптації різних рівнів, які визначають спеціалізацію як до систематично близьких груп хазяїв, так і до освоєння нових. Розглянуті можливі шляхи становлення паразитизму у деяких сцелонід. Встановлена загальна для всієї родини *Scelionidae* характеристика екологічної спеціалізації до хазяїв. Виходячи з установлених закономірностей морфо-біологічної еволюції сцелонід запропонована їх оригінальна класифікація.

Одержані дані лягли в основу перших оригінальних визначників з фауни сцелонід колишнього СРСР, а також з його окремих регіонів, які дають можливість ідентифікувати види сцелонід. Визначники мають безпосередній вихід в практику, бо є посібниками для фахівців, які займаються проблемами охорони і раціонального використання тваринного світу. Оригінальні визначальні таблиці сцелонід фауни СРСР, Далекого Сходу та України адресовані фахівцям із захисту рослин.

Апробація роботи. Матеріали дисертаційної роботи доповідались на засіданні Відділу систематики ентомофагів і екологічних основ біометоду Інституту зоології НАН України (Київ, 1997). Окремі розділи дисертації доповідалися і обговорювалися на з'їзді Українського ентомологічного товариства (Ужгород, 1980); на XII Міжнародному симпозіумі з ентомофауни Середньої Європи (Київ, 1988); на Міжнародній конференції "Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона" (Ужгород, 1993).

Публікація результатів. За матеріалами дисертації опубліковано 44 роботи, із них 4 монографії.

Структура та обсяг роботи. Дисертація включає загальну характеристику роботи і спеціальну частину, яка складається з 8 глав, а також висновки і список цитованої літератури; текст займає 279 сторінок машинопису, включає 3 таблиці і 41 рисунок. Список літератури містить 228 назв, з яких 128 - іноземних авторів.

Зміст дисертації

Глава I. Коротка характеристика історії

досліджень родини *Scelionidae*

В стислій формі викладено історію наукового вивчення родини сцеліонід.

Відмічено, що в вивченні родини сцеліонід чітко проглядає два основних напрямки: 1) дослідження з фауни і таксономії (включаючи дослідження з палеонтології); 2) дослідження з екології. В силу тих або інших причин (найчастіше господарського значення) в різних регіонах Палеарктики переважає фауністичний або екологічний напрямки. У другому випадку пріоритетними є дослідження біології сцеліонід та їх перспективності в біологічній боротьбі з шкідниками сільськогосподарських, лісових та пасовищних культур. На даний момент ці напрямки можна розглядати як дві сторони однієї медалі, які доповнюють і підтверджують правильність наших уявлень з філогенії, хазяїно-паразитних зв'язків і географічного поширення сцеліонід.

Відомо, що найбільш плідно і планомірно проводять вивчення фауни сцеліонід вчені Канади, США, країн Західної Європи, України і Росії. Ними проведені ревізії деяких морфологічних груп, окремих родів сцеліонід і надродових таксонів (триб, підродин), описано значну кількість нових видів.

Однак на даний момент назвати справжню кількість видів сцеліонід в Палеарктиці (не кажучи вже про світову фауну) з багатьох причин майже неможливо. Головні з них такі: 1) надзвичайно мало фахівців-систематиків займаються вивченням видового складу цієї надзвичайної родини; 2) як наслідок першої причини є слабе вивчення сцеліонід в багатьох регіонах країн Середземномор'я, Палеарктичної Азії. На наш погляд, в зоогеографічному регіоні, який ми досліджуємо, налічується не менш як півтори-два тисячі видів яйцеїдів із родини сцеліонід.

Необхідно підкреслити, що робіт загального плану, в яких порушені і розглянуті особливості морфології і біології сцеліонід, їх еволюція, філогенія і зоогеографія, надзвичайно мало (Muesebeck, 1972; Masner, 1976; Козлов, Кононова, 1990); для вирішення цих питань не були враховані дані палеонтології. Відома лише одна робота, в якій розглянуто морфологію грудей сцеліонід (Masner, 1980). В нечисленних роботах наведені відомості зоогеографічного розподілу сцеліонід по регіонах, розглянуті деякі питання їх біологічних особливостей (зокрема - індивідуального розвитку сцеліонід) (Mineo, 1979, 1983; Galloway, Austin, 1984; Johnson, 1984; Козлов, Кононова, 1990). Для

розуміння еволюційного розвитку целіонід, їх взаємозв'язків з іншими групами проктотрупоїдних їздців (як і з іншими мікрогіменоптера) особливу увагу викликає монографія О.П. Расніцина "Походження і еволюція перетинчастокрилих комах" (1980) і робота групи авторів під редакцією Б.Б. Родендорфа і О.П. Расніцина "Історичний розвиток класу комах" (1980). Крім того слід відмітити праці М.О. Козлова, присвячені вивченню фауни, філогенії і еволюції проктотрупоїдних їздців, виконані на основі детального аналізу морфології і екології групи (1970, 1972, 1978, 1983, 1987, 1990), зокрема - його роботу "Основні типи спеціалізації їздців (*Hymenoptera, Parasitica*) до хазяїв" (1972), основоположні моменти якої знайшли своє застосування в роботах багатьох дослідників з мікрогіменоптера (Зерова, 1979; Расніцин, 1980; Тряпичин, 1989).

Невелика кількість робіт подібного плану, дискусійність багатьох питань, порушених в цих роботах, є підтвердженням необхідності досліджень в цьому напрямку.

Необхідно відмітити, що дослідження екології целіонід практично не проводились. Вони охоплювали тільки ті групи целіонід, які відіграють суттєву роль в обмеженні і пригніченні цілого ряду видів комах - шкідників зернових і бобових культур, бавовника, а також лісів і пасовищ. Це відомий цикл робіт французького вченого Ж. Воєжеле (Voegelé, 1961-1965), присвячених вивченню біології деяких яйцеїдів із роду *Trissolcus*; це роботи ентомологів Канади і США, деяких країн Африки, Таїланду і В'єтнаму, Нової Зеландії і Австралії, які розробляють питання захисту пасовищ і багатьох сільськогосподарських культур (рис, соя, маш, кукурудза і т.д.) від численних шкідників, застосовуючи в комплексі захисту яйцеїдів із родів *Gryon*, *Scelio*, *Sparasion*, *Teleas*, *Trissolcus* і *Telenomus*. Це значна кількість робіт ентомологів-прикладників колишнього Радянського Союзу (див. Козлов, Кононова, 1983, 1990), які стосуються досліджень екології кількох видів теленомусів, застосовуваних в 30-60 рр. для придушення вогнищ масового розмноження деяких шкідників польових і лісових культур: клопів-щитників, соснового і кільчастого шовкопрядів.

Необхідно також відзначити монографії Г.О. Вікторова, присвячені вивченню динаміки чисельності комах, однієї із центральних проблем екології: "Проблеми динаміки чисельності комах на прикладі шкідливої черепашки" (1967) і "Екологія паразитів-ентомофагів" (1976). Основну увагу Г.О. Вікторов приділив екології паразитів-ентомофагів та з'ясуванню тонких механізмів хазяїно-паразитних зв'язків, що є теоретичною основою біологічних методів боротьби з шкідливими комахами.

Глава II. Матеріали і методи досліджень

Основою запропонованої роботи послужили багатолітні збори автора, які проводились з 1971 по 1996 рр. в багатьох регіонах колишнього Радянського Союзу (Україна, Молдова, Московська обл, Закавказзя, Туркменія, Північний Казахстан, Забайкалля, Приморський край, Сахалін, Курильські острови), а також колекційні матеріали Зоологічного інституту РАН і колишнього Всесоюзного інституту біологічних методів захисту рослин в Кишиневі. Крім того були досліджені цікаві матеріали, які люб'язно передав автору доктор Петров з Болгарії (Пловдивський університет). Типовий і порівняльний матеріали були отримані із 15 зарубіжних країн. Всього проглянуто і проаналізовано майже 75 тисяч екземплярів рецентних проктотрупоїдних їздців, виготовлено майже 1500 мікроскопічних препаратів; практично всі рисунки (за незначним винятком), оригінальні. Більш як 1200 фотографій із зображенням мікроскульптури імаго сцеліонід отримано за допомогою растрового електронного мікроскопу "Стереоскан-2".

Крім того зібрано близько 300 кладок клопів, метеликів, цикадок, гедзів, коконів павуків, більш як 500 яєць хлібних турунів, розкиданих в ґрунті. В результаті шляхом виведення вдалось отримати серійний матеріал з багатьох видів сцеліонід фауни Палеарктики. Всього було виведено більш як 10000 яйцеїдів, які можна віднести до 50 видів сцеліонід з 5 родів. На основі отриманих матеріалів в Інституті зоології НАН України автором створена колекція сцеліонід фауни України і сусідніх територій в межах колишнього Союзу, яка налічує 590 видів з 47 родів. Приблизно 400 видів і 3 роди сцеліонід є новими для науки (деякі з них описані в співавторстві).

Глава III. Морфологічна характеристика

сцеліонід

В розділах 1-3 даної глави приведені: діагноз родини *Scelionidae*, систематичне положення цієї родини в системі проктотрупоїдних їздців, а також короткий аналіз морфологічних ознак сцеліонід та їх систематичне значення для діагностики видів, родів і надродових таксонів родини *Scelionidae*.

4. Основні морфологічні структури сцеліонід (імаго)

Морфологічний тип родини *Scelionidae* вперше окреслив Фьорстер (Förster, 1856), який виділив цю родину. Фьорстер вдало охарактеризував специфічний зовнішній вигляд сцеліонід, який і виділяє їх серед інших родин проктотрупоїдів.

В розділі 4 дано порівняльно-морфологічний аналіз усіх родів сцеліонід (52), які відомі в фауні Палеарктики; вперше проведений аналіз морфологічних структур сцеліонід, які були виявлені автором під час знімання об'єктів в растровому електронному мікроскопі "Стереоскан-2" при збільшеннях від 80 до 5000 разів. Відзначено, що для сцеліонід характерна різноманітна форма тіла: компактна, опукла з обтічними контурами; видовжена, струнка зі слабо випуклими грудьми; різковидовжена (її довжина більш як в 10 разів перевищує максимальну ширину). Чітко виражені адаптивні типи будови тіла сцеліонід зкорельовані з характером їх екологічної спеціалізації. Компактне обтічне тіло, форма якого близька до яйцеподібного, характерна найбільш продвинутим групам (архаїчні ознаки сцеліонід характеризуються помірно продовгуватим, не сплюсненим тілом, довжина якого приблизно в 5 разів більша за ширину: це викопні сцеліоніди з верхньокрейдяного таймирського бурштину і представники рецентних *Nixonini*, *Sparasionini* та ін.). Плоске, майже листоподібне тіло і своєрідна форма голови деяких сцеліонід адаптивні і залежать від форми яєць комах, в яких вони розвиваються. Таким чином загальною закономірністю є наявність кореляції між габітусом сцеліонід і формою яєць їх хазяїв.

Підтверджено, що для родини характерне, за незначним винятком, чорне, без металевого блиску, забарвлення тіла, яке у деяких видів може варіювати від чорного до жовтувато-коричневого або червонуватого. Крила однобарвні, зрідка з затемненими, як виняток, із світлими поперечними смугами, часто з темними плямами в ділянці розташування жилок. Зрідка зустрічаються дихроматичні види, у яких самці і самки по різному забарвлені. Забарвлення окремих частин тіла сцеліонід іноді схильне до значної внутрішньовидової мінливості. Використовувати забарвлення сцеліонід для діагностики видів бажано лише в поєднанні з іншими ознаками, як морфологічними, так і біологічними.

Скульптура поверхні тіла сцеліонід, виявлена автором в растровому електронному мікроскопі "Стереоскан-2", різноманітна. Вона - зерниста, лусочкоподібна, комбінована, іноді згладжена.

Відмічено, що ступінь складності скульптури поверхні тіла сцеліонід добре узгоджується з еволюційною продвинутістю родів, морфологічних груп і окремих видів яйцеїдів. Так для видів сцеліонід (морфологічних груп), які мають найбільший набір плезіоморфій (наявність парапсидальних борозен, довга постмаргінальна жилка, тім'я, яке плавно переходить в потилицю і т.д.), характерна груба, часто складно комбінована

скульптура тіла: *Gryon muscaeformis*, *G. exculptus* (*Gryonini*), *Trissolcus flavipes*, морфологічні групи *choaspes*, *volgensis*, *grandis* (*Trissolcus*), *Archiphamurus graeffei*, *Telenomus striatus*, *T. macroceps*, *T. danaus* (*Telenomini*). У представників сцелонід із більш продвинутих родів (морфологічних груп) скульптура тіла, як правило, зерниста, лусочко-подібна або комірчаста, часто сильно згладжена, з гладенькими блискучими ділянками (основа середньоспинки, щитик, боки грудей); види родів *Platytelenomus*, *Eumicrosoma*, морфологічної групи *angustatus* (*Telenomini*). Значно рідше поверхня тіла сцеліонід повністю гладенька блискуча (*Xenomerus ergemma*, *Trimorus medon*).

Можна зробити висновок, що еволюційна направленість в будові гомономних структур (члеників вусиків, тергітів черевця і т.д.) характеризується олігомеризацією цих структур. Найменш модифіковані вусики - ниткоподібні у обох статей, з однаковою кількістю члеників у самців і самок - властиві архаїчним *Nixonini*. У більш продвинутих груп вершинні членики вусиків самок формують булаву. В випадку виникнення у самок монолітної булави, олігомеризація відбувається шляхом злиття апікальних члеників антен, що, вірогідно, пов'язано з посиленням їх сенсорного навантаження при пошуках хазяїв і відбувається в різних систематичних групах паралельно, що приводить до подібного результату. Олігомеризація антен шляхом злиття базальних члеників відбувається дуже рідко (у представників роду *Crema-stobaeus* 3-4-й членики майже злиті). У самців вусики ниткоподібні, їх членики більш-менш гомономні, процеси олігомеризації спостерігаються рідко (апикальний членик вусиків у самців з триб *Idrini* і *Baeini* утворився внаслідок злиття двох вершинних члеників).

5. Морфологічна еволюція сцеліонід

Підтверджено припущення багатьох гіменоптерологів (Зерова, 1979; Расніцин, 1980; Тряпцін, 1989; Козлов, Кононова, 1990), що одним з головних напрямків еволюції сцеліонід є зменшення розмірів їх тіла. Це явище викликане переходом сцеліонід до паразитизму в дрібних яйцях хазяїв і виникненням групового паразитизму; воно супроводжується, досить часто, олігомеризацією гомономних структур (члеників вусиків і лабіо-максиллярного комплексу, тергітів черевця і т.д.), редукцією крил і парасидальних борозен, інтеграцією склеритів грудей, згладженням скульптури на різних ділянках тіла. Крім того характерна особливість сцеліонід - формування подібних структур, які виникають незалежно як в близькоспоріднених групах яйцеїдів, так і в систематично далеких (трибах, підродинах). Це виникнення нерозчленованої булави в вусиках самок, сплюснене тіло деяких яйцеїдів, пір'ястокрилість, редукція деяких склеритів грудей, різ-

ке домінування певних тергітів черевця. Аналіз морфологічних особливостей скеліонід дав можливість провести філогенетичну оцінку ознак, тобто визначити плезіоморфні і апоморфні ознаки (табл. 1).

Таблиця 1

Плезіоморфні і апоморфні морфологічні ознаки

Scelionidae

Ознаки	Плезіоморфні	Апоморфні
Габітус	Помірно довгасте не сплюснене тіло	Сильно поздовжньо витягнуте веретеноподібне тіло; компактне обтічне тіло, дорсально сплюснене листоподібне тіло
Форма голови	Півкуляста	Лінзоподібна; клиноподібна
Тім"я	Плавню переходить в потилицю і лоб	Різко переходить в потилицю, з гострим заднім краєм, наявність виступу на тім"ї або на межі між тім"ями і лобом
Лоб	Без поздовжньої заглибини і плавно опуклий	Є поздовжня заглибина і кілі; клиноподібний
Очі	Донизу звужені, закруглені	Поздовжньо-овальні; зменшені в розмірах і округлі
Антиени (відповідно число їх члеників у ♀ і ♂)	14-14	13-?; 12-12; 12-10; 11-12; 10-12; 10-11; 9-12; 7-12; 7-11; 7-9; 7-8; 6-11; 6-8; ?-10; ?-11
Тилоїди на антенах	На 4-му і 5-му	На 5-му
Форма антен	Ниткоподібні у ♀ і ♂	Ниткоподібні у ♂, булавоподібні у ♀
Булава антен ♀	Розчленована на членики	Нерозчленована (членики злиті)
Щупики (відповідно число їх члеників нижніх щелеп і нижньої губи)	5-3	4-3; 4-2; 3-2; 2-2; 2-1; 1-1
Передньогруді	Наявність нетріона	Відсутність нетріона
Середньогруді	Наявність скафіона	Відсутність скафіона
Парапсида	Є	Відсутні
Щитик	Напівкруглий, без виступів	З виступами, кілями, іншої форми; редукований до вузької смуги

Ознаки	Плезіоморфні	Апоморфні
Мезоплевральний киль	Є	Заміщується мезоплевальною борозною; відсутній
Метанотум	Вузкий, посередині по- мірно розширений, без вис- тупів	Має різноманітні придатки; медіально вытягнутий у пластинку; редукований до вузької лінійчатої смужки
Проподеум	Придатків не має	Має різні придатки
Ступінь розвитку крил	Мономорфний макроптеризм	Криловий поліморфізм; криловий ди- морфізм; аптеризм
Крайова бахромка крил	Коротка	Довга (пір’ястокрилість)
Жилкування пе- редніх крил	Наявність слідів від жилок (базальної, медіальної, радіа- льної, кубітальної і дискоїд- альної) і жилок (субкостальної, стигмальної, маргінальної, постмаргінал- ьної)	Поступова редукція слідів жилок; посту- пова редукція жилок майже до їх повного зникнення
Жилкування задніх крил	Наявність повної суб- маргінальної жилки	Поступова редукція субмаргінальної жил- ки, починаючи з вершинної частини
Ноги	Непотовщені, без шипів і хет на гомілкях і лапках	Потовщені, з шипами і хетами на го- мілках і лапках

Ознаки	Плезіоморфні	Апоморфні
Гомілки	З формулою тібіальних шпор 1-2-2	З формулою тібіальних шпор 1-1-1
Лапки	Метатарсус довший від 4-го, претарсус дорівнює 4-му	Метатарсус і претарсус різко домінують, 2-4-й членики зменшені в розмірах
Форма черевця	Довгасте черевце	Компактне черевце
Черевце	Сегментація більш-менш гомономна	Сегментація гетерономна
Латеротергіти	Вузькі, їх ширина така, як у латеростернітів; вони відокремлені від стернітів субмаргінальною борозною	Широкі, не відокремлені від стернітів субмаргінальною борозною
Число тергітів (Т) і стернітів (С)	У ♀ 7Т-7С, у ♂ 8Т-8С	У ♀ 7Т-6С і 6Т-6С, у ♂ 8Т-7С і 7Т-7С
1-й видимий (II) тергіт	У ♀ без виступу	У ♀ з виступом
7-й видимий (VIII) тергіт ♀	Зовнішній	Внутрішній, витягується разом з яйцекладом; внутрішній, злитий з 6-м і не витягується разом з яйцекладом
7-й видимий (VIII) тергіт ♂	На вершині без шипів	На вершині з шипами

Розподіл ознак на апоморфні і плезіоморфні відносний. Ознака, яка для однієї групи форм є апоморфною, по відношенню до більш продвинутих буде плезіоморфною. Ця відносність в диференціації ознак дозволяє послідовно, крок за кроком, встановлювати положення форм на філогенетичній схемі.

6. Преімагінальні стадії і використання їх особливостей

для доказу монофілії сцеліонід

Я й ц е. Підтверджено, що для сцеліонід характерне стеблисте яйце. Стебельце служить провідником атмосферного повітря до зародка і одночасно - для проведення яйця по каналу яйцеклада.

Личинки сцеліонід. У сцеліонід розрізняють два типи личинок: телеаоїдний і мішкоподібний. Перший тип спостерігається у поодиноких паразитів, а другий - у групових. Телеаоїдні личинки першого віку своєрідні по формі, їм властиві ознаки пристосовного характеру: вони мають великі сильні мандібули - знаряддя для усунення конкуренції поміж личинками 3-за їжі. В випадку Perezараження або множинного паразитизму такі личинки знищують кормових суперників, які з'явилися пізніше за них, використовуючи мандібули. Мішкоподібні личинки сцеліонід позбавлені будь-яких придатків, включаючи ротові; це повністю виключає фізичну боротьбу з конкурентами із-за їжі. Телеаоїдний і мішкоподібний типи личинок, які дають можливість відрізнити поодиноких паразитів від групових, характерні для ранніх стадій розвитку личинок сцеліонід. Личинки старших віків цих їздців стають однотипними і відносяться до гіменоцероїдного типу. Мішкоподібний тип личинки за морфологічними ознаками в багато-чому відповідає личинці 2-го віку телеаоїдного типу; це дає можливість вважати формування мішкоподібного типу личинок в філогенезі як результат випадіння із постембріогенезу циклопідного (1-го) віку і спрощення личинки сцеліонід. Для сцеліонід відомо від 2 до 5 личинкових віків; як правило 3-4.

Дано докладний аналіз метаморфозу телеаоїдної і мішкоподібної личинки сцеліонід. Відзначено, що завдяки наявності телеаоїдного типу личинки родина *Scelionidae* унікальна не тільки серед проктотрупоїдних їздців, але і серед усіх інших стеблисточеревцевих.

Глава IV. Деякі особливості біології сцеліонід

1. Спосіб життя.

В главі наведені оригінальні дані відносно способу життя багатьох сцеліонід, які були отримані автором на протязі багатолітніх спостережень як в польових, так і в лабораторних умовах, а також всі відомі в літературі відомості з даного питання.

Основаються на обробці вказаного вище серійного матеріалу для багатьох видів сцеліонід встановлені або доповнені трофічні зв'язки, уточнені деякі сторони їх способу життя: зимівлі, виживання, додаткового живлення, плодючості, тривалості розвитку.

Також розглянуті питання, які стосуються механізмів регуляції чисельності яйцездів, протерандрії, форезії, процесів пошуку та вибору хазяїв самками сцеліонід.

Вперше приведені дані стосовно способу життя телеазін (на прикладі *Teleas lamellatus*). Останнього було виведено з яєць хлібного туруна *Zabrus tenebrioides* (Пластун, Кононова, 1991).

2. Хазяїно-паразитні зв'язки і біологічна еволюція сцеліонід

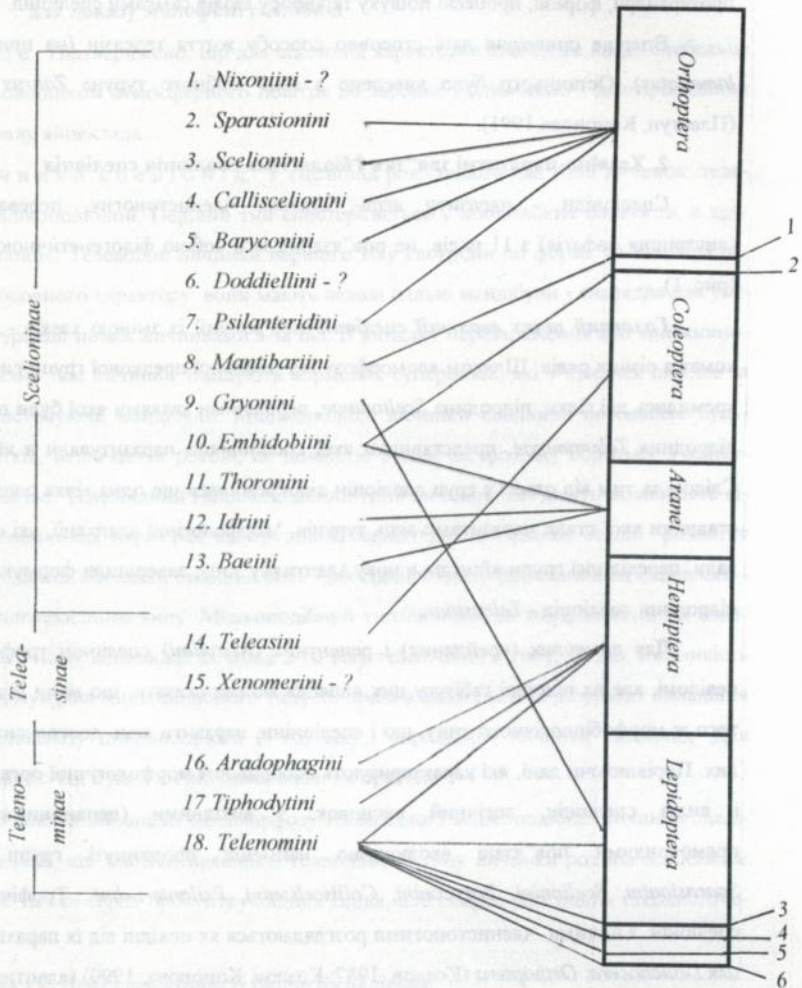
Сцеліоніди - паразити яєць багатьох членистоногих, переважно комах (внутрішня оофагія) з 11 рядів, не пов'язаних між собою філогенетичною близькістю (рис. 1).

Головний шлях еволюції сцеліонід пов'язаний із зміною хазяїв - кладок яєць комах з різних рядів. Шляхом аломорфозу від загальної предкової групи сцеліонід відокремились дві гілки: підродина *Scelioninae*, первісними хазяями якої були прямокрилі, і підродина *Telenominae*, представники якої споконвічно паразитували в яйцях клопів. Слідом за тим від однієї з груп сцеліонін відокремилась ще одна гілка сцеліонід, представники якої стали паразитами яєць турунів. Морфологічні адаптації, які супроводжували перехід цієї групи яйцездів в нову адаптивну зону, завершили формування третьої підродини сцеліонід - *Teleasinae*.

Для вимерлих (крейдованих) і рецентних (*Nixonini*) сцеліонін трофічні зв'язки невідомі, але на підставі габітусу цих яйцездів можна сказати, що вони відносяться до того ж морфобіологічного типу, що і сцеліоніни, паразити яєць довговусих прямокрилих. Порівнюючи дані, які характеризують особливості морфологічної організації родів і видів сцеліонін, логічний висновок: з вихідними (первинними) хазяями-прямокрилими пов'язані еволюційно найменш продвинуті групи сцеліонін: *Sparasionini*, *Scelionini*, *Baryconini*, *Calliscelionini*, *Psilanteri-dini*. Трофічні зв'язки сцеліонін з іншими членистоногими розглядаються як похідні від їх паразитизму в яйцях *Dolichocera*, *Orthoptera* (Козлов, 1987; Козлов, Кононова, 1990) (адаптивна зона I).

Перехід їздців до паразитування в інших групах, які філогенетично далекі від їх початкових хазяїв, але мають з ними один і той же габітус, сприяли відокремленню нових таксонів, як правило надродових. Поява цих надродових угруповань їздців пов'язана з освоєнням ними нових екологічних ніш. Так відокремлення триб *Scelioninae* зв'язано з переходом їх представників до паразитування в таких хазяях: *Mantibariini* - в яйцях *Mantodea*; *Gryonini* - в яйцях *Heteroptera* і деяких

Рис. 1. Хазяїно-паразитичні зв'язки целіонід



1 - Mantodea

4 - Diptera

2 - Embioptera

5 - Auchenorrhyncha

3 - Hymenoptera

6 - Neuroptera

Lepidoptera; *Embiobiini* - паразити яєць *Embioptera* і *Aranei*; *Thoronini* - в яйцях водяних клопів *Nepidae*; *Idrini* і *Baeini* - освоїли яйцеві пакетики павуків. Аналогічна картина спостерігається у представників підродини *Telenominae* (рис.2).

Підродини сцеліонін і теленомін, які відокремились від спільного предка, в подальшому розвивались самостійно і паралельно. Первинні хазяї теленомін - клопи (адаптивна зона II). Внаслідок адаптивної радіації, шляхом морфотипічної спеціалізації (Козлов, 1972) теленомінами були освоєні кладки різноманітних метеликів, цикад, двокрилих. Яйцеїди триби *Tiphodytini* паралельно з представниками триби *Thoronini* (*Scelioninae*) проникають в нову адаптивну зону (IV), а саме в яйця водяних клопів - водомірок (*Gerris*, *Trepobates*).

Палеонтологічний літопис підродини телеазін невідомий. Цілком імовірно, що внаслідок проникнення якоїсь групи сцеліонін, преадаптованих до зараження саме поодиноких яєць, розташованих в ґрунті, стало можливим становлення цієї підродини яйцеїдів. Представники підродини телеазін стали паразитами яєць турунів, які останні відкладають глибоко в ґрунт (адаптивна зона III).

В розділі приведені всі відомі зведення, які стосуються хазяїно-паразитних зв'язків сцеліонід (особисті спостереження і літературні дані).

Підтверджено, що 1) кормова спеціалізація окремих видів яйцеїдів є досить стійкою видовою ознакою, яка зберігається навіть після розвитку яйцеїда на неспецифічному хазяїні (Вікторов, 1967; Козлов, Кононова, 1983, 1990);

2) вторинний паразитизм для сцеліонід - явище виняткове: він достовірно встановлений лише для *Telenomus chloropus* (*Telenomini*), який може розвиватися і як первинний (майже завжди), і як вторинний паразит в яйцях пентатомоїдних клопів (Вікторов, 1966; Козлов, Кононова, 1983);

3) для представників родини *Scelionidae*, як правило, характерна вузька трофічна спеціалізація; вони моно- або олігофаги.

Глава V. Екологічні аспекти морфологічних адаптацій та місце останніх в еволюції сцеліонід

В главі відмічено, що сцеліоніди - біологічно своєрідна група, яка володіє широким спектром екологічних особливостей та різноманітними морфологічними адаптаціями; еволюційний розвиток сцеліонід визначається широкою адаптивною радіа-

Рис.2. Адаптивні трофічні зони сцелонід

підродина *Telenominae* Thoms.підродина *Teleasinae* Ashm.*Aradophagini Telenomini**Telenomini**Telenomini**Trimorus (Teleasini)*6.
Під корою
рослин
(*Aradidae*)Кладки комах,
розміщені від-
крито (клопи, ме-
телики)1.
Стебла
рослинСтебла
рослин

II.

*Tiphodytini*Стебла рослин в
воді (*Gerridae*,
Nepidae)Яйця турунів,
одиначо розмі-
щені в ґрунті

IV.

*Teleasinae*підродина *Scelioninae* Först.*Baryconini**Psilanteridini**Calliscelionini**Scelionini**Sparasionini**Mantibariini**Gryonini*3.
Оотеки бо-
гомолів
(*Mantodea*)1.
Стебла рослин
Поверхня рослин
Паренхіма листя2.
Відкрито розміщені
кладки комах (клопів,
деяких метеликів)*Baryconini*
Psilanteridini
Calliscelionini
Scelionini
*Sparasionini*Грунт
(прямокрилі: дов-
говусі, акридові)

I.

4.
“Будиночки”
ембій
(*Embioptera*)5.
Кокони павуків
(*Lycosidae*)Стебла рослин у воді
(*Gerridae*, (*Nepidae*))

IV.

*Embidoiini**Embidoiini* *Idrini* *Baeini**Thoronini*

цією, що залежить від освоєння ними різних груп хазяїв: при цьому відмічені адаптації різних рівнів, які визначають спеціалізацію як до систематично близьких груп хазяїв, так і до освоєння нових груп.

Проаналізовані морфологічні особливості сцеліонід з точки зору їх первинної примітивності чи еволюційної продвинутості, оцінена роль екологічних факторів в еволюції групи.

На нашу думку сцеліоніди, в залежності від місця відкладки яєць хазяїв, способу їх зараження паразитом, розділились на 2 групи:

- 1) паразитуючі в яйцях прямокрилих, які розміщені в більшості випадків захищено (під прикриттям) (*Sparasionini*, *Scelionini*, *Callisce-lionini*, *Baryconini*);
- 2) паразитуючі в кладках хазяїв, які розміщені, головним чином, відкрито (представники решти триб сцеліонід).

Представники перших чотирьох, найменш продвинутих триб - *Sparasionini*, *Scelionini*, *Callisce-lionini*, *Baryconini* і *Psilanteridini* (частково) паразитують в яйцях прямокрилих, які розміщені переважно захищено. Маючи великі розміри тіла, паразит, як правило, сам не проникає в місця відкладання яєць хазяїном - в кладки довговусих прямокрилих, які розміщені в ґрунті, в стеблах рослин та в паренхімі листя, а також в воронки саранових. Самка, знайшовши яйця, заражує їх з допомогою яйцеклада, який, разом з різковидовженим 7-м вершинним сегментом, поступово (телескопічно) висувається з черевця. Цілком імовірно, що місця відкладки яєць хазяїном, спосіб їх зараження паразитом істотно впливає (разом з формою яєць хазяїв) на габітус яйцеїдів. Таким чином в усіх представників вищезгаданих триб мають місце адаптації до паразитизму в прихованих, досить глибоко розміщених хазяях: загальне видовження тіла сцеліонін, різке видовження черевця (у *Macroteleia* довжина черевця в 10-12 разів перевищує ширину). Необхідно відмітити і деякі інші морфологічні адаптації, які дозволяють представникам триб *Sparasionini* і *Scelionini* переміщуватися в верхніх шарах ґрунту: міцні укорочені ноги з розширеними стегнами та міцними шипами, жорстке опушення всього тіла. Ці ознаки спостерігаються паралельно також у представників роду *Teleas* (*Teleasinae*) і викликані необхідністю пересуватись в більш глибоких шарах ґрунту. Представникам роду *Sparasion* (*Sparasionini*) властива наявність поперечних лобних кілів (від 1 до 3-х у різних морфологічних груп). Розглянуто адаптивний сенс цих поперечних лобних кілів у представників різних морфологічних груп. Морфологічна група *meridionator* найменш численна, їй характерна присутність 3-х поперечних

лобних кілів, а проте вона найпримітивніша; лобні кілі застосовуються яйцеїдами цієї групи для розсовування грудочок ґрунту під час розшуку яєць хазяїна. Група *taigensis*, найбільш численна, має один поперечний лобний кілі і, найімовірніше, найбільш продвинута. В багатьох видів цієї групи виявляється тенденція до поступової редукції поперечного лобного кіля: від чітко вираженого, нависаючого над лобом у вигляді козирка (*S. rufipes*, *S. elongator*, *S. gladiator*), до слабо вираженого (*S. namus*, *S. punctulatus*), або практично відсутнього (*S. sa-chalensis*). Очевидно така лабільність ознак пов'язана з поступовим переходом видів групи *taigensis* від паразитування в яйцях прямокрилих, розміщених в ґрунті, до паразитування в яйцях, які відкладені в різні частини рослини (стебла, листя). Цілком можливо, що група *vestimus* (з 2-ма поперечними лобними кілями) є перехідною між двома іншими групами, про що свідчить розміщення цих 2-х поперечних лобних кілів у представників цієї групи.

З'ясовано, що для двох морфологічно найбільш близьких родів *Sparasion* і *Scelion* (*Scelionini*) спостерігається чітка трофічна спеціалізація: всі види роду *Sparasion* паразитують в яйцях комах з примітивніших родин прямокрилих - *Tettigoniidae* і *Gryllacrididae*, які належать до підряду довговусих прямокрилих *Ensifera*; види роду *Scelio* паразитують в ворочках прогресивнішої в еволюційному плані родини *Acrididae* (підряд *Caelifera*) (Шаров, 1968). Така трофічна спеціалізація дала можливість цим двом родам паразитичних перетинчастокрилих не тільки уникнути конкуренції в боротьбі за хазяїв, а й розквітнути, стати одними з найбагатших видами серед родів *Scelionidae* і поширитись услід за своїми хазяями по всій території Палеарктики. Приведена характеристика морфологічних особливостей представників триби *Scelionini*.

Зазначено, що форма тіла каллісцеліонін (*Calliscelionini*) добре пристосована до паразитування в яйцях коників *Tettigoniidae* та цвіркунів (*Gryllidae*, *Oecanthidae*), які останні відкладають в землю: великі розміри тіла (деякі *Triteleia* і *Macroteleia* до 14 мм), видовжене черевце (у деяких *Macroteleia* довжина черевця в 10 разів більша від його ширини); груба скульптура тіла. Гладенькі блискучі форми зустрічаються, мабуть, лише у представників родів, які перейшли до паразитування в яйцях стеблових цвіркунів *Oecanthidae* (можливо, *Calliscelio*, *Paridris*). Передбачається, що триба *Calliscelionini* могла бути вихідною як для триби *Psilanteridini*, всі відомі представники якої перейшли до паразитування в кладках стеблових цвіркунів *Oecanthidae*, так і для триби *Baryconini*, численні представники якої стали паразитами яєць, які коники підродини *Phaneropterinae* відкладають в паренхіму листя.

Відмічено, що широкий діапазон структурних адаптацій дозволив представникам підродини телеазін стати паразитами яєць турунів, відкладених в ґрунт, в пригрунтовий шар, під кору дерев, в термітники та мурашники. Вперше простежена біологія представників роду *Teleas*, відмічена кореляція компактного, з ледь овальним черевцем, тіла телеасів як з овальною, майже круглою формою яєць турунів, так і з особливостями зараження паразитом цих яєць. Підкреслюється, що для зараження яєць турунів телеаси не потребують особливих адаптивних пристосувань (зокрема, телескопичного видовження черевця), бо, по-перше, хазяїн та паразит знаходяться в єдиному середовищі - в ґрунті, по-друге, яйця, які туруни відкладають в ґрунт, нічим не захищені: паразит напряму заражує яйця своїх хазяїв, які знаходяться на глибині від 5 до 15 см в спеціальних гніздових камерах. Крім того телеаси мають широкий діапазон адаптацій до ґрунтового способу життя. Потовщені стегна та гомілки, груба скульптура тіла та всілякі утворення на задньоспинці у вигляді кілів, шипів, зубців, різних виростів, на наш погляд, не що інше як структурні адаптації. Упираючись "спиною" в верхній шар ґрунту, відштовхуючись задніми дуже потовщеними ногами, яйцеїд укороченими передніми ногами прориває, а шипами, які утворюють щітку на середніх гомілках, відгрібає землю, повільно пересуваючись в ґрунті в пошуках хазяїв. Розглянуто й інші морфологічні пристосування для пересування в ґрунті, а саме будова щитика та наличника. Встановлено, що представникам роду *Teleas* властива вузька трофічна спеціалізація. Триморуси, що паразитують в яйцях хазяїв, які відкладені в пригрунтовий шар, під корою повалених дерев, в мурашниках і термітниках, інакше адаптовані до зараження своїх хазяїв. Маючи менші розміри тіла, пристосовуючись до своїх хазяїв та слідуючи за ними в місця, де вони відкладають яйця, паразити стають компактнішими або набувають такої форми тіла, яка нагадує їхніх хазяїв. В останньому випадку спостерігається дуже вузька спеціалізація до мірмекофільного способу життя: відсутність крил, різкопоперечна голова, яка значно перевищує ширину грудей, зменшення розміру очей, згладжена скульптура тіла, габітус цих іздців, який нагадує форму тіла мурашок. В роді виділено групи *apterus* і *medon*, які морфологічно найбільш продвинуті. Висловлено припущення, що представники морфологічної групи *varicornis* змінили свою трофічну нішу і перейшли до паразитування в яйцях хазяїв, які розміщені захищено: в паренхімі листя, в насінках на молодих пагонах рослин і т.д. Про це свідчить виріст різної модифікації на стебельці черевця у самок, який служить футляром для частин яйцеклада і розвинений у форм, які заражують скритно-розташовані яйця хазяїв.

Відмічено, що адаптації сцеліонін до хазяїв, які належать до більш продвинутих рядів, викликають різку зміну не тільки габітусу тіла (тіло значно укорочене), але, відповідно, й багатьох інших морфологічних особливостей (наприклад, укорочення черевця за рахунок редукційних змін його апікальних сегментів).

Представники триб *Gryonini* і *Thoronini* паразитують в яйцях клопів-кореїд, пен-татомід, скутеллерід, лігїд, редуїд і непід. Однак деякі грїоніни поступово займають зовсім інші екологічні ніші, освоюючи нові таксони хазяїв: деякі види *Eremioscelio* (*E. lymantriae*) відомі як паразити яєць метелика *Lymantria dispar*, інші паразитують в яйцях богомолів. Тіло грїонін і торонін компактне, обтічне, близьке до яйцеподібного; така форма тіла властива найбільш продвинутим групам - деяким *Teleasini*, *Xenomerini*, *Telenomini*, майже всім *Idrini* та *Baeini* і скорельована з бочонкоподібною формою яєць, в яких вони розвиваються. Синапоморфії грїонін найчіткіше виражені в будові черевця: черевце дуже широке, напівсидяче, його 2-й тергіт найбільший і помітно домінує над рештою. Крім того у *Gryonini* спостерігається тенденція до збільшення щитика і зменшення проміжного сегмента (під щитиком заховані склерити, які лежать за ним, та іноді частина 1-го абдомінального сегмента), а також тенденція до редукції жилок і крил взагалі.

Підкреслюється своєрідність триби *Thoronini*, яка полягає в тому, що її представники освоїли унікальну в своєму роді адаптивну зону, відшукуючи і заражуючи яйця клопів з родин *Nepidae* та *Gerridae* під водою.

Структурні адаптації, які супроводжують перехід в нову трофічну нішу, можуть відбуватися порівняно швидко, як наслідок тиску в кожному випадку, якогось одного фактору добору (потовщені ноги *Teleas* - результат пересування в ґрунті; бочонкоподібне тіло грїонін, сплюснене тіло платітеленомусів - результат паразитування в бочонкоподібних та сплюснених яйцях клопів; гладеньке блискуче тіло *Thoron* - пристосування до пересування в воді; густе опушення тіла ембїдобїй дозволяє їм утримуватися та швидко пересуватися по павутині, яка вистилає ходи ембїї). Отже ці структури, які визначають спеціалізацію, еволюціонують значно швидше в порівнянні з іншими. Виникає мозаїчність організації: поєднання примітивних та прогресивних ознак, неспеціалізованих і спеціалізованих рис. Це явище, за пропозицією А.Л. Тахтаджяна (1966) назване еволюційною гетеробатмією, пояснюється тим, що в різних групах, в залежності від умов середовища, еволюція здійснюється нерівномірно і різними темпами, шляхом змі-

ни в кожному окремому випадку різних категорій ознак, що є результатом мозаїчної еволюції (Мамонтова, 1980).

Відмічено, що процес пристосування представників триб *Idrini* та *Baeini* до паразитування в яйцях павуків зв'язаний з цілим рядом структурних перетворень в цих групах яйцеїдів: крила вкорочуються і нагадують дзизкальця двокрилих; деякі види набувають забарвлення, аналогічного забарвленню кокона павука; численні ідріси формою тіла нагадують мурашок. Самки *Baeini* повністю втрачають крила; їхня середньоспинка, щитик і задньоспинка жорстко з'єднані між собою та з червцем. Щитик та задньоспинка являють собою вузькі смужки.

Розглянуті питання, які стосуються становлення паразитизму в яйцях павуків: 1) як похідне від паразитизму в яйцях *Embioptera*. Тактильні асоціації, які виникають у яйцеїдів при пересуванні по павутині в ходах ембій, могли стати тим вирішальним фактором, який дозволив їм завоювати нову трофічну нішу, а саме яйцеві кокони павуків; 2) від паразитизму в яйцях водяних клопів до паразитизму в коконах павуків, які розміщені вздовж водойм; 3) як фактор випадковості: яйцеїди, які паразитують в яйцях комах, відкладених в ґрунт, могли спочатку зовсім випадково заражувати яйця павуків в пухких коконах, а потім вже стати спеціалізованими паразитами яйцевих коконів павуків (як пухких, так і ущільнених).

Для представників підродини *Telenominae* клопи - первинні хазяї, від яких еволюційно молодші роди в процесі адаптивної радіації перейшли до паразитування в яйцях інших комах - метеликів, цикадок, сітчастокрилих, двокрилих, перетинчастокрилих, поступово займаючи все нові й нові трофічні ніші. На початкових етапах такий перехід, можливо, був випадковим: нам удавалося виводити теленомусів з яєць соснового пильщика, в яких, як правило, паразитує *Trichogramma cephalciae* Hoch et Mart. Маючи значно більші розміри, досконаліші літні властивості теленомуси цілком можуть бути конкурентноздатними щоб витіснити "законних" хазяїв і освоїти їхні трофічні ніші.

Аналіз морфологічних ознак дорослих теленомін виявив чітку кореляцію їхніх морфологічних структур з типом кладок хазяїв. Всі *Telenomini*, як і *Gryonini*, які паразитують в бочонкоподібних яйцях клопів, набули однакову компакту, обтічну форму тіла, яка наближається до яйцеподібної. Форма тіла багатьох теленомусів надзвичайно варіабельна - від компактної, округлої з укороченим червцем (група *laeviceps*) до вдовженої помірно (групи *dissolcus*, *striatus*) або різко (група *othus*). Компактна чи помірно видовжена форма тіла властива теленомінам, які паразитують в відкритих,

розмішених одним шаром яйцях клопів, метеликів, цикадок. В багат шарових кладках гедзів та в кладках клопів, розташованих захищено (в прикритті) (яйця люцернового клопа, відкладені в стебла люцерни), паразитують форми з видовженим черевцем, довжина якого від 2 до 4 разів перевищує ширину. Відмічено, що яйцеїди-теленіні, які перейшли до паразитизму в незвичайних умовах (під водою) адаптувались до цих умов. Представники триби *Tiphodytini* в пошуках хазяїв - яєць клопів-водоірок *Gerridae*, здатні занурюватись в воду, повзати під водою по стеблах, листях рослин, а також плавати, користуючись крилами і ногами (Козлов, Кононова, 1983, 1990). Вусики самок з булавою, яка розділена трьома швами, великі опушені передні крила, вузькі, ланцетоподібні задні крила, гладеньке блискуче тіло та потовщені стегна - головні морфологічні структури, які дозволяють яйцеїдам цієї групи не тільки рухатись, але й знаходити своїх хазяїв під водою. Аналогічні ознаки властиві також представникам триби *Thoronini* (*Scelioninae*). Не виключено, що в даному випадку ми спостерігаємо не тільки прояв адаптаціогенезу (окремих адаптацій) у представників цих двох триб до нових умов середовища, але й становлення нової підродини в родині сцеліонід, в зв'язку з переходом цих груп до нової адаптивної зони.

Особливу цікавість викликають морфологічні особливості трьох останніх родів триби *Telenomini*: *Latonius*, *Platytenomus* та *Eumic-rosoma*. Їм властиве сильно сплюснене тіло; середньоспинка, щитик і задньоспинка різкопоперечні, розміщені в одній площині з проміжним сегментом та розділені лише тонкими швами; скафіон і нетріон відсутні. Із-за своїх морфологічних особливостей (сплюснене тіло; різко видовжені 1-й і 5-й членики лапок; злігті в ромбовидне утворення аролії; очки, які розміщені майже по прямій лінії; гладеньке блискуче тіло) рід *Latonius* цілком може бути форетичним (Кононова, 1982). На даний момент облігатна форезія відома лише для *Mantibariini* (*Scelioninae*), які паразитують в яйцях *Mantodea* (Chopard, 1923, 1936). Тимчасова форезія (на час відкладання яєць) установлена лише для паразита сибірського шовкопряда *Telenomus tetratomus* (Коломієць, 1957, 1962).

Сплюснене тіло представників роду *Platytenomus* (ширина грудей в 2-4 рази більша за її висоту) є наслідком адаптації до паразитування в сплюснених яйцях клопів *Lygaeidae*. Необхідно відмітити, що форма тіла у платітеленомусів, які перейшли до паразитування в овальних, конусоподібних, напівкулястих яйцях совок *Noctuidae*, також залишається сплюсненою, що, мабуть, можна пояснити такими причинами: 1) коротким

проміжком часу, який минув з часу адаптації цих яйцеїдів до нової екологічної ніші; 2) форма тіла яйцеїда не завжди корелює з формою яєць хазяїна.

Для всіх родів підродини *Telenominae* приведені морфологічна та порівняльна характеристики.

Таким чином в процесі еволюції предки сцеліонід, які виникли в крейдяному періоді (апт-альб) шляхом ароморфозу, зайняли вільну, абсолютно унікальну адаптивну зону: вони освоїли як хазяїв яйця комах, створивши родину *Scelionidae*. Відомо (Расніцин, 1980), що предками сцеліонід були примітивні представники родини діапріїд, які паразитували в личинках і пупаріях двокрилих. У подальшому освоєння нових трофічних ніш стало можливим, найімовірніше, в зв'язку з мініатюризацією яйцеїдів та їхньою дальшою адаптивною радіацією. У сцеліонід адаптивна радіація спостерігається кожного разу, коли яка-небудь група яйцеїдів отримує можливість проникнути в нові місцеперебування, в які вона (в силу своїх організаційних можливостей) має доступ і де може вижити: в ґрунті, в підстилці на поверхні ґрунту, під водою, в мурашниках, термітниках, під корою рослин і т.ін. Освоєння нових екологічних ніш йшло шляхом морфотипової спеціалізації (Козлов, 1972), тобто на основі зовнішньої (габітуальної) подібності кладок хазяїв і стало можливим завдяки виникненню в філогенезі сцеліонід особливої телеаїдної личинки, головна функція якої - підготовка корму для личинок всіх подальших віків. В залежності від місця відкладки яєць хазяїв та способу зараження цих яєць у їхніх паразитів з'явились відповідні морфологічні адаптації, які дозволили їм (паразитам) зайняти ту чи іншу адаптивну зону і сформувати підродини.

У процесі подальшої еволюції сцеліонід відбувалася дрібніша екологічна диференціація, яка дозволила окремим видам і групам родини зайняти особливі, порівняно вузькі трофічні ніші. Мабуть такими спеціалізованими формами є сцеліоніди, яким властива облігатна форезія. Це представники триби *Mantibariini*, роду *Latoni* (виходячи з морфологічної організації останнього). Так паразит яєць богомолів *Mantibaria manticida* тримається під крилами хазяїна, живиться його гемолимфою, підгризаючи при цьому жилки крил. До вузькоспеціалізованих видів сцеліонід, на наш погляд, можна віднести також представників родів *Aradophagus*, *Tiphodytes*, *Thoron*, *Teleas* та деяких інших.

Глава VI. Проблеми зоогеографії сцелонід фауни Палеарктики

1. Особливості географічного поширення

Запропоновану главу можна вважати першою спробою дати огляд поширення сцелонід в основних зоогеографічних регіонах Палеарктики, що базується на аналізі як колекційного матеріалу так і літературних даних.

Необхідно відмітити, що географічне поширення представників родини *Scelionidae* Палеарктики вивчене значно гірше в порівнянні з деякими іншими групами комах ряду перетинчастокрилих (іхневмоніди, браконіди, бджолині, мурашки), не говорячи вже про вивчення комах з рядів жуків, метеликів, двокрилих. Деякі відомості про поширення сцелонід Північної і Центральної Європи знаходимо в роботах Л. Хуггerta (Huggert, 1978), В. Хеллена (Hellén, 1971), Й. Сабо (Szabó, 1957, 1958, 1966, 1969); Південної Європи - в роботах Д. Мінео (Mineo, 1979-1980). Поширення сцелонід на території колишнього СРСР в стислій формі пропонується в монографіях М.А. Козлова и С.В. Конової (1983, 1990).

За нашими та літературними даними для Палеарктики на цей час відомо біля 700 видів сцелонід (для території колишнього СРСР біля 600 видів з 47 родів), що складає близько половини світової фауни (1500 видів) сцелонід. На наш погляд ці дані не остаточні, тому що багато регіонів Палеарктики (як зазначалось вище) слабо вивчені. Можливо в Палеарктиці мешкає приблизно 1500-2000 видів сцелонід. За кількістю родів, відомих в Палеарктиці (52), фауна сцелонід поступається тільки Палеотропічному царству (86 родів). Найбагатші видами молоді роди, які прогресивно розвиваються: *Gryon* (*Gryonini*), *Trimorus* (*Teleasini*), *Idris* (*Idrini*), *Trissolcus* і *Telenomus* (*Telenomini*). Їх представники проникають в регіони з помірним чи навіть холодним кліматом, освоюють численних хазяїв і разом з ними поширюються на значні території.

Цікаво відмітити, що деякі роди сцелонід, яким властивий найбільший набір плезіоморфій - *Sparasion* (*Sparasionini*) та *Scelio* (*Scelionini*) - також дуже багато представлені в фауні Палеарктики; і саме в Палеарктиці, на наш погляд, знаходиться центр їхньої видової різноманітності. Така численність і різноманітність форм на даній території, особливості їх організації (морфологічні і біологічні) дозволяють говорити про наявність в цій місцевості сучасного чи дуже молодого осередку активного формотворення.

В родині *Scelionidae* (на даний момент) відомо 132 роди, з яких 36 монотипні; в Палеарктиці нараховується 20 монотипних родів. З 52 родів scelіонід, відомих для фауни Палеарктики, 25 родів поширені практично на всіх континентах Старого і Нового Світу, утворюючи групу родів-космополітів: *Sparasion* (*Sparasionini*), *Macroteleia*, *Antero-morpha*, *Probaryconus*, *Triteleia*, *Paridris*, *Calliscelio* (*Calliscelionini*), *Baryconus* (*Baryconini*), *Scelio* (*Scelionini*), *Doddiella* (*Doddiellini*), *Opisthacantha*, *Calotelea*, *Anteris*, *Duta*, *Psilanteris* (*Psilanteridini*), *Gryon* (*Gryonini*), *Trimorus* (*Teleasini*), *Xenomerus* (*Xenomerini*), *Idris*, *Ceratobaeus*, *Odontacolus* (*Idrini*), *Trissolcus*, *Archiphanurus*, *Telenomus*, *Eumicrosoma* (*Telenomini*).

Для Палеарктики відомо 13 ендемічних родів: *Marshalliella*, *Amblicselio* (*Calliscelionini*), *Parabaryconus* (*Baryconini*), *Tuora* (*Psi-lanteridini*), *Plesiobaeus*, *Eremioscelio*, *Encyrtoscelio*, *Hungarogryon* (*Gryonini*), *Cyphacolus* (*Idrini*), *Anagrus* (*Baeini*), *Phlebiaporus*, *Pseudotelenomoides*, *Latoni* (*Telenomini*). Чотири роди - *Thoron* (*Thoronini*), *Exon* (*Gryonini*), *Holoteleia* (*Calliscelionini*), *Teleas* (*Teleasini*) - ендеміки Голарктики. Серед ендеміків Палеарктики переважають монотипні, філогенетично молоді продвинуті роди, на відміну від палеотропічної фауни, ендеміками якої є переважно примітивні роди з великим набором плезіоморфій. Поряд з ендеміками основу фауни Палеарктики складають роди тропіко-субтропічного походження, які мешкають, звичайно, в області Древнього (Стародавнього) Середземномор'я і в суміжних районах.

В фауні scelіонід Палеарктики ми виділяємо 4 головних зонально-фауністичних комплекси: степовий, напівпустельно-пустельний, бореальний і середземноморський. Додатковий, 5-й, полізональний комплекс складають види, яким властиві широкі, практично транспалеарктичні, ареали. Відмічено, що в родині scelіонід такі ареали характерні для 70 видів. Основне ядро цього комплексу складають представники продвинутих в еволюційному відношенні родів: *Gryon* (9 видів), *Trimorus* (13 видів), *Trissolcus* (10 видів), *Telenomus* (22 види), які пов'язані з широко розповсюдженими по всій Палеарктиці видами хазяїв - клопів, жуків-карабід, метеликів, двокрилих. На нашу думку, поширення scelіонід Палеарктики скорельовано і визначається особливостями ареалів їхніх хазяїв, які в свою чергу приурочені до місць поширення їх кормових рослин. Цим, мабуть, пояснюється не тільки багатство видові різноманітності, але й надзвичайно широкі ареали представників родів *Sparasion*, *Scelio*, *Gryon*, *Trimorus*, *Idris*, *Trissolcus* та, звичайно, *Telenomus*.

Відмічено, що найчисленніші сцеліоніди в степових асоціаціях (біля 500 видів), значно бідніший бореальний комплекс (біля 100 видів), середземноморський та напівпустельно-пустельний комплекси складають відповідно 32 та 70 видів.

Особливий інтерес викликають сцеліоніди, які мають розірвані (диз"юнктивні) ареали. Такі ареали часто дозволяють судити про поширення цих чи інших видів або таксонів вищого рангу в минулому та про причини розривів, висвітлюючи, як пише О.Л. Крижановський (1983), історію та походження цих таксонів та цілих фаун. Все ж у відношенні сцеліонід до таких ареалів слід ставитися дуже обережно, бо їхня диз"юнктивність може бути наслідком недостатнього вивчення групи. Для *Scelionidae* відомо біля 20 видів з такими ареалами.

Обговорені можливі шляхи формування ареалів більшості родів родини *Scelionidae*.

Шляхи формування фауністичних комплексів сцеліонід нам уявляються такими.

а). **Степовий.** Цей комплекс формувався одночасно з формуванням в неогені відкритих трав"янистих просторів. Виникнення цих просторів зіграло неоціненну роль в еволюції комах, зокрема в розквіті як прямокрилих, так і їхніх паразитів з родини сцеліонід (триби *Sparasionini*, *Scelionini*, *Baryconini*, *Psilanteridini*). Крім сцеліонід з вищезгаданих триб, степовий комплекс доповнюють деякі *Gryonini* та *Telenomini*, які паразитують в яйцях клопів та метеликів, а також паразити турпунів - *Telesini*.

б). **Напівпустельно-пустельний.** Формувався різними шляхами: автохтонно (трансформація місцевих видів) та міграційно (переселення з древніших іранських пустель, а також з молодших центральноазіатських). Найбагатші видами контактні області, де спостерігається взаємне проникнення видів: численні степові види проникають в зону напівпустель та пустель і навпаки - напівпустельно-пустельні - в зону степів.

в). **Середземноморський.** Цей комплекс формувався, головним чином, шляхом міграцій, на стику бореальної та африканської фауни. В період наступу льодовиків на північ Євразії деякі бореальні форми сцеліонід одержали можливість проникнути в Середземномор'є. В часи міжльодових потеплінь численні теплолюбиві групи яйцеїдів освоїли регіони з помірним кліматом, проникнувши в Північну Італію, Францію, Ірландію, деякі скандинавські країни.

г). **Бореальний.** Чітко окреслити межі бореального комплексу неможливо: сцеліоніди з більш посушливих областей проникають в помірніші зони, досягаючи Новгородської та Ленінградської областей, країн Балтії; в Західній Європі - Швеції і Фі-

нляндії. Зміни, які відбулися в фауні сцеліонід цього комплексу під час плейстоценово-го зледеніння, носять, головним чином, міграційний характер, зокрема середземно-морських та східно-азіатських елементів.

2. Про центри походження сцеліонід та про центри їх видої різноманітності

Недостатня кількість палеонтологічного матеріалу, його слабе вивчення не дозволяє говорити про точно установлений центр походження *Scelionidae*. Про нього ми можемо лише гадати.

В зв'язку з умовами, які історично склалися, в північній півкулі Землі, а саме в її східних регіонах знаходиться переважна більшість месцезнаходжень або з відбитками перетинчастокрилих в осадових породах, або в вигляді інклюзів в смолах. Перші сцеліоніди могли виникнути в будь-якій точці Східної Ангарида та Східного Сибіру. Підтвердженням цьому служать знайдені відбитки сцеліонід в осадових породах Монголії, які відносяться до верхнього неокому чи апту, а також знаходження на Таймирі і в Забайкаллі смол з інклюзами яйцеїдів, які датуються нижньою і верхньою крейдою (альб-сеноман); серед них знайдені більш архаїчні представники родини в порівнянні з найпримітивнішими рецентними родами (Расніцин, 1980; Козлов, 1987).

Центри видової різноманітності багатьох рецентних груп сцеліонід приурочені до помірних широт Палеарктики, що, мабуть, можна пояснити кліматичними умовами, що історично склалися на цих територіях.

Глава VII. Система родини *Scelionidae*

За морфологічними та біологічними особливостями проктотрупоїдні їдці розподілені на дві основні групи, які являють собою дві основні філогенетичні гілки: проктотрупоїдну та діапріодну.

Відокремлення *Scelionidae* від діапріодної гілки, на думку деяких дослідників (Расніцин, 1980; Козлов, 1987), відбулося можливо на початку ранньої крейди (з неокому та апту вже відомі викопні форми цих двох родин) і зв'язано з освоєнням нової адаптивної зони, а саме з переходом до паразитизму в яйцях членистоногих.

В основу класифікації сцеліонід покладена класифікація родини, запропонована Ешмідом (Ashmead, 1893), який виділив в підродині *Scelioninae* 4 триби: *Telenomini*, *Baeini*, *Teleasini* і *Scelionini*. В 1903 році він підвищує ранги виділених ним триб до рангів підродин, а підродину - до рангу родини (*Scelionidae*). Необхідно відмітити, що фахівці без суттєвих змін приймали класифікацію сцеліонід, запропоновану Ешмідом

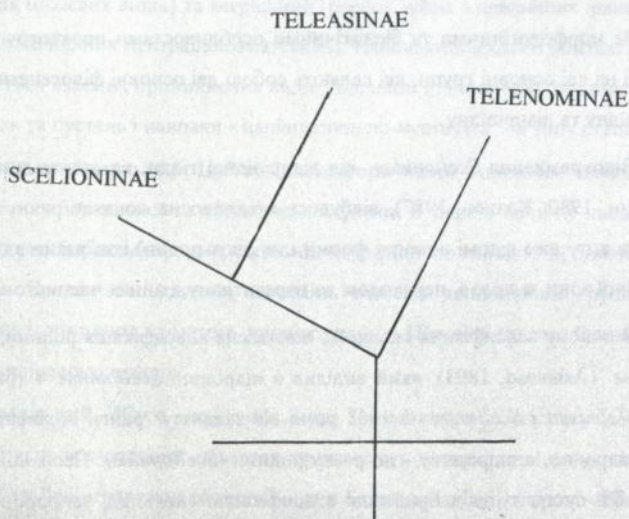
або в 1893 році (Kieffer, 1926), або в 1903 році (Muesebeck, Walkley, 1951, 1956; Muesebeck, Masner, 1967; Masner, 1976; Козлов, Кононова, 1983, 1990).

Л. Маснер (Masner, 1976) в об'ємі родини *Scelionidae* розглядає тільки 3 підродини - *Scelioninae*, *Teleasinae*, *Telenominae*. Підродину *Baeinae* в складі 2 триб - *Idrini* і *Baeini* - він включив в підродину *Scelioninae*. М.О. Козлов і С.В. Кононова (Козлов, 1970; Козлов, Кононова, 1983, 1990) на основі будови черевця, вусиків, жилкування крил, в складі родини *Scelionidae* розглядали 4 підродини (*Scelioninae*, *Teleasinae*, *Baeinae*, *Telenominae*).

Аналіз як морфологічних, так і біологічних особливостей сцеліонід дозволяє нам висловити своє відношення до системи родини. В основному ми приймаємо систему сцеліонід М.О. Козлова, запропоновану ним в 1987 р., як таку, що найбільш відповідає на даному етапі нашим уявленням та поглядам на еволюційний розвиток родини в цілому, однак з деякими змінами.

На основі власних досліджень родина *Scelionidae* розділена на 3 підродини: *Scelioninae*, *Teleasinae* і *Telenominae* (рис. 3). Аналіз даних порівняльної морфології і екології всіх родів *Scelionidae* дозволив включити в кожен з цих підродин тільки ті роди, які відображують специфічну направленість властивих саме даній підрodinі процесів морфологічної та екологічної спеціалізації (рис. 4).

Рис. 3. Філогенетичні відношення підродин сцеліонід



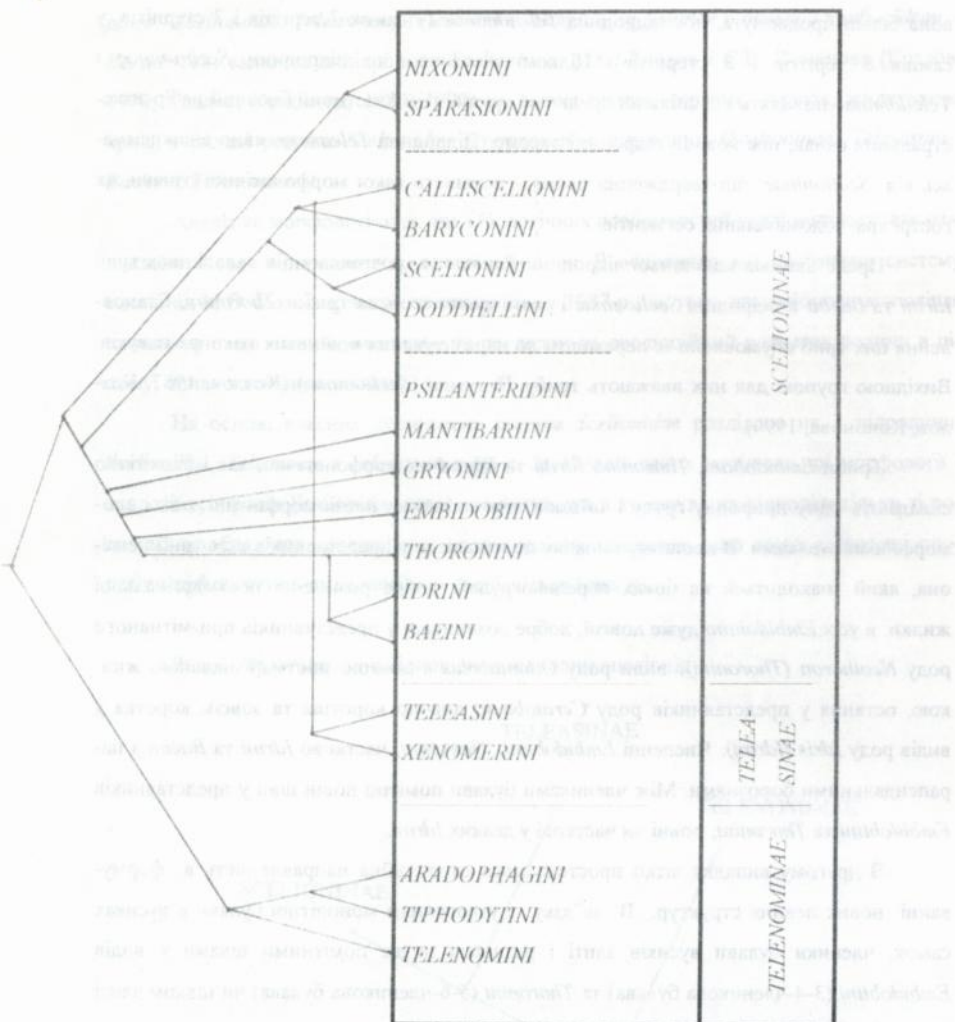
З 3-х підродин найбільший набір анцестральних ознак має підродина *Scelioninae*. Однак вона не є прямою предковою групою в родині *Scelionidae*. По кількості сегментів черевця (у самок 7 або 6 тергітів і 6 стернітів, у самців 8 тергітів і 7 стернітів) вона більш продвинута, ніж підродина *Telenominae* (у самок 7 тергітів і 7 стернітів, у самців 8 тергітів і 8 стернітів). Цілком можливо, що підродини *Scelioninae* і *Telenominae* походять від спільної предкової групи, якій властивий більший набір анцестральних ознак, ніж кожній підродині окремо. Підродина *Teleasinae* явно відокремилась від *Scelioninae*: підтвердження цьому - наявність такої морфологічної ознаки, як гострі краї абдомінальних сегментів.

Представників колишньої підродини *Baeinae* ми розглядаємо в складі двох триб *Idrini* та *Baeini* в підродині *Scelioninae* і розміщуємо їх після триби *Thoronini*. Становлення цих триб обумовлено їх переходом до паразитування в яйцевих коконах павуків. Вихідною групою для них вважають трибу *Thoronini* (*Scelioninae*) (Козлов, 1987; Козлов, Кононова, 1990).

Триби *Embidobiini*, *Thoronini*, *Idrini* та *Baeini* як морфологічно, так і біологічно складають одну природну групу і зв'язані між собою як плезіоморфними, так і апоморфними ознаками. В першому випадку це наявність у представників всіх триб нетріона, який знаходиться на боках передньогрудей; добре розвиненої постмаргінальної жилки: в усіх *Embidobiini* дуже довгої, добре розвиненої у представників примітивного роду *Neothoron* (*Thoronini*); види роду *Odontacolus* з довгою постмаргінальною жилкою, остання у представників роду *Ceratobaeus* значно коротша та зовсім коротка у видів роду *Idris* (*Idrini*). Численні *Embidobiini*, *Thoronini*, частково *Idrini* та *Baeini* з парасидальними борознами. Між члениками булави помітно повні шви у представників *Embidobiini* та *Thoronini*, повні чи часткові у деяких *Idrini*.

В другому випадку чітко простежується еволюційна направленість в формуванні нових певних структур. В зв'язку з утворенням монолітної булави в вусиках самок, членики булави вусиків злиті і розділені ледве помітними швами у видів *Embidobiini* (3-4-членикова булава) та *Thoronini* (5-6-членикова булава) чи цілком злиті (без швів) у видів *Idrini* та *Baeini*. Формула шупиків лабіо-максиллярного комплексу цих триб відповідає 2-1 чи 4-2; 2-1 чи 4-2; 2-1; 1-1. Домінуючі тергіти - 2-3; 2-3; 3; 2. В усіх трибах спостерігається тенденція до вко-

Рис. 4. Схема філогенетичних відношень між надродовими таксонами сцеліонід



процесу крил аж до їх повної редукції, у повнокрилих форм - до поступової редукції постмаргінальної жилки. У всіх безкрилих форм спостерігається різке зменшення очей та очок. Схильні до поступової редукції і інші морфологічні структури. Щитик та задньоспинка стають різкопоперечними: у видів *Mirobaeus* (*Embidobiini*) та *Baeini* мають ви-

гляд вузької стрічкоподібної смужки; у видів *Mirobaeoides* (*Embodobiini*) та *Angolobaeus* (*Baeini*) середньоспинка, щитик та задньоспинка майже злиті в єдиний щит зі слідами колишньої сегментації. Крім того кожна триба в тій чи іншій мірі причетна до становлення паразитизму сцеліонід в яйцевих коконах павуків: відомо, що в цілому *Embodobiini* паразити яєць ембій, які містяться на павутині, що вистилає стінки ходів їх "житла". Однак представники роду *Echthrodesis* з цієї триби вже перейшли до паразитування в яйцевих коконах павуків, що живуть в прибережній зоні водойм, яка затоплюється (Masner, 1976). *Thoronini* паразитують в яйцях водяних клопів і, мабуть, в коконах водяних павуків; *Idrini* та *Baeini* вже повністю перейшли до паразитування в коконах павуків з різних родин, які займають різні біотопи.

Таким чином сукупність всіх перелічених вище особливостей організації *Embodobiini*, *Thoronini*, *Idrini* та *Baeini*, на наш погляд, є результат їхньої **тривалої еволюції в напрямку спеціалізації**, пристосування до специфічних умов життя (під водою, в коконах павуків, на павутині в ходах ембій). В результаті цього пристосування деякі морфологічні структури інтенсивно змінювались в напрямку вузької спеціалізації, тобто в напрямку вирішального впливу провідного фактору середовища, інші ознаки організації під цим же впливом зазнавали регресу, редукції, деякі ледве змінювались, залишаючись примітивними.

Підродину *Teleasinae* ми приймаємо в об'ємі 2-х триб - *Teleasini* та *Xenomerini*, які об'єднують в Палеарктиці 3 роди: *Teleas*, *Trimorus* та *Xenomerus*. Роди *Proteleas* Kozlov (Козлов, 1961) та *Ceratoteleas* Kozlov (Козлов, 1965) ми розглядаємо в складі роду *Teleas*, а їх видовий склад в якості морфологічних груп уводимо до складу роду *Teleas*. Детально розглядаються синапоморфії, які об'єднують представників триб *Teleasini* та *Xenomerini*, висловлюється припущення, що анцестральною для *Teleasinae* є триба *Calliscelionini*.

Підродину *Telenominae* розглядаємо в об'ємі, прийнятому М.О. Козловим (1970), М.О. Козловим і С.В. Коновою (1983, 1990), тобто ця підродина об'єднує 3 триби - *Aradophagini*, *Tiphodytini*, *Telenomini*, на відміну від Л. Маснера (Masner, 1976, 1979, 1980), який приймає підродину *Telenominae* в вузькому розумінні, з єдиною номінативною трибою.

Триба *Aradophagini* в морфологічному відношенні об'єднує як найпримітивніші ознаки, які свідчать про низьку еволюційну продвинутість цієї групи теленомін (12 - членикові вусики у самок і самців, наявність латеростернітів, слабо гетерономна сег-

ментація черевця), так і продвинутіші ознаки і перш за все - відсутність скафіона і нетріона в складі грудей. Мабуть редукція цих первинних структур є наслідок сильного сплюснення тіла видів триби *Aradophagini*.

Триба *Aradophagini* сформувалась на початковому етапі еволюційного розвитку під родини *Telenominae* і зберігає родинні зв'язки з древнішою та примітивнішою під родиною *Scelioninae*: вона є ніби з'єднуючою ланкою між цими двома під родинами. Про це свідчить наявність латеростернітів (хоч і різко зменшених) та 12-членикових вусиків у самців і самок.

Триба *Tiphodytini* була описана М.О. Козловим (1970) в під родині *Telenominae*. Однак враховуючи будову вершинних члеників вусиків (які майже злиті і відокремлені один від одного тільки швами), Л. Маснер (Masner, 1976) переніс цю трибу в ранзі роду в трибу *Thoracini*. Через деякий час рід *Tiphodytes* знову був визнаний цим автором як самостійна триба *Tiphodytini*, але вже в складі під родини *Scelioninae* (Masner, 1980). На основі морфологічних ознак (широкі латеростергіти, наявність префектуса), ми вважаємо (Козлов, 1970; Козлов, Кононова, 1983), що включення *Tiphodytini* до складу *Telenominae* правомірніше, ніж перенесення її до під родини *Scelioninae*.

Для триби *Tiphodytini* характерно поєднання вихідних для теленомін ознак (вусики в обох статей 12-членикові, наявність в складі грудей скафіона, нетріона і префектуса) та вторинних, надто трансформованих ознак (у самок вершинні членики вусиків майже злиті, відокремлені один від одного тільки швами; передні крила вузькі, їх задній край в базальній половині звичайно з тупокутним виступом). Триба *Tiphodytini* - менше продвинута група, ніж *Telenomini*. В біологічному відношенні це проявляється в тому, що представники *Tiphodytini* паразитують в яйцях клопів - вихідних хазяїв теленомін.

В еволюційному відношенні триба *Telenomini* - найбільш продвинута група серед яйцеїдів-теленомін: про це свідчить відсутність скафіона і нетріона в будові грудей, зменшення кількості члеників як щелепних (2-членикові), так і нижньогубних (1-членикові) щупиків, поступова редукція постмаргінальної жилки, чітке домінування 2-го тергіта черевця, 10 чи 11 - членикові вусики самок. Всі представники триби *Telenomini* мають маленькі розміри тіла, у багатьох з них спостерігається різке згладження скульптури на різних ділянках тіла.

Аналіз морфологічних особливостей теленомін дав можливість виділити ключові ознаки, які дозволили чітко диференціювати роди *Trissolcus* та *Telenomus*, устано-

вити родовий статус цілого ряду суперечних видів, здійснити рекласифікацію роду *Aporophlebus* (Козлов, Ле, 1977; Козлов, Кононова, 1983). Приведена система сцеліонід Палеарктики.

Система сцеліонід Палеарктики

I. Підродина *Scelioninae* Förster, 1856

Триби	Роди	Порядковий №
1. <i>Nixonini</i> Masner, 1976	1. <i>Nixonia</i> Masner, 1958	1
2. <i>Sparasionini</i> Masner, 1976	1. <i>Sparasion</i> Latreille, 1802	2
3. <i>Calliscelionini</i> Masner, 1976	1. <i>Marshalliella</i> Kieffer, 1913	3
	2. <i>Triteleia</i> Kieffer, 1906	4
	3. <i>Probarycomus</i> Kieffer, 1908	5
	4. <i>Paridris</i> Kieffer, 1908	6
	5. <i>Calliscelio</i> Ashmead, 1893	7
	6. <i>Holoteleia</i> Kieffer, 1908	8
	7. <i>Macroteleia</i> Westwood, 1835	9
	8. <i>Anteromorpha</i> Dodd, 1913	10
	9. <i>Ambliscelio</i> Kieffer, 1913	11
4. <i>Baryconini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Barycomus</i> Förster, 1856	12
	2. <i>Apepus</i> Förster, 1856	13
	3. <i>Parabarycomus</i> Kononova, gen. n	14
5. <i>Scelionini</i> Förster, 1856	1. <i>Scelio</i> Latreille, 1805	15
6. <i>Doddiellini</i> Masner, 1976	1. <i>Doddiella</i> Kieffer, 1913	16
7. <i>Psilanteridini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Opisthacantha</i> Ashmead, 1893	17
	2. <i>Caloteleia</i> Westwood, 1837	18
	3. <i>Anteris</i> Förster, 1856	19
	4. <i>Tuora</i> Kozlov, 1976	20
	5. <i>Duta</i> Nixon, 1933	21
	6. <i>Psilanteris</i> Kieffer, 1916	22
8. <i>Mantibariini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Mantibaria</i> Kirby, 1900	23
9. <i>Gryonini</i> Szabó, 1966	1. <i>Gryon</i> Haliday, 1833	24
	2. <i>Plesiobaeus</i> Kieffer, 1913	25
	3. <i>Hungarogryon</i> Szabó, 1966	26
	4. <i>Exon</i> Masner, 1980	27

	5. <i>Eremioscelio</i> Priesner, 1951	28
	6. <i>Encyrtoscelio</i> Dodd, 1914	29
10. <i>Embiobiini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Embiobia</i> Ashmead, 1895	30
11. <i>Thoronini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Thoron</i> Haliday, 1833	31
12. <i>Idrini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Idris</i> Förster, 1856	32
	2. <i>Cyphacolus</i> Priesner, 1951	33
	3. <i>Ceratobaeus</i> Ashmead, 1893	34
	4. <i>Anagrus</i> Kononova, gen. n.	35
	5. <i>Odontacolus</i> Kieffer, 1910	36
13. <i>Baeini</i> Ashmead, 1893	1. <i>Baeus</i> Haliday, 1833	37
II. Підродина <i>Teleasinae</i> ,	Ashmead, 1833	
1. <i>Teleasini</i> Ashmead, 1893	1. <i>Trimorus</i> Förster, 1856	38
	2. <i>Teleas</i> Latreille, 1809	39
2. <i>Xenomerini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Xenomerus</i> Walker, 1936	40
III. Підродина	<i>Telenominae</i> Thomson, 1860	
1. <i>Aradophagini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Ladora</i> Masner et Huggert, 1979	41
	2. <i>Aradophagus</i> Ashmead, 1893	42
2. <i>Tiphodytini</i> Kozlov, 1970	1. <i>Tiphodytes</i> Bradley, 1902	43
3. <i>Telenomus</i> Thomson, 1860	1. <i>Trissolcus</i> Ashmead, 1893	44
	2. <i>Archiphanurus</i> Szabó, 1975	45
	3. <i>Psix</i> Kozlov et Lê, 1976	46
	4. <i>Telenomus</i> Haliday, 1833	47
	5. <i>Phlebiaporus</i> Kozlov, 1967	48
	6. <i>Latonius</i> Kononova, 1982	49
	7. <i>Platytenomus</i> Dodd, 1914	50
	8. <i>Eumicrosoma</i> Cahan, 1913	51
	9. <i>Pseudotelenomoides</i> Szabó, 1975	52

Глава VIII. Господарське значення сцеліонід

та їх використання в біометоді

Подана в розділі характеристика господарського значення сцеліонід основана на аналізі кормових зв'язків сцеліонід фауни (колишнього) СРСР, а також на критичному

вивченні всієї доступної літератури, яка присвячена економічному значенню цієї групи паразитичних перетинчастокрилих (Козлов, Кононова, 1983; 1990). Представників родини сцеліонід можна з певністю віднести до числа постійних регуляторів чисельності цілого ряду видів - серйозних шкідників сільськогосподарських та лісних культур, що обумовлено високою специфічністю сцеліонід до хазяїв та відсутністю серед них вторинних паразитів (виняток - *Telenomus chloropus*).

Нами вперше відмічено (Кононова, Пластун, 1991), що, в залежності від стану популяції звичайного хлібного туруна (*Zabrus tenebrioides*) та системи агротехнічних міроприємств, що застосовуються, зараженість яєць цього шкідника яйцедом *Teleas lamellatus* (*Teleasini*, *Teleasinae*) в 1980-1986 рр. досягала 52% (дослідні поля Херсонської, Київської областей та Криму).

Значний практичний інтерес викликає здатність ряду теленомін розвиватися в яйцях клопів, які загинули внаслідок впливу того чи іншого фактора (зберігання при зниженій температурі та високій вологості та ін.). Такі яйця можуть бути використані для накопичення запасу хазяїв при масовому розведенні ентомофагів (Voegelé, 1961).

В главі відмічена доцільність охорони та приваблення сцеліонід до місць масового розмноження їх хазяїв, шляхом збереження на узліссях, в лісосушках, на узбіччях ділянок з квітучою рослинністю, яка служить джерелом додаткового живлення для сцеліонід-ентомофагів.

Висновки

1. На основі аналізу оригінальних матеріалів та огляду літературних даних вперше приведена кількісна оцінка фауни сцеліонід Палеарктики як на видовому, так і на родовому рівнях. В результаті вивчення матеріалів в Відділі систематики ентомофагів Інституту зоології НАН України створена колекція сцеліонід, яка нараховує 590 видів із 47 родів, з них майже 400 видів і 3 роди - нові для науки. Для фауни Палеарктики встановлено 700 видів та 52 роди сцеліонід. Основна частина матеріалів, які опрацьовано, відображена в двох монографіях по сцеліонідах фауни колишнього СРСР (підродини *Telenominae*, 1983 та *Scelioninae*, 1990) та в монографії з серії "Фауна України" (1992).

2. Проведено порівняльно-морфологічний аналіз дорослих сцеліонід, дана таксономічна оцінка основних морфологічних ознак. Вперше проведено аналіз морфологічних структур, які були виявлені при зніманні об'єктів в растровому електронному мікроскопі "Стереоскан-2" при збільшенні від 80 до 5000 разів. Відмічено, що адаптивні

типи будови тіла сцеліонід скорельовані з характером їхньої екологічної спеціалізації; загальною закономірністю є наявність кореляції між габітусом сцеліонід та формою яєць хазяїв; ступінь складності скульптури поверхні тіла сцеліонід чітко узгоджується з еволюційною продвинутістю родів, морфологічних груп та окремих видів яйцеїдів. На основі цих даних установлені порівняльно-морфологічні ряди та простежені напрямки еволюції окремих структур сцеліонід, які, поряд з іншими (біологічними) ознаками, використовуються з метою класифікації даної групи перетинчастокрилих.

3. Підтверджено припущення, що одним з головних напрямків еволюції сцеліонід є зменшення розмірів їх тіла. Це явище викликане переходом сцеліонід до паразитизму в дрібних яйцях хазяїв і виникненням групового паразитизму; воно супроводжується, часто, олігомеризацією гомонимних структур (члеників вусиків та лабіо-максиллярного комплексу, тергітів черевця і т.ін.), редукцією крил і парасидальних борозен, інтеграцією склеритів грудей, згладженням скульптури на різних ділянках тіла. Крім того характерна особливість сцеліонід - формування подібних структур, які виникають незалежно як в близькоспоріднених групах яйцеїдів, так і в систематично далеких (трибах, підродинах). Це утворення нерозчленованої булави в вусиках самок, сплюснене тіло деяких яйцеїдів, пір'ястокрилість, редукція деяких склеритів грудей, різке домінування певних тергітів черевця. Аналіз морфологічних особливостей сцеліонід дозволив провести філогенетичну оцінку ознак, тобто виділити плезіоморфні та апоморфні ознаки.

4. Узагальнені дані, що стосуються морфології преімагінальних стадій сцеліонід. Для ранніх стадій личинкового розвитку сцеліонід установлено два основних типи личинок - телеаодний та мішкоподібний. Поряд з еволюційними новоутвореннями у імаго (нетріон та скафіон в будові грудей), існування телеаодної личинки є одним з доказів монофілетичності родини.

5. Узагальнення даних, що стосуються біологічних особливостей сцеліонід, дозволило підтвердити закономірності біологічної еволюції сцеліонід: ендопаразитичний розвиток, еволюцію по лінії морфотипової спеціалізації.

Підтверджено (власні та літературні дані), що кормова спеціалізація окремих видів яйцеїдів - досить стійка видова ознака, яка зберігається і після розвитку яйцеїда на неспецифічному хазяїні; для представників родини *Scelionidae*, як правило, характерна вузька трофічна спеціалізація: вони моно- або олігофаги.

6. Показано, що еволюційний розвиток *Scelionidae* визначається широкою адаптивною радіацією в зв'язку з освоєнням ними різноманітних груп хазяїв. Відмічено адаптації різних рівнів, які визначають пристосування як до систематично близьких груп хазяїв, так і до освоєння нових груп.

Розглянуті можливі шляхи становлення паразитизму в деяких сцеліонід.

7. Вперше дано аналіз географічного поширення сцеліонід фауни Палеарктики.

Фауна *Scelionidae* Палеарктики налічує 700 видів, які об'єднані в 52 роди (близько 40% світової фауни) і 18 триб (біля 80% світової фауни). 13 родів сцеліонід ендемічні для Палеарктики. Це еволюційно продвинуті роди з філогенетично молодих груп, тоді як ендемічні роди палеотропічної фауни представлені переважно примітивними формами. 20 палеарктичних родів є монотипними, 25 - родами-космополітами, розповсюдженими практично на всіх континентах Старого і Нового Світу. В фауні сцеліонід Палеарктики виділено 4 головних зонально-фауністичних комплекси: степовий (~500 видів), бореальний (~100 видів), напівпустельно-пустельний (~70 видів), середземноморський (32 види). Полізональний комплекс складають ~70 видів.

Видова різноманітність сцеліонід значно вища в азійській частині Палеарктики (392 види); в європейській частині цього регіону вона значно нижча (254 види).

Родова різноманітність в цих частинах Палеарктики приблизно однакова (41 проти 44 родів відповідно).

Багаточисельно представлені видами як молоді роди, що прогресивно розвиваються: *Gryon* (*Gryonini*), *Trimorus* (*Teleasini*), *Idris* (*Idrini*), *Trissolcus* і *Telenomus* (*Telenomini*), так і деякі роди, яким властивий найбільший набір плезіоморфій (*Sparasion*, *Scelio*). Це дає підставу вважати, що саме в Палеарктиці знаходиться центр їх видової різноманітності. Така численність і різноманітність форм на даній території, особливості їх організації (морфологічні і біологічні) дають можливість говорити про наявність тут сучасного або дуже молодого осередка активного формотворення.

Вперше окреслені шляхи формування фауністичних комплексів сцеліонід.

8. Висловлено припущення, що місце виникнення сцеліонід пов'язане з помірним кліматичним поясом північної півкулі Землі, зокрема з її східними регіонами. Саме з цих регіонів відома більшість викопних місцезнаходжень або з відбитками перетинчато-крилих (в тому числі і сцеліонід) в осадових породах, або в вигляді інклюзів в смолах. Також відмічено, що і центри видової різноманітності багатьох рецентних груп сцеліонід також приурочені до помірних широт Палеарктики.

9 На основі встановлених закономірностей морфо-біологічної еволюції сцеліонід, запропонована їх оригінальна класифікація.

10. Розглянуто господарське значення сцеліонід як ентомофагів. Вперше відмічено (Пластун, Кононова, 1991), що зараженість яєць хлібного туруна *Zabrus tenebrioides* яйцедом *Teleas lamellatus* (Teleasini, Teleasinae) досягає 52% (дослідні поля Херсонської, Київ-ської областей і Криму). З методики розведення і застосування сцеліонід і впливу на них різних факторів вперше запропонований великий список літератури.

По темі дисертації опубліковано 44 роботи, з яких наведені основні:

Козлов М.А., Кононова С.В. Теленомины фауны СССР. Л., 1983.- 336 С.

Козлов М.А., Кононова С.В. Сцелионины фауны СССР. Л., 1990.- 330 С.

Кононова С.В. Фауна Украины. Т. 11, вып. XX. Паразитические перепончатокрылые. Проктоотрупоидные наездники-сцелионины. Подсемейства сцелионины и теленомины. // К. : Наукова думка.- 1992.- 254 С.

Кононова С.В. Сем. *Scelionidae*. В кн. "Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток. Дальнаука.- 1995. Т. IV. Ч. 2.- С.57-120.

Кононова С.В. Яйцееды из родов *Aporophlebus* Kozlov, 1970 и *Platytenomus* Dodd., 1914 (*Hymenoptera*, *Scelionidae*) фауны Украины // Энтомологическое обозрение.-1973 6.- 52, вып.3. - С. 658-664.

Кононова С.В. К изучению фауны теленомин (*Hymenoptera*, *Scelionidae*) Украины // Вестн. зоологии.- 1973 а. - № 5. - С. 42-47.

Кононова С.В. О синонимии двух видов рода *Trissolcus* Ashmead (*Hymenoptera*, *Scelionidae*) // Вестн. зоологии.- 1975. - № 4. - С. 72-73.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды яйцеедов подрода *Aholcus* Kieffer, 1913, *Telenomus* Haliday, 1833 (*Proctotrupoidea*, *Scelionidae*) с Дальнего Востока // Вестн. зоологии.- 1977 а. - № 1. - С.50-57.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды рода *Telenomus* Haliday, 1833 (*Hymenoptera*, *Scelionidae*) фауны СССР // Вестн. зоологии.- 1977 6.- № 4. - С. 50-59.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новый палеарктический представитель рода *Eumicrosoma* Gahan (*Hymenoptera*, *Scelionidae*) из СССР // Зоологический журнал.- 1977.- 56, вып.12.- С. 1891-1893.

Кононова С.В. Новый вид яйцееда рода *Telenomus Haliday, 1913 (Hymenoptera, Scelionidae)* из Крима // Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, - 1979.- Т.61.- С. 149-150.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды яйцеедов рода *Telenomus (Hymenoptera, Scelionidae, Telenominae)* фауны СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.- 1979.- Т.88.- С. 111-115.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды яйцеедов рода *Telenomus Haliday, 1833 (Hymenoptera, Scelionidae, Telenominae)* из Приморского края // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.- 1981.- Т.92.- С.117-123.

Кононова С.В. Новый род и вид яйцееда (*Hymenoptera, Scelionidae*) из юга Украины // Вестн. зоологии.- 1982.- № 3.- С. 76-78.

Кононова С.В. Новый вид рода *Gryon Haliday (Hymenoptera, Scelionidae, Scelioninae)* из Средней Азии // В сб.: "Таксономия и зоогеография насекомых". Киев.- 1984.- С. 78-79.

Козлов М.А., Кононова С.В. Обзор родов *Triteleia* и *Calliscelio (Proctotrupoidea, Scelionidae)* // Вестн. зоологии.- 1985.- №4.- С. 15-24.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые палеарктические роды сцелионид (*Hymenoptera, Scelionidae*) фауны СССР // Вестн. зоологии.- 1985. №5.- С. 36-40.

Кононова С.В. Новые виды яйцеедов-теленомин (*Hymenoptera, Scelionidae*) с Дальнего Востока СССР // В сб.: "Перепончатокрылые Восточной Сибири и Дальнего Востока".- 1986.- С. 55-63.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды наездников-сцелионин трибы *Baryconini (Hymenoptera, Scelionidae)* фауны СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.- 1986.- Т.159.- С. 77-88.

Козлов М.А., Кононова С.В. Ревизия рода *Macroteleia Westwood, 1935* // В сб.: "Новые данные по систематике насекомых Дальнего Востока".- 1987.- С. 93-101.

Кононова С.В. Новые виды яйцеедов-теленомин (*Hymenoptera, Scelionidae, Telenominae*) Сообщение I. // Вестн. зоологии.- 1987.- № 4.- С. 28-35.

Кононова С.В. Новые виды яйцеедов-теленомин (*Hymenoptera, Scelionidae, Telenominae*) Сообщение II. // Вестн. зоологии.- 1987.- № 5.- С. 9-15.

Кононова С.В. Новые виды яйцеедов рода *Telenomus Haliday, 1833 (Scelionidae, Telenominae)* из юга Украины // В сб.: "Фауна и биоценоотические связи насекомых Украины".- Тр. Украинск. энтомол. об-ва.- 1987.- I.- С. 58-60.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды рода *Sparasion* Latr. (Hymenoptera, Scelionidae) с тремя поперечными лобными складками из фауны СССР // Тр. Всесоюзн. энтомол. об-ва. - 1988. - Т.70. - С. 157-165.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды рода *Calotelea* Westwood (Hymenoptera, Scelionidae) фауны СССР и Японии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1989 а. - Т.188. - С. 101-108.

Козлов М.А., Кононова С.В. Новые виды рода *Gryon* Haliday (Hymenoptera, Scelionidae) фауны СССР и сопредельных стран // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1989 б. - Т. 188. - С. 78-100.

Кононова С.В., Пластун И.Н. *Teleas lamellatus* Szabo (Teleasinae, Scelionidae, Hymenoptera) паразит яиц обыкновенной хлебной жужелицы *Zabrus tenebrioides* Goeze (Carabidae, Coleoptera) и некоторые особенности его биологии // Тр. XII международн. симпозиума по энтомофауне Средней Европы, 1988. Киев. - 1991. - С. 180-183.

Кононова С.В. К фауне наездников-сцелионид (Hymenoptera, Scelionidae) Читинской области. // Сборник научн. тр. Насекомые Даурии и сопредельных территорий. М.: Из-во Центральной научно-исследовательск. лаборатории охотничьего хозяйства и заповедников. - 1992. - вып.1. - С. 124-135.

Кононова С.В., Петров С. Три новых вида рода *Idris* (Hymenoptera, Scelionidae) из Болгарии // Вестн. зоологии. - 1993 а. - № 2. - С. 25-28.

Кононова С.В. Новые палеарктические виды рода *Proteleas* (Hymenoptera, Scelionidae) // Вестн. зоологии. - 1993 б. - № 4. - С. 29-31.

Кононова С.В. Сцелиониды Палеарктики (Hymenoptera, Scelionidae) (морфологическая и зоогеографическая характеристика, систематика, эволюция). Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.09 - энтомология. Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 1997.

Защищается комплексное исследование сцелионид Палеарктики, основные положения которого изложены в 44 научных публикациях. На основании многостороннего подхода к изучению группы решен ряд теоретических и практических вопросов, касающихся таксономии, направления основных эволюционных преобразований сцелионид, их экологической специализации к хозяевам, зоогеографического анализа группы. Показано, что эволюционное развитие сцелионид определяется широкой адаптивной радиацией в связи с освоением ими различных групп хозяев. На основании установлен-

ных закономерностей морфо-биологической эволюции сцелионид предложена их оригинальная классификация.

Kononova S.V. Scelionidae of Palaearctic Region (morpho-biological and zoogeographic characteristic, taxonomy, evolution). Manuscript.

Dissertation for searching a scientific degree of doctor of the biological sciences on speciality 03. 00. 09 - entomology. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 1997.

A complex investigation of Palaearctic Scelionidae is defending, the main theses of which are stated in 44 scientific publications. Basing on the many-sided approach of Studying this group the various theoretic and practical problems are worked out, wich are connected with taxonomy, general evolutionary transformations of Scelionidae, ecological specialization to their hosts, zoogeographic analysis of the group. It is supposed that evolutionary development of Scelionidae is caused by the vast adaptive radiation stipulated by their penetrating among the different host groups.

On the base of the conclusion concerning some conformitis to morpho-biological evolution of Scelionidae an original ciassification is given.

Ключові слова. Паразитичні перетинчастокрилі - сцеліоніди, фауна, зоогеографія, еволюція, систематика.

AB 37.021