

Род *Ampllicella* распространен в неокоме Забайкалья и Китая и включает виды *A. sessilis* (Townes), 1973 (типовой), *A. spinata* (Zhang et Rasnitsyn), 2003, *A. exquisita* (Zhang et Rasnitsyn), 2003, *A. beipiaoensis* (Zhang et Rasnitsyn), 2003, *A. mininae* sp. nov., *A. shcherbakovi* sp. nov., *A. bashkuyevi* sp. nov. Род выделен из состава *Tanychora* по наличию анального рудимента a_1-a_2 и отсутствию $2Rs+M$ в переднем крыле. Оба эти признака трактуются как примитивные.

Род *Khasurtella* (рис. 3) известен из неокома Забайкалья и Китая и включает виды *K. buriatica* sp. nov. (типовой) и *K. sinensis* (Zhang), 1991. В переднем крыле утрачена a_1-a_2 , но $2Rs+M$ еще не появилась. По сочетанию этих признаков род представляется промежуточным между *Ampllicella* и *Tanychora*.

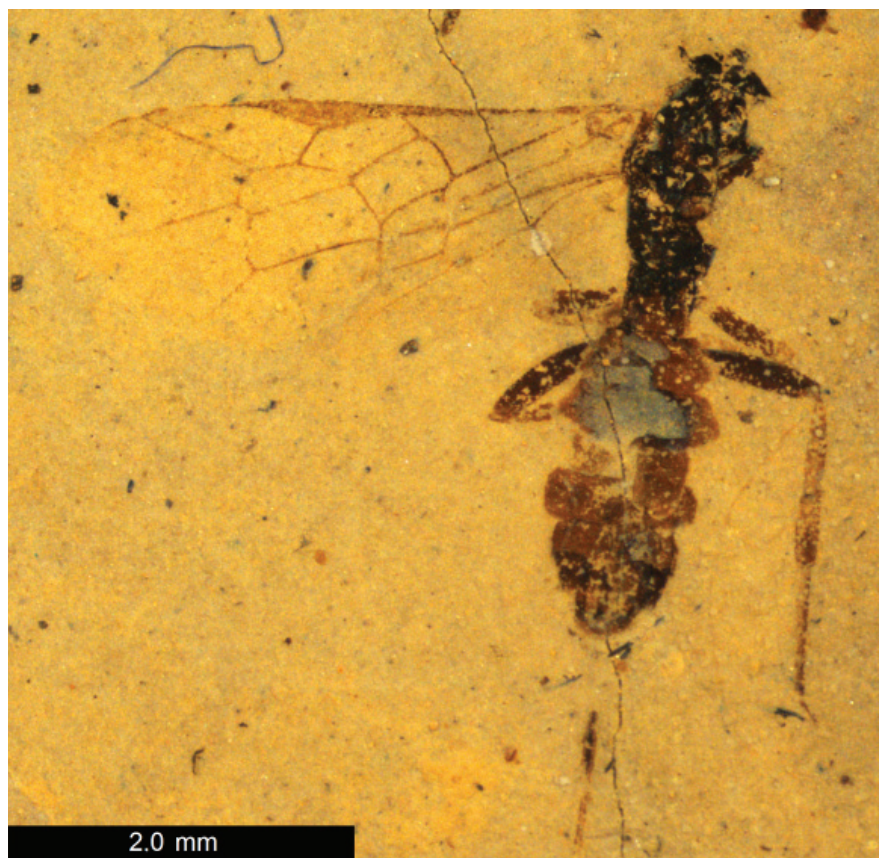


Рис. 3. *Khasurtella buriatica* sp. nov. (Tanychorinae), голотип ПИН, № 5026/779.

Род *Tanychora* включает два вида из нижнего мела Забайкалья и Монголии: *T. petiolata* (Townes), 1973 (типовой) и *T. loki* sp. nov. *T. loki* из местонахождения Бон-Цаган является единственным представителем подсемейства *Tanychorinae*, найденным в апте (самая поздняя находка танихорин).

Род *Megachora* gen. nov. включает единственный вид *M. sibirica* sp. nov. из неокома Забайкалья. В переднем крыле *Megachora* сочетаются примитивные (наличие a_1-a_2 , отсутствие $2Rs+M$) и продвинутые признаки (спектрализация $1Rs+M$).

На основании полученных данных можно выделить основные направления морфологических преобразований внутри подсемейства: 1 – утрата анального рудимента a_1-a_2 ; 2 – появление $2Rs+M$; 3 – уменьшение зеркальца и спектрализация $1Rs+M$; 4 – утрата части $1Rs+M$. Эта последовательность прослеживается в ряду *Ampllicella* – *Khasurtella* – *Tanychora* – *Paratanychora* – *Tanychorella*. Однако род *Megachora* выбивается из этого ряда и, по-видимому, является ранней, обособленной ветвью *Tanychorinae*, независимо приобретающей некоторые из тех же продвинутых признаков. Представители подсемейства *Tanychorinae* составляют 100% ихневмонофаун местонахождений Хасуртый, Исянь, Лайян, доминируют в Байсе и близких к ней местонахождениях (Заза, Романовка, Анда-Худук) и почти полностью исчезают в Бон-Цагане.

5.2. Подсемейство *Palaeoichneumoninae*

Подсемейство *Palaeoichneumoninae* subfam. nov. включает 14 видов из трех родов: *Palaeoichneumon* gen. nov., *Rudimentifera* gen. nov., *Dischysma* gen. nov. Палеоихневмонины известны из нижнемеловых отложений Забайкалья и Монголии. По жилкованию представители подсемейства близки к современным лабенинам (обычно трактуемым как примитивное подсемейство), но отличаются от них сидячей метасомой. Палеоихневмонины происходят от танихорин, и, по-видимому, являются предковой группой для остальных ихневмонид. Представители подсемейства также имеют мелкие размеры: переднее крыло 1.6 – 5.3 мм.

Род *Rudimentifera* включает два вида из нижнего мела Монголии и Забайкалья: *R. mora* sp. nov. (типовой) и *R. suspecta* sp. nov. По строению $1Rs+M$ (редуцированной в средней части,

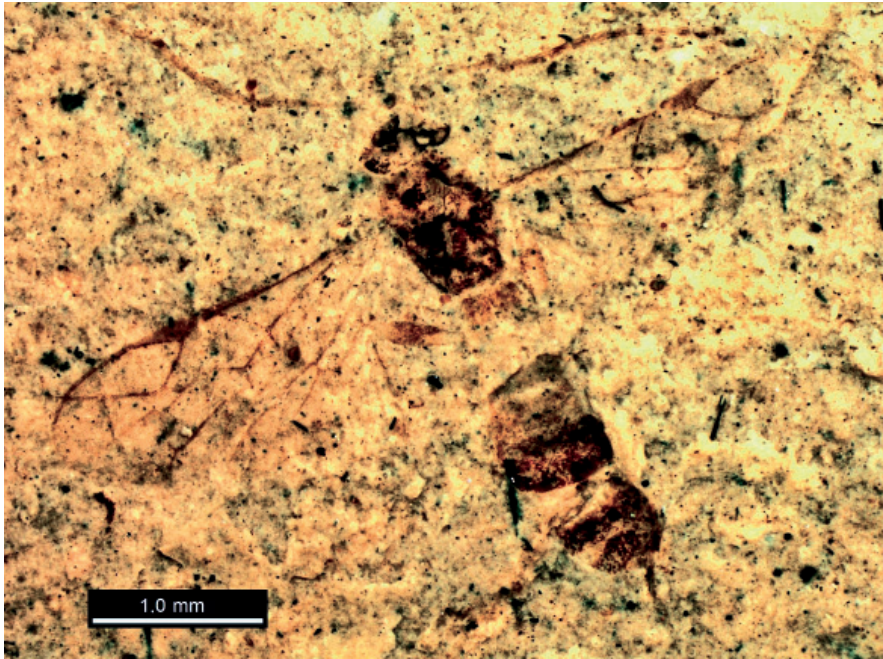


Рис. 4. *Palaeoichneumon freja* sp. nov. (Palaeoichneumoninae), голотип ПИН, № 4210/1146.

но сохраняющей проксимальный и дистальный рудименты) род близок к продвинутым танихоринам (*Tanychorella*), однако отличается от них сравнительно маленьким зеркальцем.

Род *Palaeoichneumon* (рис. 4) – самый многочисленный – включает 8 видов из нижнего мела Забайкалья и Монголии: *P. freja* sp. nov. (типовой), *P. ornatus* sp. nov., *P. danu* sp. nov., *P. micron* sp. nov., *P. mirabilis* sp. nov., *P. tenebrosus* sp. nov., *P. townesi* sp. nov., *P. pomomarenkoi* sp. nov.

Род *Dischysma* – эндемик аптского местонахождения Бон-Цаган в Монголии, включает виды *D. maculata* sp. nov. (типовой), *D. similis* sp. nov., *D. ramulata* sp. nov., *D. neglecta* sp. nov. В целом представители рода весьма похожи на *Palaeoichneumon*, но отличаются более крупными размерами и наличием двух просветов в жилке r-m в переднем крыле. Два просвета в r-m говорят о иной схеме расположения складок на крыле, и, следовательно, иной аэродинамике. Вполне возможно, что изменение жилкования является следствием увеличения размеров.

три семейства в течение мела включают утрату продольного срединного шва на мезонотуме, изменение формы нотаул от сходящихся и соединяющихся до параллельных, утрату жилки 1Rs+M и анального рудимента a_1 - a_2 , укорочение зеркальца с появлением 2Rs+M, переход от эктопаразитизма к эндопаразитизму, укорочение яйцеклада.

Разделение семейства на подсемейства пока не устоялось. Спорными остаются также филогенетические отношения внутри семейства. В работе принята система Уола и Шарки (1993) с разделением современных Ichneumonidae на 35 подсемейств. Среди наиболее примитивных рецентных подсемейств обычно называются Labeninae, Pimplinae, Xoridae. Эти взгляды отчасти находят подтверждение в палеонтологической летописи.

5. Систематическая часть

5.1. Подсемейство Tanychorinae

Подсемейство Tanychorinae Rasnitsyn, 1980 к началу наших работ включало 9 видов нижнемеловых наездников из трех родов: *Tanychora* Townes, 1973, *Tanychorella* Rasnitsyn, 1975, *Paratanychora* Zhang et Rasnitsyn, 2003. На сегодняшний день известно 6 родов и 15 видов танихорин из нижнего мела Забайкалья, Монголии и Китая. Танихорины являются наиболее примитивной группой настоящих наездников, предковой для всех остальных ихневмонид и для браконид. К примитивным чертам морфологии относятся очень крупное зеркальце, иногда достигающее 1м-су, развитая 1Rs+M, иногда – анальный рудимент a_1 - a_2 , сходящиеся (иногда – соединяющиеся) нотаулы, иногда продольная линия на мезонотуме, сидячая метасома, длинный яйцеклад. Танихорины представлены преимущественно мелкими формами: длина переднего крыла составляла 1.9 – 6.5 мм (возможно, до 8 мм). Таким образом, исходно ихневмонида были весьма мелкими наездниками, а современные сравнительно крупные их размеры (переднее крыло до 45 мм) являются вторичными.

Описано пять новых видов рода *Tanychora*. На основании новых данных род разделен на три рода: *Amplicella* gen. nov., *Khasurtella* gen. nov. и собственно *Tanychora*.

ды и Нью-Джерси в Северной Америке. Всего изучено 116 образцов, из которых 112 из коллекций ПИН РАН. Изучены коллекции из 15 меловых местонахождений. Из 7 местонахождений описаны новые таксоны ихневмонид.

Приведен аннотированный список 20 меловых местонахождений ихневмонид, большинство из которых охарактеризованы литологически и фаунистически, а также список описанных таксонов для каждого местонахождения.

3.2. Методика сбора материала

Сбор материала проводился по стандартным палеоэнтомологическим методикам.

3.3. Методика лабораторного изучения материала

Описаны различные методики препаровки и обработки каменного и янтарного материала. Для изучения материала применялись различные методики микроскопии, в т.ч. поляризационная и SEM без напыления. Фотографии выполнены главным образом фотоаппаратом Leica DFC-425 на микроскопе Leica M-165C с объективом Planapo 1.0x. Рисунки выполнены с помощью программ CorelDRAW X4, Adobe Photoshop CS2 v.9.0, Helicon Focus 5.0.11 Lite, Kolor AutoPano Pro v. 1.4.0. Таблицы выполнены в программе редактирования электронных таблиц Microsoft Excell 2003.

4. Происхождение и систематика ихневноидных наездников

Непосредственные предки ихневноидов – представители вымершего мезозойского семейства Ephialtitidae. Самым примитивным из семейств ихневноидов является семейство Praeichneumonidae, известное по 7 находкам (два описанных вида) из нижнего мела России и Монголии. От преихневноидов происходят примитивные ихневмониды – Tanychorinae. Танихорины являются предковыми для всех остальных ихневмонидов и для браконид (Eoichneumonidae включены в состав Braconidae). Основные направления морфологических преобразований вну-

Палеоихневноиды впервые появляются в Байсе, где составляют менее трети всех ихневмонидов, и доминируют в Бон-Цагане и Холботу. Три рода подсемейства образуют ряд Rudimentifera – Palaeoichneumon – Dischysma, который является прямым продолжением ряда Amplicella – Khasurtella – Tanychora – Paratanychora – Tanychorella.

5.3. Подсемейство Labenopimplinae

Подсемейство Labenopimplinae известно из низов верхнего мела (сеноман – турон) Магадана и Южной Африки. Включает 13 видов из 5 родов: Labenopimpla gen. nov., Armanopimpla gen. nov., Ramulimonstrum gen. nov., Rugopimpla gen. nov., Micropimpla gen. nov. Жилкование представителей подсемейства крайне разнообразно: от схожего с танихоринами (Armanopimpla) и лабенинами (Labenopimpla), до типичного для пимплин (Rugopimpla). Тем не менее, пять родов подсемейства образуют непрерывный морфологический ряд (Armanopimpla – Labenopimpla – Ramulimonstrum – Micropimpla – Rugopimpla) и не могут быть разделены не только на разные подсемейства, но даже на трибы внутри Labenopimplinae. Наиболее вероятными предками лабенопимплин являются палеоихневноиды, однако не исключено их происхождение от танихорин. Представители Labenopimplinae по большей части крупнее нижнемеловых ихневмонидов: длина переднего крыла от 2.1 до 15 мм.

Род Labenopimpla (рис. 5) известен из сеномана и турона Магадана и Южной Африки по трем видам: *L. gasnitsyni* sp. nov. (типовой), *L. kasparyani* sp. nov., *L. orapa* sp. nov.

Род Armanopimpla представлен единственным видом *A. zherikhini* sp. nov. из сеномана Магадана. *A. zherikhini* является самым крупным меловым наездником: длина его переднего крыла 15 мм. Armanopimpla имеет очень крупное зеркальце в переднем крыле, похожее на зеркальце танихорин. Однако это сходство, видимо, вторично и, вероятно, является следствием увеличения размера.

Род Ramulimonstrum представлен единственным видом *R. intermedium* sp. nov. из сеномана Магадана. Этот род, по-видимому, является базальным в системе подсемейства и происходит от нижнемеловых палеоихневноидов.



Рис. 5. *Labenorimpla rasnitsyni* sp. nov. (Labenorimplinae), голотип ПИН, № 3901/853.

Род *Rugorimpla* – самый крупный в подсемействе, известен из верхнего мела Магадана и Южной Африки по 6 видам: *R. vulgaris* sp. nov. (типовой), *R. fallax* sp. nov., *R. angusticella* sp. nov., *R. macra* sp. nov., *R. matrona* sp. nov., *R. botswana* sp. nov. Жилкование крыльев очень похоже на таковое у современных пимплин, но по наличию развитой системы швов на проподеуме род не может быть отнесен к этому подсемейству.



Холботу, 8 – Хетана, 9 – Семен, 10 – Дархан, 11 – Обещающий, 12 – Орапа, 13 – Агапа, 14 – Янтардах, 15 – Байкура, 16 – Нью-Джерси, 17 – Канадский янтарь.



Рис. 2. Местонахождения меловых ихневмонид: 1 – Хасуртгый, 2 – Исянь, 3 – Лайян, 4 – Дабейго, 5 – Байса, Заза, Романовка, 6 – Анда-Худук, 7 – Бон-Цаган,

Род *Micropimpla* известен по двум видам из сеномана Магадана: *M. lucida* sp. nov. (типовой) и *M. obscura* sp. nov. Представители рода – самые мелкие наездники подсемейства (переднее крыло 2.1–2.9 мм). По форме зеркальца они близки к палеоихневмонинам, но полная редукция 1Rs+M говорит о продвинутости этого рода.

Наиболее вероятный путь морфологических преобразований внутри подсемейства можно представить двумя рядами: *Ramulimonstrum* – *Labenopimpla* – *Armanopimpla* и *Ramulimonstrum* – *Micropimpla* – *Rugopimpla*. Предком рода *Ramulimonstrum*, по-видимому, является наездник типа *Palaeoichneumon*. Лабенопимплины представлены в двух местонахождениях, Обещающий (сеноман Магадана) и Орапа (турон Ботсваны), и в обоих являются единственным известным подсемейством ихневмонид. Схожесть африканских и магаданских видов *Labenopimpla* и *Rugopimpla* исключает возможность независимого возникновения и говорит о миграции ихневмонид на огромные расстояния (вероятно, с преодолением крупных морских преград), произошедшей в конце нижнего – начале верхнего мела. К сожалению, эти события не отражены в палеонтологической летописи, однако, исходя из географии разрозненных местонахождений, можно предполагать, что ареал *Ichneumonidae* в начале верхнего мела должен был включать по меньшей мере Азию, Европу и Африку.

5.4. Подсемейство ?*Tryphoninae*

Трифонины являются первым из современных подсемейств, появляющихся в палеонтологической летописи. Впервые мезозойские трифонины были описаны Таунсом из сантонских янтарей Янтардаха: *Catachora minor* Townes, 1973, *Urotryphon pusillus* Townes, 1973, *Eubaeus leiponeura* Townes, 1973. Отнесение этих родов к трифонидам с самого начала вызывало сомнения, однако для более точного определения или для выделения отдельного подсемейства пока недостаточно материала.

Из верхнемеловых янтарей Байкуры (Таймыр) описан *Urotryphon baikurensis* sp. nov. (рис. 6). Новый вид описан по двум включениям и имеет значительно лучшую сохранность, нежели *U. pusillus*. На основании новых данных род переописан.



Рис. 6. *Urotryphon baikurensis* sp. nov. (?Tryphoninae), голотип ПИН, № 3730/47.

Все ихневмониды, известные из верхнемеловых янтарей Таймыра (Янтардах, Байкура, Агапа) представлены исключительно мелкими формами (переднее крыло менее 2 мм) и не находят соответствия среди наездников, известных по отпечаткам. Отсутствие близких форм в смолах и на отпечатках говорит скорее не о различии в соответствующих фаунах, а об особенностях захоронения. В меловых янтарях редко встречаются крупные насекомые, в то время когда на камнях мало шансов найти мелкие отпечатки. Ихневмониды из верхнемеловых смол по-видимому представляют собой измельчавшие, вторично упрощенные формы.

5.5. *Ichneumonidae incertae subfamiliae*

Из сеномана Магадана (местонахождение Обещающий) описан новый род и вид *Tryphonimpla horidoptera* gen. et sp. nov. Положение рода в системе ихневмонид пока остается неясным. По отдельным деталям морфологии (форма зеркальца, ареоляция проподоума, кили на первом сегменте метасомы, короткий

характерны просветы в переднем крыле перед птеростигмой, на $2Rs+M$ (или в основании зеркальца), часто в $r-m$, $2m-cu$ (обычно два просвета), $1cu-a$ и $2cu-a$. В заднем крыле имеются просветы в $r-m$ и $cu-a$.

Метасома состоит из 8 сегментов. Тергитов до 8, стернитов у самок – 6, у самцов – 8. Метасома может быть цилиндрической, веретеновидной, уплощенной в дорзо-вентральном или сжатой латеральном направлении. Важным признаком является положение дыхалец на первом сегменте метасомы, а также форма первого сегмента. Если первый сегмент широкий у основания, резко расширяющийся в ширину и в высоту у самого основания, говорят о сидячей метасоме. Когда первый сегмент у основания тонкий и расширяется постепенно, образуя длинный стебелек, говорят о стебельчатой метасоме. Первый тергит метасомы может нести до трех пар продольных килей. Последний видимый стернит называется гипопигием. Яйцеклад состоит из стилета и пары ножен. Стиллет состоит из пары нижних створок и непарной верхней створки. Конец яйцеклада может быть расширен, иметь зубцы на нижней створке или выемку на верхней. Длина и форма яйцеклада, в особенности его кончика, являются важнейшими определительными признаками. Гениталии самца редко используются в систематике ихневмонид.

3. Материалы и методы

3.1. Местонахождения меловых ихневмонид

Основным материалом для настоящей работы послужили коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН). Настоящие наездники известны из 20 меловых местонахождений (рис. 2). Все нижнемеловые находки происходят из местонахождений Восточной Азии: Исянь, Лайян и Дабейгоу в Восточном Китае, Бон-Цаган, Холботу, Анда-Худук и Дархан в Монголии, Хасуртгый, Байса, Заза, Романовка, Семен в Забайкалье и Хетана в Хабаровском крае России. Известный ареал верхнемеловых ихневмонид существенно шире, они известны из местонахождений Обещающий на Магадане, Янтардах, Байкура, Агапа на Таймыре, Орапа в Южной Африке, а также из янтарей Кана-

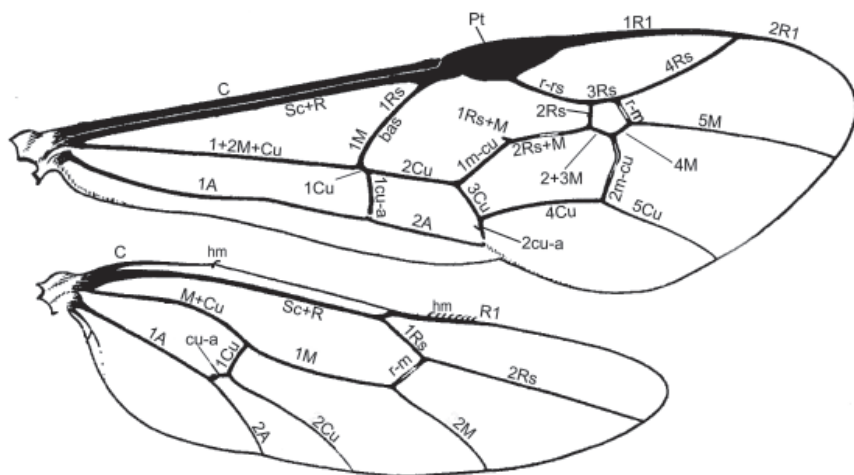


Рис. 1. Жилкование крыльев современных ихневмонид (по Каспаряну, 1981, с изменениями по Huber, Sharkey, 1993 и Wahl, Sharkey, 1993).

дистальный рудимент – рамулус. Зеркальце, или ареола (радио-медиальная ячейка) – маленькая ячейка в середине переднего крыла, в наиболее общем случае окруженная отрезками 2Rs, 3Rs, 2+3M, 4M, r-m. Форма зеркальца является важнейшим определительным признаком ихневмонид, в особенности для палеонтолога. Также важным признаком является место отхождения 1cu-a относительно базальной жилки. Если 1cu-a отходит дистальнее базальной жилки, говорят о ее постфуркальном положении, если проксимальнее – об антефуркальном положении, когда жилки строго противоположны друг другу – об интерстициальном положении. У наиболее примитивных танихорин встречается анальный рудимент – короткий отрезок поперечной интеранальной жилки a_1 - a_2 . Заднее крыло меньше переднего, и его жилкование намного проще. У ихневмонид 1Rs отходит от R+Sc раньше впадения r-m (r-m впадает в 1Rs). Жилка cu-a за редкими исключениями отходит от 1Cu. По крыльям проходит сеть складок, по которым происходит изгибание крыла в полете и в покое. Места пересечения жилок со складками называются просветами, или окошками. Наличие или отсутствие, а также положение просветов является систематическим признаком. Для ихневмонид

яйцеклад) можно предположить принадлежность нового рода к трифониам, однако точного соответствия среди современных триб найти не удастся. Возможно, *Tyrphorimpla* требует выделения в отдельное подсемейство, но делать это на основании единственной находки представляется преждевременным.

5.6. Определительные таблицы

Даны дихотомические ключи для определения родов и видов подсемейств *Tanychorinae*, *Palaeoichneumoninae* и *Labenopimplinae*.

6. Ископаемые фауны настоящих наездников

Всего на сегодняшний день из 13 меловых местонахождений известно 47 видов наездников-ихневмонид, описанных в 18 родах четырех подсемейств:

Подсем. *Tanychorinae* Rasnitsyn, 1980

Род *Amplicella* Kopylov, gen. nov.

A. bashkuyevi Kopylov, sp. nov.

A. beipiaoensis (Zhang et Rasnitsyn) comb. nov.

A. exquisita (Zhang et Rasnitsyn) comb. nov.

A. mininae Kopylov, sp. nov.

A. sessilis (Townes) comb. nov.

A. shcherbakovi Kopylov, sp. nov.

A. spinata (Zhang et Rasnitsyn) comb. nov.

Род *Khasurtella* Kopylov, gen. nov.

K. buriatica Kopylov, sp. nov.

K. sinensis (Zhang) comb. nov.

Род *Megachora* Kopylov, gen. nov.

M. sibirica Kopylov, sp. nov.

Род *Paratanychora* Zhang et Rasnitsyn, 2003

P. mongoliensis Zhang et Rasnitsyn, 2003

Род *Tanychora* Townes, 1973

T. loki Kopylov, sp. nov.

T. petiolata Townes, 1973

Род *Tanychorella* Rasnitsyn, 1975

T. dubia Zhang et Rasnitsyn, 2003

T. parvula Rasnitsyn, 1975

- Подсем. Palaeoichneumoninae Kopylov, subfam. nov.
- Род *Dischysma* Kopylov, gen. nov.
- D. maculata* Kopylov, sp. nov.
 - D. neglecta* Kopylov, sp. nov.
 - D. ramulata* Kopylov, sp. nov.
 - D. similis* Kopylov, sp. nov.
- Род *Palaeoichneumon* Kopylov, gen. nov.
- P. danu* Kopylov, sp. nov.
 - P. freja* Kopylov, sp. nov.
 - P. micron* Kopylov, sp. nov.
 - P. mirabilis* Kopylov, sp. nov.
 - P. ornatus* Kopylov, sp. nov.
 - P. ponomarenkoi* Kopylov, sp. nov.
 - P. tenebrosus* Kopylov, sp. nov.
 - P. townesi* Kopylov, sp. nov.
- Род *Rudimentifera* Kopylov, gen. nov.
- R. mora* Kopylov, sp. nov.
 - R. suspecta* Kopylov, sp. nov.
- Подсем. Labenopimplinae Kopylov, subfam. nov.
- Род *Armanopimpla* Kopylov, gen. nov.
- A. zherikhini* Kopylov, sp. nov.
- Род *Labenopimpla* Kopylov, gen. nov.
- L. kasparyani* Kopylov, sp. nov.
 - L. orapa* Kopylov, Brothers, Rasnitsyn, sp. nov.
 - L. rasnitsyni* Kopylov, sp. nov.
- Род *Micropimpla* Kopylov, gen. nov.
- M. lucida* Kopylov, sp. nov.
 - M. obscura* Kopylov, sp. nov.
- Род *Ramulimonstrum* Kopylov, gen. nov.
- R. intermedium* Kopylov, sp. nov.
- Род *Rugopimpla* Kopylov, gen. nov.
- R. angusticella* Kopylov, sp. nov.
 - R. botswana* Kopylov, Brothers, Rasnitsyn, sp. nov.
 - R. fallax* Kopylov, sp. nov.
 - R. macra* Kopylov, sp. nov.
 - R. matrona* Kopylov, sp. nov.
 - R. vulgaris* Kopylov, sp. nov.
- Подсем. Tryphoninae Schuckard, 1840.
- Род *Catachora* Townes, 1973
- C. minor* Townes, 1973

ствуется второму сегменту брюшка). Переднегрудь у ихневмонид уменьшена, состоит из пронотума, неподвижно соединенного с мезонотумом, а также подвижных проплевр. Среднегрудь – наиболее массивная часть мезосомы, состоит из мезонотума с щитиком и мезоплевр. Многочисленные швы и валики на мезонотуме (нотаули, срединный продольный шов) и мезоплеврах (стернаули, мезоплевральный валик и др.) активно используются в систематике и иногда неплохо сохраняются в ископаемом состоянии. Заднегрудь маленькая, состоит из заднещитика (метанотума) и метаплевр, плотно срастающихся с проподеумом. Промежуточный сегмент (проподеум) – первый сегмент брюшка, вошедший в состав мезосомы, отличается у ихневмонид исключительным разнообразием. В наиболее общем случае проподеум несет сеть мощных валиков, отделяющих 15 полей, выстроенных по три в 5 продольных рядов. Поля проподеума могут сливаться в различных комбинациях, вплоть до полного слияния всех полей с утратой проподеальных валиков. В других случаях наблюдается развитие вторичных валиков, разделяющих проподеум на сотни маленьких ячеек. Вторичные валики дополняют или полностью замещают первичную структуру. Ноги у ихневмонид хорошо развиты, длинные, ходильного типа. Обычно ихневмониды имеют двухчлениковый вертлуг (второй членик отшнуровывается от бедра), очень редко – одночлениковый. Лапка всегда пятичлениковая. Коготки бывают простые, гребенчатые, зазубренные, с базальной лопастью или зубцом, иногда с дополнительным зубцом близ середины.

Крылья (рис. 1), как правило, хорошо развиты, но иногда редуцированы или полностью утрачены. Большинство ихневмонид – хорошо летающие переднемоторные насекомые с явной тенденцией к костализации переднего края крыла. В переднем крыле костальная жилка (C) и субкостальная + радиальная (Sc+R) тесно сближены (часто слиты), при этом ширина радиальной ячейки не превышает ширины жилки (основной признак надсемейства). Базальная жилка представляет собой соединенные встык 1Rs и 1M. У представителей Tanuchoinae (и у браконид) от базальной жилки отходит 1Rs+M. У более продвинутых ихневмонид 1Rs+M утрачивается, но иногда остается короткий

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. История изучения ископаемых ихневмонид

Изучение ископаемых ихневмонид насчитывает уже 160 лет. Первые описания кайнозойских наездников были выполнены О. Хеером в 1950 году. С тех пор были выпущены десятки работ, посвященных кайнозойским ихневмонидам, среди которых следует особо отметить труды Брюса, Коккереля, Штатца, Теобальда. Из современных исследований наиболее интересны работы Каспаряна, Хумалы, Халаима, Чжан Цзюньфына. Всего на сегодняшний день описано более 200 видов кайнозойских ихневмонид.

Изучение самых древних, мезозойских, наездников началось сравнительно недавно. В 1973 году Г. Таунс описал пять видов меловых Ichneumonidae, в т.ч. представителей Tanychorinae (подсемейство было выделено позже А.П. Расницыным). С тех пор вышло не более десятка публикаций, посвященных меловым наездникам. Описания новых таксонов были выполнены Расницыным, Чжан Хайчунем и Чжан Цзюньфыном, обобщающие работы и ревизии – Расницыным и Чжан Хайчунем. Также следует отметить работы Квика, Расницына, Перришо и других, занимавшихся вопросами положения меловых таксонов в системе Ichneumonidae.

2. Морфология настоящих наездников

Средней величины, реже мелкие или очень крупные наездники: размеры тела от 0.5 до 54 мм (с яйцекладом до 170 мм). Голова гипогнатная. Сложные глаза обычно крупные, простые глазки, как правило, в количестве трех. Антенны обычно нитевидные, в жгутике не менее 11 члеников. Ротовые органы грызуще-сосущего типа. Грудь ихневмонид сливается с первым сегментом брюшка. Во избежание терминологической путаницы для груди с присоединенным первым сегментом брюшка используется термин мезосома, а для оставшихся брюшных сегментов – метасома (соответственно, первый сегмент метасомы соответ-

Род Eubaeus Townes, 1973

E. leiponeura Townes, 1973

Род Urotryphon Townes, 1973

U. baikurensis Kopylov, sp. nov.

U. pusillus Townes, 1973

Incertae subfamiliae

Род Tryphopimpla Kopylov, gen. nov.

T. xoridoptera Kopylov, sp. nov.

Анализируя встречаемость разных таксонов ихневмонид в различных местонахождениях, можно выделить до пяти этапов развития семейства в меловом периоде.

Первый этап – появление ихневмонид. Ихневмониды впервые появляются в палеонтологической летописи в начале раннего мела (возможно – в терминальной юре) Восточной Азии (местонахождения Исянь, Лайян в Китае и Хасуртый в Забайкалье). В это время они представлены единственным подсемейством Tanychorinae.

Второй этап характеризуется доминированием в комплексах танихорин с небольшой (менее трети) долей палеоихневмонин. Основное местонахождение на этом этапе – Байса (Забайкалье). Также к этому этапу относятся местонахождения Заза, Романовка (Забайкалье) и Анда-Худук (Монголия).

Третий этап характеризуется наличием в комплексах танихорин и палеоихневмонин с явным доминированием последних. Отличия третьего этапа от второго главным образом количественные. Фауна этого этапа происходит из близких местонаждений Бон-Цаган и Холботу в Монголии (предположительно, апт).

Переход от раннего мела к позднему сопровождался существенной перестройкой энтомофауны, в том числе и состава перепончатокрылых. В это время происходит кардинальное изменение состава ихневмонид: исчезают раннемеловые Tanychorinae и Palaeoichneumoninae, а им на смену приходят наездники современного облика, такие как Labenopimplinae. К сожалению, ихневмониды не известны из приграничных отложений, и события собственно альб-сеноманского перехода для них не установлены.

Четвертый этап представлен комплексами местонаждений Обещающий (сеноман Магадана) и Орапа (турон Ботсваны).

Для него характерно появление и доминирование подсемейства Labenopimplinae.

Пятый этап – фауны янтарей, представленные трифонидами (местонахождения Янтардах и Байкура на Таймырском полуострове). Комплексы ихневмонид таймырских янтарных местонахождений никак не пересекаются с комплексами Обещающего и Орапы. Однако в связи с размерным отбором при захоронении различия между четвертым и пятым этапом могут в действительности отражать не изменение энтомофауны, а тафономические особенности. Мы не имеем данных, позволяющих с уверенностью говорить об истинных причинах различий между этими комплексами, и выделение пятого этапа пока является условным.

Таблица 1. Распространение ихневмонид в течение мела

Род	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eubaeus									+	
Catachora									+	
Urotryphon									+	+
Armanopimpla							+			
Labenopimpla							+	+		
Ramulimonstrum							+			
Rugopimpla							+	+		
Micropimpla							+			
Tryphopimpla							+			
Rudimentifera				+		+				
Palaeoichneumon				+		+				
Dischysma						+				
Ampllicella	+	+		+						
Khasurtella	+		+	?						
Megachora				+						
Tanychora				+		+				
Paratanychora					+					
Tanychorella		+		+						

Местонахождения: 1 – Хасуртый; 2 – Исянь; 3 – Лайян; 4 – Байса, Заза, Романовка; 5 – Анда-Худук; 6 – Бон-Цаган, Холботу; 7 – Обещающий; 8 – Орапа; 9 – Янтардах; 10 – Байкура.

ности морфогенеза на самом раннем, меловом этапе эволюции семейства. Построена схема филогенетических отношений меловых ихневмонид.

На основании анализа качественного и количественного состава фаун ихневмонид в меловых местонахождениях можно выделить до пяти этапов развития семейства: три нижнемеловых и два верхнемеловых.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные результаты могут быть использованы в работах по систематике и эволюции как семейства Ichneumonidae, так и надсемейства Ichneumonoidea в целом, и являются основой для дальнейшего изучения этого надсемейства. Также полученные результаты, наряду с данными по другим ископаемым группам, могут быть использованы в стратиграфии для корреляции континентальных отложений.

Публикации и апробация работы. Материалы диссертации изложены в трех работах. Предварительные результаты исследований докладывались на международном симпозиуме по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006), школе молодых палеонтологов ПИН РАН (Москва, 2006, 2010), XIII съезде РЭО (Краснодар, 2007).

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы. Текст изложен на 157 страницах, иллюстрирован 3 таблицами и 64 рисунками. Список литературы включает 71 источник, в том числе 50 иностранных.

Работа выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН под руководством д.б.н., проф. А.П. Расницына, которому автор глубоко признателен за неоценимую помощь. Особое значение для автора имели многочисленные консультации д.б.н. А.Г. Пономаренко, д.б.н. Д.Р. Каспаряна, к.б.н. Д.Е. Щербакова, к.б.н. И.Д. Сукачевой, а также неизменная поддержка всего коллектива Лаборатории артропод ПИН РАН.

мерших видов из 6 родов, относящихся к двум подсемействам. В ходе ревизии ископаемых ихневмонид из коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) и института Бернарда Прайса в ЮАР, а также в результате сбора нового материала было найдено много ранее не описанных форм.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – изучение самого раннего, мелового этапа исторического развития ихневмонид.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Изучение состава меловых фаун ихневмонид, описание новых таксонов и переизучение описанных ранее.
- Уточнение систематического положения таксонов на основании полученных данных.
- Сравнение крупных меловых фаун ихневмонид с использованием новых данных.

Научная новизна. Изучен таксономический состав меловых ихневмонид. Проведена ревизия типового материала, описанного Г. Таунсом (США). В результате род *Tanychora* Townes разделен на три рода: *Amplicella* gen. nov., *Khasurtella* gen. nov. и собственно *Tanychora*. Переописан голотип *Tanychora petiolata*.

Описаны новые таксоны меловых ихневмонид: два подсемейства, 12 родов и 35 видов (два вида в соавторстве). Описанный материал происходит из четырех нижнемеловых и трех верхнемеловых местонахождений Забайкалья, Монголии, Магадана, Таймыра и Южной Африки, при этом меловые наездники с Африканского континента описаны впервые. Всего на сегодняшний день известно 47 видов и 18 родов ихневмонид из 13 меловых местонахождений. 17 родов относятся к четырем подсемействам: вымершим *Tanychorinae*, *Palaeoichneumoninae*, *Labenopimplinae* и к одному современному подсемейству *Tryphoninae*. Положение рода *Tryphonimpla* в системе ихневмонид пока остается неопределенным.

Новый материал позволил реконструировать основные направления и темпы морфологических преобразований и особен-

ВЫВОДЫ

1. На сегодняшний день из меловых отложений известно 47 видов ихневмонид, описанных в 18 родах четырех подсемейств: *Tanychorinae*, *Palaeoichneumoninae*, *Labenopimplinae* и *Tryphoninae* (положение рода *Tryphonimpla* в системе ихневмонид пока остается неясным).

2. Род *Tanychora* Townes разделен на три рода: *Amplicella*, *Khasurtella* и *Tanychora*. По жилкованию крыла эти три рода образуют ряд прогрессивных преобразований: постепенную утрату анального рудимента a_1 - a_2 , укорочение зеркальца, появление $2Rs+M$.

3. Ихневмониды впервые появляются в палеонтологической летописи в начале мела. В течение мела можно выделить до пяти этапов развития семейства. Первые три этапа относятся к раннему мелу и выделяются на основании соотношений в выборках представителей подсемейств *Tanychorinae* и *Palaeoichneumoninae*. Кардинальная смена ихневнофауны происходит при переходе от раннего мела к позднему, когда из летописи исчезают танихорины и палеоихневмонины и появляются лабенопимплины. Позднемеловые ихневмониды представлены не так полно, как раннемеловые, однако имеют существенно более широкое географическое распространение. Из отложений начала верхнего мела (сеноман – турон) они описаны по отпечаткам, а для более поздних (сенон) – по включениям в янтаре. При этом фауны «каменных» местонахождений таксономически не пересекаются с «янтарными», однако, это может быть связано с тафономическими факторами.

Публикации по теме диссертации

Копылов Д.С. Настоящие наездники нижнего мела (Hymenoptera, Ichneumonidae) // Тез. докл. III Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М., 2006. С. 29–30.

Копылов Д.С. Обзор фауны ихневмонид (Hymenoptera, Ichneumonidae) нижнего мела: новый взгляд на раннюю эволюцию семейства // Тез. докл. XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар, 2007. С. 163–164.

- Копылов Д.С.* Новое подсемейство настоящих наездников из нижнего мела Забайкалья и Монголии (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) // Палеонтол. журн., 2009. № 1. С. 76–85.
- Копылов Д.С.* Настоящие наездники подсемейства Tanychorinae (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) из нижнего мела Забайкалья и Монголии // Палеонтол. журн., 2010. № 2. С. 174–180.
- Копылов Д.С.* Новое подсемейство настоящих наездников (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) из верхнего мела Дальнего Востока России // Палеонтол. журн., 2010. № 4. С. 59–69.
- Копылов Д.С.* Ранняя эволюция настоящих наездников (Hymenoptera, Ichneumonidae) // Тез. докл. VII Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М., 2010. С. 21–22.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Настоящие наездники, или ихневмониды (Hymenoptera, Ichneumonidae) – одно из крупнейших семейств современных насекомых, насчитывающее более 60 тысяч видов. Ихневмониды относятся к подотряду паразитических стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Vespina, Ichneumonoidea). Несмотря на многочисленные работы на эту тему, систематика наездников разработана довольно слабо. Грандиозное разнообразие современных представителей является серьезной преградой для построения хорошей системы. До сих пор нет единого мнения даже о количестве подсемейств: разные исследователи только второй половины XX – начала XIX вв. выделяют от 26 до 53 подсемейств.

В то же время ихневмониды – крайне важные насекомые с экономической точки зрения. Представители семейства являются паразитоидами на личиночной стадии и, наряду с другими группами естественных врагов, осуществляют важную функцию регуляции численности насекомых, в том числе насекомых-вредителей. Неудивительно, что они давно привлекают внимание специалистов, работающих в области защиты растений. Например, известно успешное использование терзилохин для борьбы с пядицей (*Oulema melanopus* L.), капустным стеблевым долгоносиком (*Ceutorhynchus pallidactylus* Marsh.) и т.д. Также незаменима роль настоящих наездников в естественных сообществах. Они осуществляют контроль численности вредителей лесных пород. Однако работы по дальнейшему освоению полезных свойств семейства наталкиваются на различные трудности, одна из которых – сложность видовой идентификации и слабая разработанность систематики. Преодолению некоторых трудностей классификации, на наш взгляд, может способствовать не только более глубокое изучение современных таксонов, но и обращение к ископаемой фауне.

Впервые в палеонтологической летописи настоящие наездники появляются в нижнемеловых отложениях Забайкалья и Китая. В противовес огромному разнообразию рецентных наездников, из мезозойской фауны до сих пор было известно всего 12 вы-

Тираж 100 экз.

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 123

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
А.П. Расницын

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
А.Г. Пономаренко


доктор биологических наук
В.Е. Гохман

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится 17 ноября 2010 г. в 13 час.
на заседании Диссертационного совета Д.002.212.01
при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу:
117997, Москва, Профсоюзная ул., 123, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН (Москва,
Ленинский пр-т, 33).

Автореферат разослан октября 2010 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук  Ю.Е. Демиденко

На правах рукописи

**Копылов
Дмитрий Сергеевич**

**Ранняя эволюция настоящих наездников
(Hymenoptera, Ichneumonidae)**

Специальность 25.00.02 – палеонтология
и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2010