

Особенности крыловых структур птеромалид (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae)

К.А. Джанокмен

Институт зоологии, Академгородок, Алматы, Казахстан, 480060

Птеромалиды - самое крупное семейство хальцид. Для классификации птеромалид широко используется строение крыльев. В настоящем обзоре сделана попытка морфологического анализа крыльев птеромалид на палеарктическом материале. По степени развития крыльев среди птеромалид различают полнокрылые (макроптерные) формы (рис. 1-2), у которых крылья в сложенном состоянии доходят до вершины брюшка либо заходят за нее, формы с редуцированными крыльями (брахиптерные) и почти бескрылые (субаптерные) формы. В той или иной мере редукция крыльев наблюдается у представителей Pteromalinae (*Arthrolytus*, *Callitula*, *Leptomeraporus*, *Meraporus*, *Nasonia*, *Platypteromalus*, *Stichocrepsis*, *Trichomalopsis*), Ceinae (*Cea*, *Spalangiopelta*), Cerocephalinae (*Theocolax*), Cleonyminae (*Notanisus*), Diparinae (*Dipara*, *Netomocera*, *Trimicrops*), Eunotinae (*Eunotus*). Иногда редукция крыльев идет путем их сужения, т.е. имеет место стеноптерия, как, например, у *Spalangiopelta* (Ceinae), *Notanisus* (Cleonyminae), *Panstenon* (Panstenoninae, рис.3) и *Strejcekia* (Pteromalinae). Из других паразитических перепончатокрылых стеноптерия отмечена у сцелионид (Козлов, 1987). Характерна она и для семейства Мутариде, сопровождаясь перокрыльностью, при которой крылья окаймлены бахромой длинных волосков (Тряпицын, 1968). У стеноптерных птеромалид перокрыльность в ясно выраженной форме не наблюдается, однако в роде *Spalangiopelta* бахрома заметно длиннее, чем обычно у птеромалид, достигая половины ширины крыла. В родах *Arthrolytus* и *Nasonia* (Pteromalinae) крылья значительно укорочены и сужены, но характер жилкования сохраняется (рис.4). Такие крылья в общих чертах представляют собой миниатюрные крылья полнокрылых особей. В родах *Stichocrepsis*, *Meraporus* (Pteromalinae), *Eunotus* (Eunotinae), *Notanisus* (Cleonyminae), *Dipara* (Diparinae), *Theocolax* (Cerocephalinae) крылья подвержены еще большей редукции. От них остается маленькая треугольная пластинка с рудиментами жилок (рис.5), иногда только рудиментарная субмаргинальная жилка. Рудименты крыльев, самое большее, достигают середины промежуточного сегмента.

В подсемействах Ceinae, Cerocephalinae, Cleonyminae, Diparinae и Eunotinae брахиптерные формы известны только среди самок, а у Pteromalinae как у самок, так и у самцов, причем в родах *Callitula*, *Meraporus*, *Trichomalopsis* с редуцированными крыльями встречаются и самки, и самцы, в родах *Nasonia*, *Leptomeraporus*, *Arthrolytus*, *Platypteromalus* - только самцы, а в роде *Stichocrepsis* - лишь самки. Крыловой полиморфизм отмечен у *Stichocrepsis armata* и *Meraporus graminicola*.

Жилкование крыльев птеромалид, как и других хальцид, сильно редуцировано. Гомологизация жилок разработана еще недостаточно. В этом обзоре мы принимаем номенклатуру жилок, традиционно используемую в таксономических работах по птеромалидам. Укрепление переднего края пластинки передних крыльев птеромалид достигается за счет сохранения субмаргинальной (смж), маргинальной (мж), радиальной (рж) и постмаргинальной (пмж) жилок (рис. 6). Передние крылья сохраняют также следы исчезнувших в процессе редукции жилок. Обычно они обнаруживаются по присутствию на их месте более упорядоченных рядов щетинок, по выпуклостям крыловой пластинки и по более или менее заметной пигментации. Более вероятно, что сохранились следы базальной, медиальной, кубитальной, медиокубитальной, анальной, радиальной и радиомедиальной жилок (рис.6). Говоря об этом, важно иметь в виду, что в будущем целесообразно детально разобраться в этом вопросе путем специального проведенного сравнительно-морфологического исследования. Из исчезнувших жилок наиболее отчетливы следы базальной жилки. У птеромалид родов *Lamprotatus*, *Miscogaster* (Miscogasterinae) и *Macromesius* (Macromesinae) она заметно пигментирована.

Субмаргинальная жилка начинается в основании крыла и проходит вдоль его переднего края до начала маргинальной жилки. Отрезок жилки от места пересечения с базальной жилкой до маргинальной носит название парастигмы (по аналогии с таковой у наездников с развитой птеростигмой). У хальцид птеростигмой (или стигмой, см. ниже) называют расширение, встречающееся на вершине радиальной жилки; такая птеростигма, далеко удаленная от парастигмы, не гомологична птеростигме ихневмоноидных наездников. Обычно парастигма более пигментированная и в той или иной мере расширенная. Среди модификаций субмаргинальной

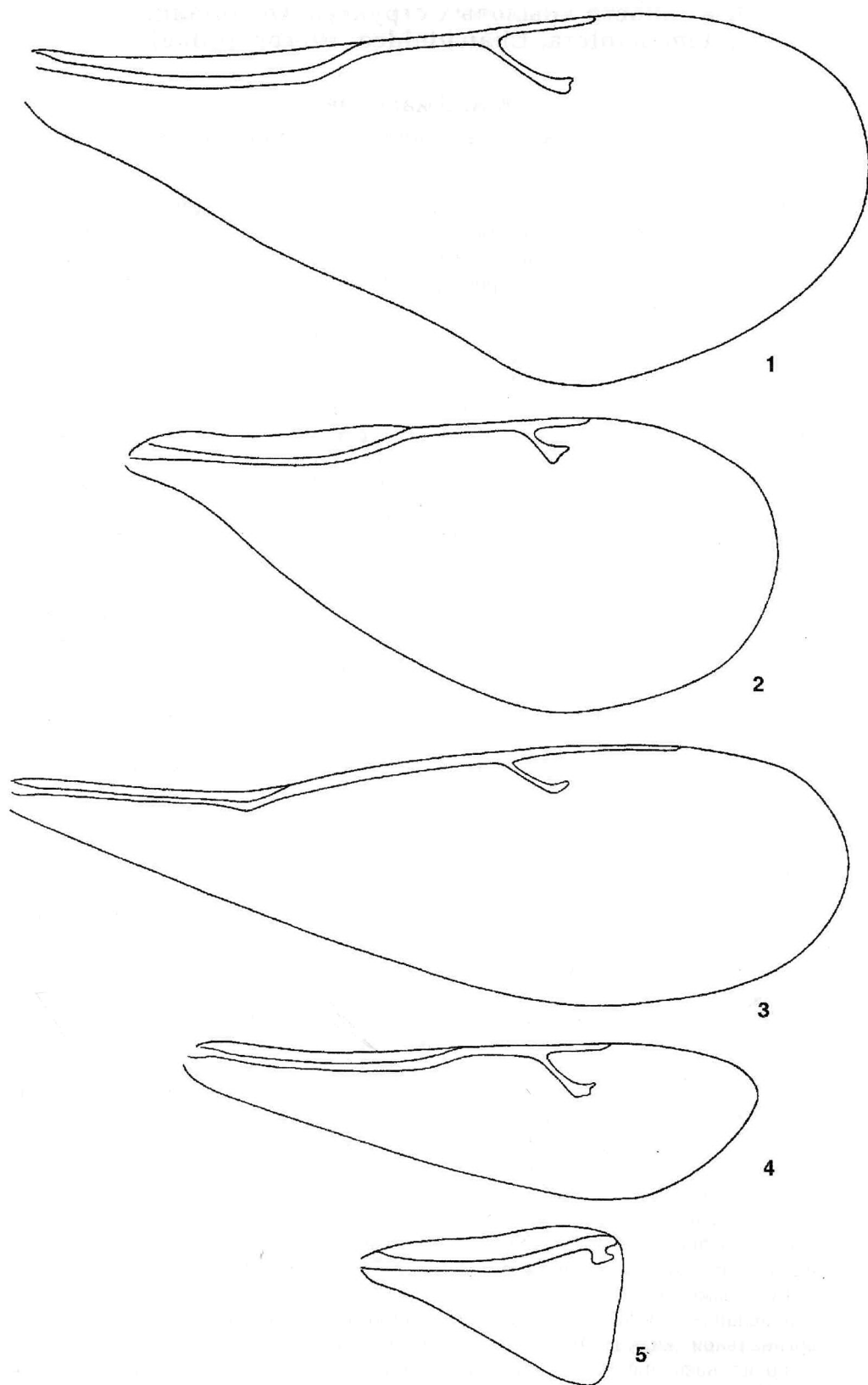


Рис. 1- 5. Крылья птеромалид: 1,4 - *Nasonia vitripennis* (Walker), самка; 2,5 - *Stichocrepis armata* Foerster, самка; 3 - *Panstenon oxylus* (Walker), самка.

жилки следует выделить сильно расширенную и выпуклую парастигму у *Heydenia* (Cleonyminae) и *Cerocephala* (Cerocephalinae). Парастигма в этих случаях покрыта очень жесткими длинными черными щетинками. Заметно расширена парастигма у *Spalangia*, *Mokrzeckia*, *Macroglenes*, *Dinotiscus colon*, *Acrocormus*, *Rhopalicus*, *Cheiropachus*, *Metacolus* и *Ischyroptyx*. Субмаргинальная жилка обычно проходит на некотором расстоянии от переднего края крыла. Часть крыловой пластинки, ограниченная ею, называется костальной ячейкой. Наиболее близка субмаргинальная жилка к переднему краю у Asaphinae, Cerocephalinae, Cleonyminae, Diparinae, Panstenoninae и Spalangiinae, в то время как у Miscogasterinae и Pteromalinae, она может быть приближенной к переднему краю крыла или удаленной от него. Модификацией костальной ячейки является сильное ее расширение на вершине у *Epicopterus choreiformis*, в связи с чем передний край крыла становится выемчатым на уровне соединения субмаргинальной и радиальной жилок.

Маргинальная жилка проходит по переднему краю крыла до места отхождения радиальной жилки. У некоторых птеромалид в месте соединения субмаргинальной и маргинальной жилок образуется сужение вплоть до разрыва. Таковой имеет место у Asaphinae (*Asaphes*), Spalangiinae (некоторые *Spalangia*), Pireninae (*Macroglenes*, *Spathopus*), Pteromalinae (*Pachyneuron*, *Euneura*, *Coruna*, *Kaleva*, *Metastenus*, *Perniphora*, *Rakosina*, *Muscidifurax*, *Nazgulia* и др.). У большинства птеромалид маргинальная жилка умеренной ширины, почти одинаковая по всей длине или слегка шире к вершине. Но она может быть также расширена проксимально, дистально или по всей длине (рис.7-9). Довольно сильно маргинальная жилка расширена по всей длине у *Pandelus flavipes*, *Rhaphitelus maculatus*, *Homoporus chalcidiphagus* (Pteromalinae). У видов родов *Ischyroptyx*, *Lariophagus*, *Platecrizotes*, *Roptrocerus*, *Muscidifurax* (Pteromalinae) она сильнее расширена проксимально, а у видов родов *Asaphes* (Asaphinae), *Coruna*, *Euneura*, *Pachyneuron* и *Metacolus* (Pteromalinae) - дистально. У самцов иногда расширена сильнее, чем у самок, что особенно ясно выражено у *Metacolus unifasciatus*.

Отрезок жилки, идущей вдоль переднего края крыла, за точкой ответвления радиальной жилки, носит название постмаргинальной жилки. Она не имеет существенных модификаций. Радиальная жилка может оканчиваться расширением - стигмой (птеростигмой). Обычно стигма представляет собой небольшое расширение на вершине радиальной жилки. Она может быть округлой, либо близкой к треугольной или ромбической форме. У ряда видов стигма необычно расширена: *Chrysomalla tobiasi* (Chrysolampinae), у некоторых видов *Gastrancistrus* (Pireninae), *Dinotiscus colon*, *Acroclisoides emeljanovi*, *Coruna clavata* (Pteromalinae) (рис.10-12).

Соотношение длин жилок птеромалид может быть разным. У большинства птеромалид маргинальная жилка не сильно отличается по длине от постмаргинальной и радиальной жилок, хотя в некоторых родах (*Eumacepolus*, *Hobbia*, *Lonchetron*, *Stichocephalis*) она намного длиннее указанных жилок. Вместе с тем маргинальная жилка бывает короче постмаргинальной (*Pachyneuron*, *Lampoterma*, *Dinotiscus*, *Caenacis*, *Euneura*), а в родах *Dinarmus* и *Caenocrepis* короче постмаргинальной и радиальной. Сходное соотношение длин жилок и у мискогастерин. Однако у них более отчетливо проявляется с одной стороны удлинение маргинальной и постмаргинальной жилок относительно радиальной (*Lamprotatus*, *Micradelus*, *Seladerma*, *Trigonoderus*), а с другой - укорочение постмаргинальной и радиальной жилок относительно маргинальной (*Gastrancistrus*, *Macroglenes*, *Semiotellus*, *Systasis*).

Иной характер жилкования у Cerocephalinae, Chrysolampinae, Colotrechninae, Cleonyminae, Panstenoninae, Spalangiinae и некоторых Diparinae (самцы *Dipara*), у которых маргинальная жилка очень длинная, причем у Cerocephalinae, Chrysolampinae, Cleonyminae (часть), Colotrechninae и Spalangiinae она обычно значительно длиннее коротких постмаргинальной и радиальной жилок, в то время как у Diparinae (самцы *Dipara*) и Panstenoninae она почти такой же длины или даже слегка длиннее постмаргинальной жилки и намного длиннее радиальной.

Наименьшая длина постмаргинальной и радиальной жилок относительно маргинальной отмечена для Cerocephalinae, Chrysolampinae, Colotrechninae, Spalangiinae и Pireninae. У некоторых *Spalangia* и *Macroglenes* от постмаргинальной жилки остается очень короткий рудимент, а радиальная жилка становится настолько короткой, что от нее остается фактически только стигма (*Macroglenes*).

Среди модификаций жилкования следует выделить изменение угла между постмаргинальной и радиальной жилками от обычного 40°-45°, свойственного большинству птеромалид, в сторону уменьшения, вплоть до 20° у *Cleonymus*, *Heydenia* (Cleonyminae), *Strejcekia*, *Veltrusia* (Pteromalinae) или в сторону увеличения, иногда до 60°, что особенно выражено у птеромалид (*Pterapicus*, *Pseudocatolaccus*, *Cyrtoptyx*, *Szelenyinus*).

Изменение угла между постмаргинальной и радиальной жилками, вероятно, имеет

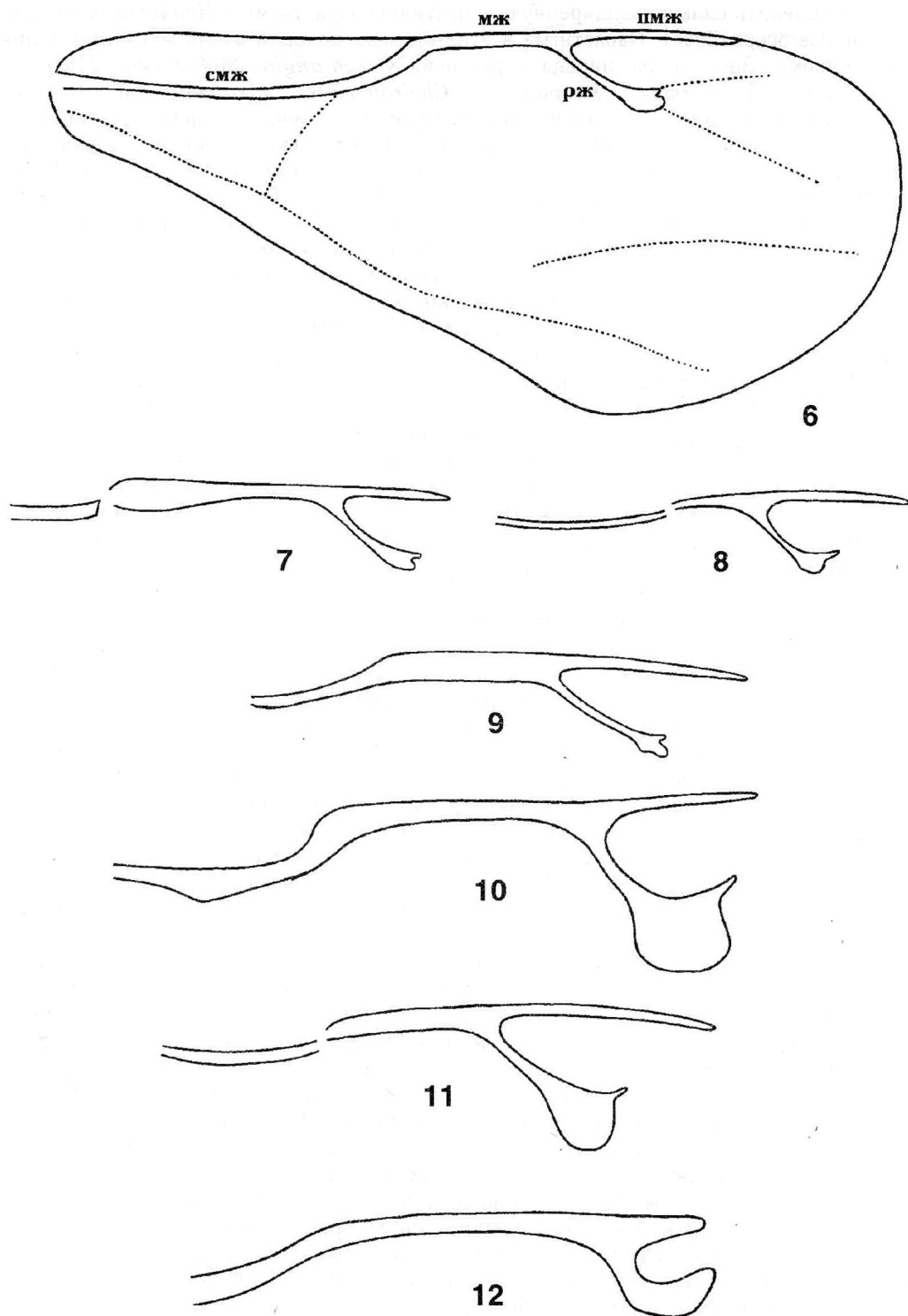


Рис. 6-12. Жилкование передних крыльев птеромалид: 6 - *Pteromalus (Habrocytus) bedeguaris* (Thomson), самка: пунктиром обозначены следы исчезнувших в процессе редукции жилок; 7 - *Muscidifurax raptor* Girault et Sanders, самка; 8 - *Asaphes vulgaris* Walker, самка; 9 - *Pandelus flavipes* (Foerster), самка; 10 - *Gastrancistrus sugonjaevi* Dzhankomen, самец; 11 - *Acroclisoides emeljanovi* Dzhankomen, самка; 12 - *Chrysomalla tobiassi* Dzhankomen, самка.

адаптивный характер, так как его увеличение обычно сопровождается посветлением хетотаксии и встречается, как правило, у видов, развивающихся в аридных условиях. То-есть увеличение угла тоже может быть связано с адаптацией к аридности (что бесспорно для посветления волосков) и соответствует укорочению радиальной ячейки переднего крыла в аридных условиях, отмеченному у браконид (Тобиас, 1958, 1977). Действительно, вместе с увеличением угла между радиальной и постмаргинальной жилками происходит и укорочение последней (рис. 13-16). Увеличение угла, по-видимому, компенсирует редукцию постмаргинальной жилки. О том же свидетельствует и наблюдающееся удлинение постмаргинальной и радиальной жилок у гумидных видов. Такое же удлинение жилок в вершинной части крыла отмечено у браконид (Тобиас, 1957).

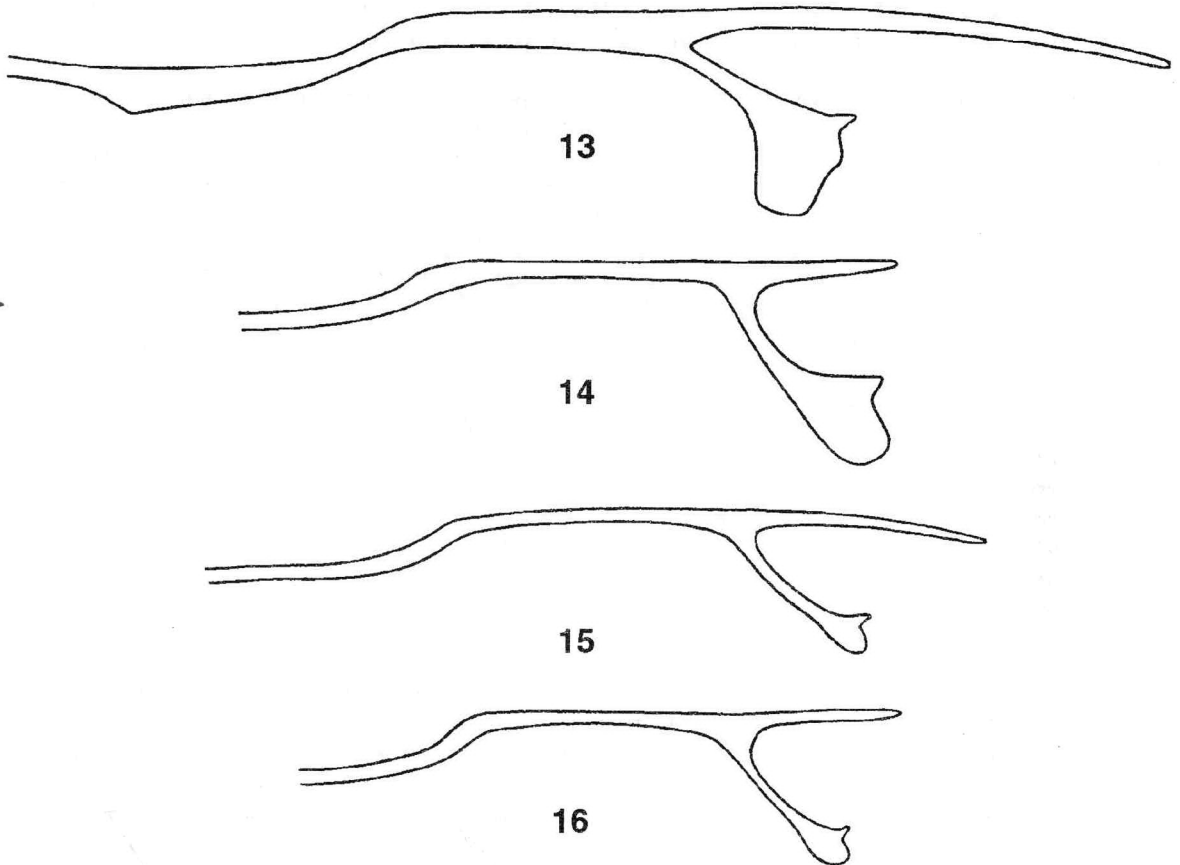


Рис. 13 -16. Жилкование передних крыльев птеромалид: 13 - *Dinotiscus colon* (L.), самка; 14 - *Pterapicus isjaslavi* Dzhankmen, самка; 15 - *Mesopolobus subfumatus* (Ratzeburg), самка; 16 - *Mesopolobus trjapitzini* Dzhankmen, самка.

В систематике Pteromalidae широко используется хетом передних крыльев. Снаружи базальной жилки обычно расположен неопушенный участок - зеркальце, размеры которого бывают разными. Зеркальце называют закрытым, если оно окаймлено по заднему краю щетинками, расположенными, главным образом, на кубитальной и анальной жилках, но иногда и дополнительными щетинками. При открытом зеркальце упомянутые щетинки отсутствуют. В этом случае оно ограничено только задним краем крыла.

У некоторых птеромалид даже в пределах одного рода присутствуют виды как с полностью редуцированным зеркальцем, так и с хорошо развитым. Полная или значительная редукция зеркальца отмечена в следующих родах: *Asaphes*, *Hyperimerus* (Asaphinae), *Cleonymus*

(*Cleonyminae*), *Eunotus* (*Eunotinae*), *Panstenon* (*Panstenoninae*), *Neodipara* (*Neodiparinae*), *Melancistrus* (*Ormocerinae*), *Stenophrus* (*Pireninae*), *Ardilea*, *Thektogaster*, *Tricyclomischus* (*Miscogasterinae*), *Cyrtogaster*, *Rakosina*, *Catolaccus*, *Diconocara*, *Diglochis*, *Dinotiscus*, *Picroscitoides*, *Stenoselma*, *Strejcekia*, *Urolepis* (*Pteromalinae*).

Базальная ячейка может быть частично или полностью опушенной, но чаще она бывает голой. Костальная ячейка обычно покрыта щетинками на нижней поверхности крыла дистально и по наружному краю и сравнительно редко она бывает полностью опушенной или голой. Хетом крылового диска представлен в основном тонкими щетинками. Они бывают темными или светлыми, густыми или редкими. На маргинальной, постмаргинальной и особенно субмаргинальной жилках наряду с обычными щетинками расположены более длинные и более грубые. Как модификации хетотаксии выступают пучки жестких черных щетинок на парастигме у птеромалид родов *Heydenia* (*Cleonyminae*) и *Cerocephala* (*Cerocephalinae*). Подобное известно у сцелионид рода *Abuko* (*Aradophagini*) (Козлов, 1987). К числу модификаций следует отнести также ряд длинных щетинок ниже маргинальной жилки, расположенный параллельно этой жилке у *Systasis* (*Ormocerinae*).

У многих птеромалид наблюдается затемнение крыльев. Оно может занимать большую часть крылового диска или присутствовать в виде одного или нескольких пятен, расположенных преимущественно ниже маргинальной и вокруг радиальной жилок и изредка под вершиной субмаргинальной жилки. В той или иной мере затемнение крыльев отмечено в следующих родах: *Callocleonymus*, *Cleonymus*, *Heydenia*, *Notanisus*, *Pannoniella* (*Cleonyminae*), *Cea*, *Spalangiopelta* (*Ceinae*), *Platygerrhus*, *Plutothrix*, *Trigonoderus*, *Erdoesia*, *Acroclisoides*, *Arthrolytus*, *Caenocrepis*, *Cecidostiba*, *Cheiopachus*, *Dibrachys*, *Dinarmoides*, *Dinotiscus*, *Erdoesina*, *Erythromalus*, *Homoporus*, *Mesopolobus*, *Metacolus*, *Nephelomalus*, *Pandelus*, *Phaenocyttus*, *Picroscitoides*, *Rhaphitelus*, *Rhopalicus*, *Spaniopus*, *Spilomalus*, *Tomicobia* (*Pteromalinae*), *Colotrechnus* (*Colotrechninae*), *Netomocera* (*Diparinae*).

Задние крылья значительно меньше передних. Их жилкование еще более редуцировано. Оно представлено субмаргинальной и маргинальной жилками. Из исчезнувших жилок наиболее заметны следы базальной. Крыловой диск обычно полностью опушенный. Затемнение задних крыльев отмечено только у *Mesopolobus diffinis* и *M. auditor* (*Pteromalinae*).

Крыловая бахромка передних и задних крыльев умеренной длины. У птеромалид родов *Cerocephala* (*Cerocephalinae*), *Spalangiopelta* (*Ceinae*) и у самцов рода *Dipara* (*Diparinae*) она заметно длиннее обычной. Передние и задние крылья соединены между собой тремя гамулями, расположенными на вершине маргинальной жилки.

Эволюционная оценка рассмотренных особенностей морфологии крыльев и жилкования птеромалид позволяет выделить ряд направлений развития признаков внутри семейства. При оценке направления эволюции признака мы исходим из общих тенденций в эволюции морфологических структур в отряде перепончатокрылых. В частности, при оценке эволюции жилкования крыльев важно иметь в виду, что сходные редукции жилок, связанные с измельчением размеров, наблюдаются не только у хальцид, но и у проктотрупоидов и церафроноидов. Исходя из сказанного, как плезиоморфии у птеромалид выступают следующие: крылья обычные (в сложенном состоянии немного заходят за вершину брюшка); маргинальная, постмаргинальная и радиальная жилки умеренной длины; маргинальная, постмаргинальная и радиальная жилки не расширенные; отрезок радиальной жилки до стигмы длинный; стигма умеренная; парастигма слабо расширенная; угол между постмаргинальной и радиальной жилками 40° - 45°; костальная ячейка умеренной ширины; парастигма без пучка грубых щетинок; опушение крылового диска равномерное; щетинки крылового диска одинаковой длины.

Сравнительное изучение крыловых структур птеромалид показало, что передние крылья, обладающие максимальным набором признаков, отражающих их исходное состояние, характерны для *Pteromalinae* и *Miscogasterinae*, но и у них в ряде родов есть виды с модифицированными признаками. В остальных подсемействах наблюдается существенное изменение крыловых структур. Их специализация связана с изменением, главным образом, длины, ширины и взаимного расположения жилок, формы крыла и характера хетома, причем основной эволюционной тенденцией является значительная редукция постмаргинальной и радиальной жилок. Как апоморфии в семействе могут быть отмечены следующие: крылья укороченные; маргинальная, постмаргинальная и радиальная жилки или очень короткие, или очень длинные; маргинальная жилка расширенная: по всей длине, проксимально, дистально; отрезок радиальной жилки до стигмы очень короткий или почти отсутствует; стигма большая; парастигма сильно расширенная; угол между постмаргинальной и радиальной жилками меньше 40° или больше 45°; костальная

ячейка сильно расширенная; парастигма с пучком грубых щетинок; опушение крылового диска неравномерное; щетинки крылового диска неодинаковые: наряду с обычными щетинками присутствуют длинные щетинки ниже маргинальной жилки, расположенные в ряд, параллельный ей.

Видоизменение признаков часто протекает параллельно в разных таксонах птеромалид, что особенно проявляется в характере затемнения крылового диска, цвете жилок, в расположении, длине и окраске хет. К параллелизмам следует отнести также заметное удлинение краевой бахромы передних крыльев у очень мелких птеромалид, как, например, *Cerocephala*, *Spalangiopecta* и *Dipara*, а также частичное или полное исчезновение ее у многих птеромалид, в том числе в родах *Monazosa*, *Brachyelatus*, *Elatomorpha*, *Pachyneuron*, *Coelopisthia*, *Conomorium*, *Mesopolobus*, *Tritneptis* и других. Параллельное появление или исчезновение этого признака в неродственных группах птеромалид, видимо, надо связывать с аэродинамикой их полета.

Приведенный выше обзор особенностей крыловых структур птеромалид носит самый общий характер и поэтому неполон. Можно надеяться, что более глубокое изучение морфологии птеромалид, в том числе и их крыльев окажет воздействие и на коррекцию классификации этого семейства.

Литература

Козлов М.А., 1987. Морфологические основы эволюции, палеонтологическая история, филогения и систематика наездников-сцелионид (Hymenoptera, Scelionidae). *Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т.69. С. 128-190.*

Тобиас В.И., 1958. Наездники-бракониды родов *Bracon* F. и *Habrobracon* Ashm. (Hymenoptera: Braconidae) степной и пустынной зон СССР. *Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т.46. С. 68-108.*

Тобиас В.И., 1977. Жилкование крыльев браконид (Hymenoptera, Braconidae), его таксономическое значение и эволюция. *Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т.58. С. 119-144.*

Тряпицын В.А., 1968. Проблемы морфологической эволюции и классификации сем. Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Доклады на двадцатом ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского 14 апреля 1967 г. Л. С. 44-62.*

Summary

Dzhanokmen K.A. Particularities of wing structures of pteromalids (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae)

Pteromalidae represent the largest family within Chalcidoidea. For the classification of Pteromalidae wing structures are widely used. An attempt to morphologically analyze pteromalids wings on Palaearctic material has been made in the present review.

The evolutionary evaluation of the particularities of wing morphology and venation of pteromalids allowed to reveal a series of evolutionary trends of characters transformation within the range of this family. When estimating the direction of the evolutionary transformations of the wing character we base upon the evolutionary trends in the order Hymenoptera. Starting from the afore said, we can affirm that the following state of characters perform in the capacity of plesiomorphic state in pteromalids: wings ordinary (when fold up they lap a little over the tip of the metasoma); the marginal, postmarginal and stigmal veins moderately long; the marginal, postmarginal and stigmal veins not thickened; the segment of stigmal vein till stigma is long; stigma of moderate size; parastigma slightly thickened; angle between postmarginal and stigmal veins about 40° - 45°; costal cell is moderately widened; parastigma without cluster of long setae; pilosity of wing disk is uniform; setae of wing disk are of equal length.

The investigation of wing structures in pteromalids showed that the anterior wings possessing the maximum set of characters reflecting their original state are characteristic of Pteromalinae and Miscogasterinae.

In the other subfamilies a substantial change of wing structures is observed. Their specialization is related mainly with the length, width and mutual disposition of veins, wing form and character of pilosity, the main evolutionary trend being a considerable reduction of the postmarginal and stigmal veins.

The following state of characters can be indicated in the capacity of apomorphic state within the range of this family: wings rather shortened; marginal, postmarginal and stigmal veins either too short or very elongated; the marginal vein rather thickened: on its whole length, proximally and distally; segment of stigmal vein till the stigma very short or almost lacking; stigma is large; parastigma highly thickened; angle between postmarginal and stigmal veins less than 40° or more than 45° ; costal cell highly widened; parastigma with a cluster of long setae; pilosity of wing disk not uniform; setae of wing disk are not equal (a series of long setae is present alongside with usual setae beneath the marginal vein).

It should be expected that a more profound investigation of pteromalids morphology, including that of their wings, will exert influence on the correction of the classification of this family.