

А. П. РАСНИЦЫН

ЭВОЛЮЦИЯ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СЕМЕЙСТВА XYELIDAE

В эволюции подотряда Symphyta большое значение имело реликтовое семейство Xyelidae (Расницын, 1964—1969). Из триаса, юры и раннего мела известны четыре подсемейства и 30 родов Xyelidae, тогда как из кайнозоя — только два подсемейства (оба появившиеся в мезозое) и шесть родов. Филогенез ксиелид не изучался; известна только одна работа, в которой рассматриваются родственные связи современных неарктических видов рода *Xyela* Dalm. (Burdick, 1961).

Предлагаемая работа посвящена преимущественно мезозойскому этапу эволюции семейства. К сожалению, почти все отпечатки представителей наиболее древнего подсемейства Archexyelinae, собранные в нижнетриасовом местонахождении Джайляучо, сильно искажены деформацией вмещающей породы, что затрудняет их изучение. Из кайнозойских форм подробнее рассматриваются только представители рода *Xyela*, материал по многим видам которого оказался доступным автору, благодаря любезности ряда зарубежных энтомологов (Prof. R. B. Benson, Dr. D. J. Burdick, Dr. J. D. Lattin, Dr. I. Togashi). Виды родов *Pleroneura* Kpw., *Macroxyela* Kby. и *Megaxyela* Ashm., распространенные преимущественно в Неарктике, давно не переизучались, и анализ их родственных взаимоотношений не представляется сейчас возможным.

Рисунки всех обсуждающихся ниже мезозойских Xyelidae и многих третичных и современных приведены в недавних работах автора (Расницын, 1965, 1968, 1969) и здесь во избежание повторений не даются.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОГЕНЕЗОВ В ЭВОЛЮЦИИ XYELIDAE

Голова. Строение головной капсулы мало изменялось в процессе исторического развития семейства. Редкими примерами специализации является образование гипостомального моста у *Anomoxyela* A. Rasnitsyn и соприкосновение щек и наличника (образование клипеогенального шва) у *Macroxyelini* и, возможно, у других членов семейства (клипеогенального шва нет у *Xyela* Dalm. и *Pleroneura* Kpw.). Строение антенн довольно единообразно, варьируют лишь относительные размеры частей и число члеников жгутика. Какой из вариантов является более примитивным, сказать трудно; можно предположить вторичность очень короткого жгутика *Macroxyelini* и *Gigantoxyela* A. Rasnitsyn.

Огромные серповидные мандибулы *Asioxyela* A. Rasnitsyn с редуцированными зубцами и невыраженной жевательной частью (mola), очевидно, вторичны, но и очень крупная mola правой мандибулы современных Xyelidae также может быть новообразованием. Строение максиллярных щупиков у современных форм, видимо, вторично изменено: второй-третий членики сильно увеличены в размерах, четвертый — шестой (? седьмой) у Xyelinae десклеротизованы; у Macroxyelinae число члеников уменьшено до четырех. Вероятно, можно предположить, что исходными для Xyelidae были нормальные шести-семичлениковые максиллярные щупики. У некоторых видов *Xyela* наблюдается уменьшение *pmx*, по-видимому, вторичное (Расницын, 1965). Лабиальные щупики первично, вероятно, четырехчлениковые, как у *Megaxyela*, *Xyela* и многих представителей других семейств Symphyta. Алаглосса развитая, как и у *Xyela*.

Грудь. Поверхность склеритов груди, так же как и головы, и, по-видимому, брюшка первично была грубо ямчатой, как у древнейших представителей семейства Archexyelinae. Менее грубая пунктировка наблюдается у многих других Xyelidae, и исчезновение ее, сопровождающееся обычно редукцией микрохет крыла, очевидно вторично.

Строение переднеспинки, по-видимому, единообразно в пределах всего семейства. В среднеспинке варьирует длина щитика и прескутума — иногда они соприкасаются, иногда широко раздвинуты. Первичным, вероятно, следует считать последний вариант, более широко распространенный среди Xyelidae и характерный для многих Oligoneoptera. Примитивное (для Symphyta) строение среднегрудки наблюдается, по-видимому, у большинства современных и ископаемых Xyelidae. Оно характеризуется наименьшей степенью развития мезостернума и прикрепляющихся к нему dorzo-вентральных мышц и, следовательно, доминирующей ролью прямых крыловых мышц в полете этих насекомых. Расширение мезостернума и редукцию престернального моста у *Triassoxyela striata* A. Rasnitsyn (коррелирующую с костализацией крыла и, следовательно, с усилением полета Archexyelinae) следует рассматривать как более поздний этап эволюции среднегрудки. Расщепление слившихся перед мезостернумом эпиплевр *Xyela*, очевидно, вторичное, может быть связано с противоположным направлением эволюции полета — его ослаблением, в связи с чем прочность среднегрудки могла быть меньшей.

Крыло. Исходное жилкование крыльев следует предполагать наиболее полным. У предковой для семейства формы, очевидно, были даже те жилки, которые в пределах семейства появляются только случайно, у отдельных особей, но хорошо укладываются в общую схему жилкования крыла насекомого, т. е. атавистические. Впрочем, этот предок может быть и очень далеким, еще не обладавшим признаками Xyelidae. Отсутствие данных относительно времени возникновения тех или иных признаков заставляет в характеристику первичной ксиелиды условно включать все жилки, известные у представителей этого семейства.

Относительно пространственного расположения жилок можно предположить следующее. Костальное поле первично должно было быть широким; SC, как у Archexyelinae, но с многими ветвями и без утолщения у вершины C, вероятно с дистальным ответвлением, впадающим в R (как у большинства Neuropteroidea и Mecoptera). Птеростигма не склеротизованная. Основание RS расположено базально, как у Archexyelinae и многих других Xyelidae. Развилки CuA и M, наоборот, первично, вероятно, расположен сравнительно дистально, так как иначе вряд ли останется место для *1r—m*, развитой у *Pleroneura* и некоторых *Xyela*. *2r—rs* сдвинута дистальнее, к вершине птеростигмы, так что ячейка *2r*, как и *1r*, длинная. RS минимум трехветвистая, как у некоторых экземпляров *Pleroneura*, проксимальная ветвь впадает в *R*₁, ближе к птеростигме.

Между ветвями *RS*, вероятно, проксимальными, дополнительная поперечная *rs*. *Im—cu* длинная. Проксимальная поперечная *cu—a*, по-видимому, действительно являющаяся основанием *CuA*, могла быть сдвинутой дистально, как у некоторых экземпляров *Xyelecia* Ross. В заднем крыле обе ветви *SC* впадают в *C*, как у *Megaxyela* и *Gigantoxyla*. Ноги *Xyelidae*, известных нам в этом отношении, мало изменчивы, с большим количеством предвершинных шпор голеней (0—3—4). Брюшко также мало изменчиво; обособленная закраина *Xyeiinae*, возможно соответствующая плеуральным частям брюшных сегментов, развитых в брюшке многих *Oligoneoptera*, может быть примитивным признаком. Яйцеклад первично слегка удлинённый, плоский, приспособленный к откладке яиц между чешуйками на мужских шишках древних голосемянных (см. ниже). Гениталии ♂ не перевернутые, вальвы пениса простые, как у *Macroxyela*, без апикальных нитей.

Схематическое изображение предполагаемого предка *Xyelidae* дано на рис. 1.

ЭКОЛОГИЯ ПРЕДКА XYELIDAE

Современные *Xyelidae* весьма разнообразны по своей экологии. Личинки *Macroxyela* и *Megaxyela* развиваются открыто, питаются листьями покрытосемянных деревьев, причем личинка *Megaxyela* иногда оплетается шелковинками, подобно личинке *Pamphilius*, переходящей с листа на лист (Ross, 1937). Личинка *Xyela* развивается в мужских соцветиях сосны (Burdick, 1961), *Pleroneura* и *Xyelecia* — внутри молодых побегов пихты (Webb, Forbes, 1951; Smith, 1967). Таким образом, экология *Xyelidae* охватывает практически все главные варианты экологии *Symphyla*, за исключением питания хвоей (*Cephalciinae*, некоторые *Tenthredinidae*) и папоротниками (*Blasticotomidae*), и паразитизма (*Orussidae*). Питание листьями покрытосемянных у *Xyelidae* несомненно появилось поздно, так как этих растений еще не было в триасе и юре. Питание хвоей, как отмечает Бенсон (Benson, 1964), часто характерно для относительно примитивных групп *Symphyla*, тем не менее оно вряд ли было первичным, так как хвоя представляет собой очень жесткий и трудно усваиваемый корм, к которому смогли приспособиться лишь немногие, нередко обособленные группы пилильщиков. Легко представить себе, как к питанию хвоей можно перейти от питания листвой, но переход от сапрофагии или, может быть, хищничества, — наиболее вероятных способов питания личинок предков *Hymenoptera* — кажется слишком трудным. Еще более трудно усваиваемы хвои, которыми питаются некоторые виды *Dolerus*. Питание папоротниками древнейших симфит теоретически возможно в связи с древностью этих растений, хотя и маловероятно; фактически с папоротниками связаны лишь *Blasticotomidae* и ряд видов *Tenthredinidae*. *Blasticotomidae* развиваются внутри стержня вайи, что едва ли можно рассматривать в качестве примитивного образа жизни. *Tenthredinidae* — одно из молодых, кайнозойских семейств подотряда; связь их с папоротниками, по крайней мере в тропиках, кажется обусловленной большей безопасностью здесь от муравьев (Malaise, 1945). В таком случае питание *Tenthredinidae* папоротниками почти наверно является поздним, вторичным приспособлением.

Образ жизни *Pleroneura* и *Xyelecia* нельзя считать первичным ввиду эндофитности этих насекомых; эндофитный образ жизни у *Xyelecia*, *Pleroneura* и *Xyela* и широкое распространение длинного яйцеклада у *Xyelidae* требуют объяснения. По-видимому, исходным как для экзoфитного, так и эндофитного образа жизни можно считать промежуточ-

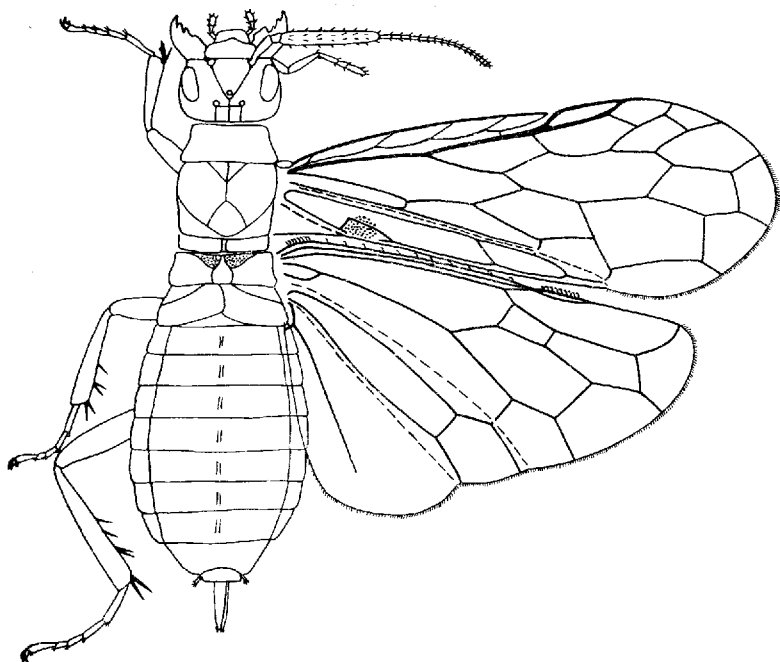


Рис. 1. Реконструкция предка Symphyta

ный, подобный таковому *Xyela*, т. е. питание микроспорами (пыльцой) древних голосемянных. Личинки-сапрофаги легко могут переходить, как отметил Малышев (1966), на питание пыльцой, в изобилии покрывающей почву хвойных лесов во время цветения. Отсюда нетруден переход к питанию пыльцой в опавших микроспорангиях и далее в мужских шишках прямо на деревьях. Здесь сохраняются условия, близкие к почвенным местообитаниям многих наземных сапрофагов — относительно узкие пространства между спорофиллами шишек, напоминающие скважины подстилки, высокая влажность, низкие требования к прочности фиксации на субстрате. Последнее важно для почвенных сапрофагов, так как подвижность раскачиваемых ветром растений является серьезным препятствием для прямого перехода таких насекомых к существованию на их поверхности, к экзофитному образу жизни. В то же время питание в мужских шишках оставляет возможность для свободного перемещения, т. е. не требует глубокой специализации, характерной для типичных эндофитов. В частности, грудные конечности личинки могут оставаться хорошо развитыми, а яйцеклад имаго не слишком длинным и слабо вооруженным, пригодным лишь для помещения яиц между чешуйками шишки.

ОБОСОБЛЕНИЕ ПОДСЕМЕЙСТВ XYELIDAE

Среди подсемейств Xyelidae мы не знаем столь примитивного, чтобы его можно было считать предком других подсемейств; все они независимо возникли от какого-то неизвестного нам предка. Возникновение Archxyelinae было связано прежде всего с ранней костализацией крыла (сужение костального поля и ослабление сохраняющей примитивность строения SC), усилением птеростигмы за счет утолщения вершины

С и SC, редукцией свободного основания *CuA* в заднем крыле и, вероятно, переходом к эндофитному образу жизни, о чем свидетельствует их мощный яйцеклад. Остальные подсемейства сохранили сильную SC, но дистальная ветвь ее слилась с *R*, превратившись в заднюю ветвь. Macroxyelinae сохранили соединение SC с *C* перед птеростигмой в виде мощной склеротизации вершины костального поля, а Madygellinae и Xyelinae его утратили. Madygellinae и в меньшей степени Xyelinae сохранили длинную ячейку *2r* и длинную птеростигму, а у Macroxyelinae птеростигма и ячейка *2r* короткие. Для трупосовых Madygellinae характерна сильная костализация крыла, превосходящая все достигнутое в этом отношении у Archexyelinae, и в то же время делающая их крылья внешне довольно сходными. Юрские Madygellinae сохранили менее костализованные крылья.

Яйцеклад Xyelinae, Archexyelinae и Madygellinae более или менее удлиненный, у Macroxyelinae, по-видимому, вторично укороченный, вероятно, в связи с экзофитным образом жизни.

Эволюция подсемейства Macroxyelinae. Наиболее примитивной и в то же время разнородной трибой подсемейства являются Angaridyelini, прототип которых по совокупности своих признаков мог быть весьма близок предку всех остальных триб, хотя сам таким предком и не являлся. Для Angaridyelini характерна короткая *Im—cu* переднего крыла и редукция *2r—m* заднего, в то время как у Macroxyelini и Gigantoxyelini *Im—cu* длинная, а *2r—m* обычно развита. Внутри рассматриваемой трибы наиболее близки между собой *Angaridyela* A. Rasnitsyn и более специализированная *Nigrimonticola* A. Rasnitsyn. Из трех видов рода *Angaridyela* A. *pallipes* A. Rasnitsyn и A. *minor* A. Rasnitsyn, обладающие перегибом *RS*₂ у *3r—m* и более острой вершиной ножен яйцеклада, вероятно ближе друг другу, чем A. *vitimica* A. Rasnitsyn. Обособленная *Ophthalmoxyela* A. Rasnitsyn примитивнее двух первых родов — для нее характерны более длинные SC, *Im—cu* и 1-ый отрезок *RS* и более слабая склеротизация птеростигмы.

Среди остальных триб особняком стоят Gigantoxyelini с их сильно склеротизованной птеростигмой и голой мембраной крыла. По нескольким примитивным признакам они напоминают Macroxyelini; однако такое патристическое сходство еще не свидетельствует о родстве — примитивные признаки могут сохраняться независимо, что реже наблюдается при сходстве в новообразованиях. Оба известных рода трибы — *Gigantoxyla* и *Chaeroxyela* — различаются между собой очень сильно строением почти всех доступных для изучения органов. Поступление новых материалов в дальнейшем может привести к выделению *Chaeroxyela* в особую трибу.

Трибы Macroxyelini, Ceroxyelini и Xyeleciini близки между собой по десклеротизации области сочленения птеростигмы с *C* и *R*₁, наиболее сильной у *Ceroxyela* A. Rasnitsyn. Представители последних двух триб сближают длинный жгутик антенн, более равномерно, хотя и не всегда полностью, склеротизованная птеростигма и короткий 1-й отрезок *RS* и *Im—cu*; для двух первых триб общим является дистальное положение развилки SC. Проксимальное положение развилка SC относительно основания *RS* у Xyeleciini связано с дистальным сдвижением последнего, а не с укорочением SC, так что сходство Macroxyelini и Ceroxyelini по этому признаку скорее всего патристическое и не препятствует сближению последних с Xyeleciini. Macroxyelini кажутся более примитивными и возможно близки предкам двух последних триб. Обособление общего предка Ceroxyelini и Xyeleciini сопровождалось, видимо, укорочением *Im—cu* и 1-го отрезка *RS*, тогда как Macroxyelini после этой дивергенции приобрели оттянутые вершины ножен яйцеклада и перешли на питание покрытосеянными растениями.

Дальнейшая специализация Xyeleciini проявилась в дистальном сдвиге основания *RS* и укорочении благодаря этому его 1-го отрезка, а также в резком расширении яйцекалада. У Ceroxyelini укорочение 1-го отрезка *RS* было связано, видимо, с проксимальным сдвигом основания *M*. Кроме этого изменения у Ceroxyelini произошло сильное расширение десклеротизованной зоны в основании птеростигмы. Среди четырех родов Xyeleciinae *Uroxyela* A. Rasnitsyn и *Microxyelecia* A. Rasnitsyn, обладающие коротким жгутиком антенн, слабо склеротизованной птеростигмой, сравнительно длинным яйцекаладом и малыми размерами, по-видимому, более близки друг другу, чем к *Xyelecia* Ross и *Xyelites* A. Rasnitsyn. Последние два рода сильнее обособлены не только от первых, но и друг от друга.

Эволюция подсемейства Xyelinae. Из двух триб подсемейства более примитивна номинальная, обладающая длинными 1-м отрезком *RS* и *1m—cu*. Действительно, даже такие примитивные признаки, характерные для Liadoxyelini, как проксимальное положение основания *RS* и дистальное — *2r—rs*, найдены у довольно позднего представителя Xyelini — *Spathoxyela* A. Rasnitsyn. Поэтому прототип этой трибы вполне мог бы быть предком Liadoxyelini, несмотря на большую, казалось бы, древность последней, если бы не поперечная *2r—m* заднего крыла, развитая у *Kirghizoxyela* A. Rasnitsyn и отсутствующая у Xyelini.

Эволюция жилкования крыльев у Liadoxyelini развивалась, главным образом, в направлении костализации. Наиболее примитивными остались *Liadoxyela* Mart. и *Anomoxyla* A. Rasnitsyn, но и их крылья вторично изменены по сравнению с гипотетическим прототипом: у первой склеротизовано основание птеростигмы, у второй укорочены *SC* и 1-й отрезок *RS*. Более сильно изменены, хотя и совершенно по-разному, *Kirghizoxyela* и *Lydoxyela* A. Rasnitsyn — у первой костализацией охвачено прежде всего костальное поле, прямое и узкое, с редуцированной *SC*, у *Lydoxyela* костализация захватила в основном вершину крыла, где исчезла *RS*₁ и сильно увеличилась в размерах птеростигма.

Родственные связи в трибе, по-видимому, не соответствуют уровням специализации: наиболее близки между собой, с одной стороны, *Liadoxyela* и *Kirghizoxyela*, приобретшие, вероятно, совместно утолщенную в основании птеростигмы *R*₁, с другой — *Lydoxyela* и *Anomoxyla*, у которых *SC* сдвинулась проксимально, 1-й отрезок *RS* укоротился, а *RS*+*M* сильно удлинилась. Для последнего рода характерно приобретение совершенно необычного для Xyelidae гипостомального моста, который, впрочем, может оказаться отличительным признаком всей трибы.

Из шести родов трибы Xyelini ни один не примитивен настолько, чтобы его можно было рассматривать в качестве предка остальных родов. Наиболее примитивные черты жилкования крыльев характерны, с одной стороны, для *Spathoxyela* A. Rasnitsyn (далеко расставленные основание *RS*, *1r—rs* и *2r—rs*) и *Enneoxyela* A. Rasnitsyn (дистальное положение вершины *SC*), с другой стороны — для *Pleroneura* Knw. и *Pinicolites* Meun. (развитые *1r—m* переднего крыла и свободное окончание *A*₁ заднего в сочетании с неокостализованным крылом и сравнительно длинной, у *Pinicolites*, *SC*). Антенны, по-видимому, наиболее примитивны у *Eoxyela*, яйцекалад — у *Xyela*. Родственные отношения родов представляются следующими. Очень близки *Pleroneura* и *Pinicolites*, которых объединяют такие характерные признаки, как короткий жгутик антенн, короткая ячейка *2r* и сильный изогнутый вверх яйцекалад (вероятно, кладистическое сходство), развитые *1r—m* и свободное окончание *A*₁ — сходства патристические. Из этих двух родов *Pleroneura* более специализирована (укороченная *SC* и клиновидная, более эффективная механически форма яйцекалада) и может быть прямым потомком *Pinicolites*.

Три рода — *Eoxyela*, *Enneoxyela* и *Spathoxyela* — объединяются такими признаками специализации, как узкое и ровное костальное поле и короткий 1-й отрезок *RS*, всего в 1,5—2 раза более длинный, чем 1-й отрезок *M*. Каждый из этих родов, кроме того, различно специализирован. Для *Eoxyela* это укорочение *SC* и приобретение игловидного яйцекалада, для *Enneoxyela* — укорочение жгутика антенн, для обоих упомянутых родов — базальное сдвигание $2r - rs$ и удлинение $RS + M$, для *Spathoxyela* — исчезновение пунктировки тела и резкое удлинение яйцекалада. Относительно родственных отношений этих родов трудно сказать что-либо определенное ввиду того, что они охарактеризованы сравнительно небольшим числом признаков. Все же *Enneoxyela* и *Eoxyela* кажутся более близкими друг к другу, чем *Spathoxyela*. Эволюцию рода *Eoxyela* также трудно выяснить, прежде всего, из-за несравнимости материала — для *Eoxyela atra* A. Rasnitsyn и *Eoxyela punctata* A. Rasnitsyn неизвестно строение крыльев, у *Eoxyela sibirica* A. Rasnitsyn, наоборот, не сохранились антенны и конец брюшка с яйцекаладом.

Самый большой в семействе род *Xyela* стоит в трибе *Xyelini* несколько особняком. Сходство его с *Pleroneura* и *Pinicolites* основано на примитивных признаках и может не указывать на близкое родство. Для *Xyela* характерны довольно примитивное жилкование крыльев, расширенное костальное поле, первично очень короткая $RS + M$, у некоторых видов даже развитая $1r - m$, но в то же время *SC* уже короткая, а $2r - rs$ сдвинута проксимально. В некоторых случаях сохраняется примитивный (сравнительно короткий, плоский и прямой) яйцекалад, однако пунктировка груди и опушение крыльев уже редуцированы.

Историческое развитие рода *Xyela*, судя по небольшому палеонтологическому материалу, можно разделить на несколько этапов. Первый из них мезозойский. Раннемеловой представитель рода *X.* (*Mesoxyela*) *mesozoica* A. Rasnitsyn сохраняет свободную *SC*, узкую птеростигму, удлиненную $2r - rs$ и сравнительно короткие (короче тела) передние крылья. Строение яйцекалада и антенн *Mesoxyela* A. Rasnitsyn не известно. По совокупности доступных для изучения признаков это насекомое, по-видимому, вполне может рассматриваться в качестве предка кайнозойских *Xyela* s. str.

Среднеолигоценовые представители рода (секция *Magnixyela* sect. nov. = *Xyela* ex. gr. *magna* Statz, см. Расницын, 1965) уже утратили свободную *SC* (ствол ее проходит вплотную к *R*), вершина *SC* сдвинулась проксимальнее основания *RS*, $2r - rs$ укоротилась в связи с сильным расширением птеростигмы, а сами антенны уже типичного для современных *Xyela* строения, с 9-члениковым жгутиком. Яйцекалад у двух известных видов довольно длинный, заметно изогнутый книзу, т. е. несколько более специализированный, чем у некоторых видов секции *Xyela* Dalm. (= *Xyela* ex. gr. *julii* Breb. + ex. gr. *bakeri* Кпв.¹), например, *X. menelaus* Bens. Наконец, современные виды рода, весьма разнообразные по большинству признаков, отличаются от олигоценовых сильным увеличением размеров крыльев. Секции чаще связаны между собой косвенными родственными связями, лишь некоторых из них можно рассматривать в качестве предков и потомков. Так, наиболее примитивная по строению яйцекалада секция *Xyela* обладает специализированными мужскими гениталиями, а вероятно, наиболее примитивные гениталии, просто устроенные и сходные с гениталиями *Xylecia* и *Macroxyela*, известны у видов секции *Linsleyixyela* sect. nov. (= *Xyela* ex. gr. *linsleyi* Burd.), яйцекалад которой сильно специализирован. Жилкование крыльев наиболее примитивно у некоторых видов секций *Xyelatana* Bens. (= *Xyela*

¹ Объединение видов бывших групп *X. julii* и *X. bakeri*, предполагавшееся возможным и ранее (Расницын, 1965), обусловлено промежуточным строением гениталий ♂ и ♀ *X. graeca* Stein (= *X. nigrae* A. Rasnitsyn, 1965, syn. nov.).

ex gr. *longula* Dalm.) и *Alpigenixyela* sect. nov. (= *Xyela* ex gr. *alpigena* Stöbl), где развита поперечная *Ir* — *m*.

От общего предка современных *Xyela*, после того как он приобрел длинные крылья, первой отделилась, вероятно, секция *Linsleyixyela*. Для нее характерен мощный изогнутый книзу игловидный яйцеклад с оттянутыми вершинами пожел и сильно зазубренными V_1 — первыми (нижними) вальвами. Вторые вальвы, расширенные к вершине, остались гладкими. С появлением игловидного яйцеклада скоррелировано удлинение жгутика антенн, что, вероятно, связано с необходимостью более точного определения направления яйцеклада при откладке яиц. Кроме того, у видов этой секции обычно уменьшены в размерах второй-третий членики *pmx* (о вторичности коротких щупиков этой группы говорит изменение их длины у ♂ *X. styra*х Bens. (см. Расницын, 1965)). Близкое строение яйцеклада — расширенные к вершине гладкие V_2 и зазубренные, хотя и слабые, V_1 — найдено у *X. concava* Burd., единственного вида секции *Concavixyela* sect. nov. (= *X.* ex gr. *concava* Burd.), однако яйцеклад их, также игловидный, изогнут вверх, вершины пожел не оттянуты, *pmx* крупные, а вальвы пениса имеют строение, сходное с таковым у *Xyelatana* и *Alpigenixyela*. Поскольку невооруженные V_2 — признак более примитивный, чем вооруженные, и к тому же они характерны еще для *X. bakeri*, сходство секций *Concavixyela* и *Linsleyixyela*, вероятно, патристическое. *Concavixyela* скорее всего отделились вместе с секциями *Xyelatana* и *Alpigenixyela* от предка общего для секции с плоским яйцекладом (*Xyela*, *Minorixyela* и *Desertixyela*) уже после того, как он приобрел обособленную лопасть вальвы пениса, но, вероятно, до появления насечек на V_2 . Обособление первых трех секций было связано с приобретением самкой игловидного яйцеклада, еще не очень сильного у *Alpigenixyela*, и длинного жгутика антенн, а самцом — расширенной базальной лопастью вальвы пениса, охватывающей частично медиальную. Судя по форме и вооружению яйцеклада, секции *Xyelatana* и *Alpigenixyela* ближе друг другу, чем *Concavixyela*.

Обособление секций *Xyela*, *Minorixyela* sect. nov. (= *Xyela* ex gr. *minor* Nort.) и *Desertixyela* sect. nov. (= *Xyela* ex gr. *deserti* Burd.), по-видимому, сопровождалось специализацией. Возникновение секции *Xyela* было связано со значительным изменением вальвы пениса — уменьшением базальной лопасти, редукцией дорсального отростка ножки и вооружения апикальной и медиальной лопастей и появлением продольного утолщения последней. Для *Minorixyela* характерна, наоборот, специализация яйцеклада — сильный, вентральный его изгиб, укорочение верхнего ребра V_1 и появление вооружения на вершине вальв — сначала просто волнистости (*X. alberta* Cur., *X. lunata* Burd., *X. minor* Nort., *X. pini* Rohw.), затем зубчиков на вершине ребра и дистального его (*X. japonica* Rohw., *X. californica* Rohw., *X. cheloma* Burd., *X. radiatae* Burd., *X. curva* Bens.) или же только на ребре (*X. priceae* Burd.). У *X. serrata* Burd., кроме зубчиков по верхнему краю и на вершине V_1 , маленькие зубчики развиты и на нижней стороне первой вальвы.

Дальнейшее усиление яйцеклада — такого, как у *X. serrata* (усиление зубчиков нижнего края V_1 и появление их по верхнему краю V_2), вместе с глубокой модификацией вальвы пениса (исчезновение апикальных нитей и дорсального ребра, объединение апикальной и медиальной лопастей, удлинение и апикальный изгиб базальной), вероятно, привело к появлению *X. deserti* Burd. — единственного известного вида секции *Desertixyela*. Таким образом, эта секция представляется потомком секции *Minorixyela*, а именно формы, близкой *X. serrata*.

Одновременно с морфологической эволюцией рода *Xyela* происходили изменения специализации видов по хозяину. Виды *Xyela* являются довольно строгими олигофагами: из 21 вида, для которых известна эколо-

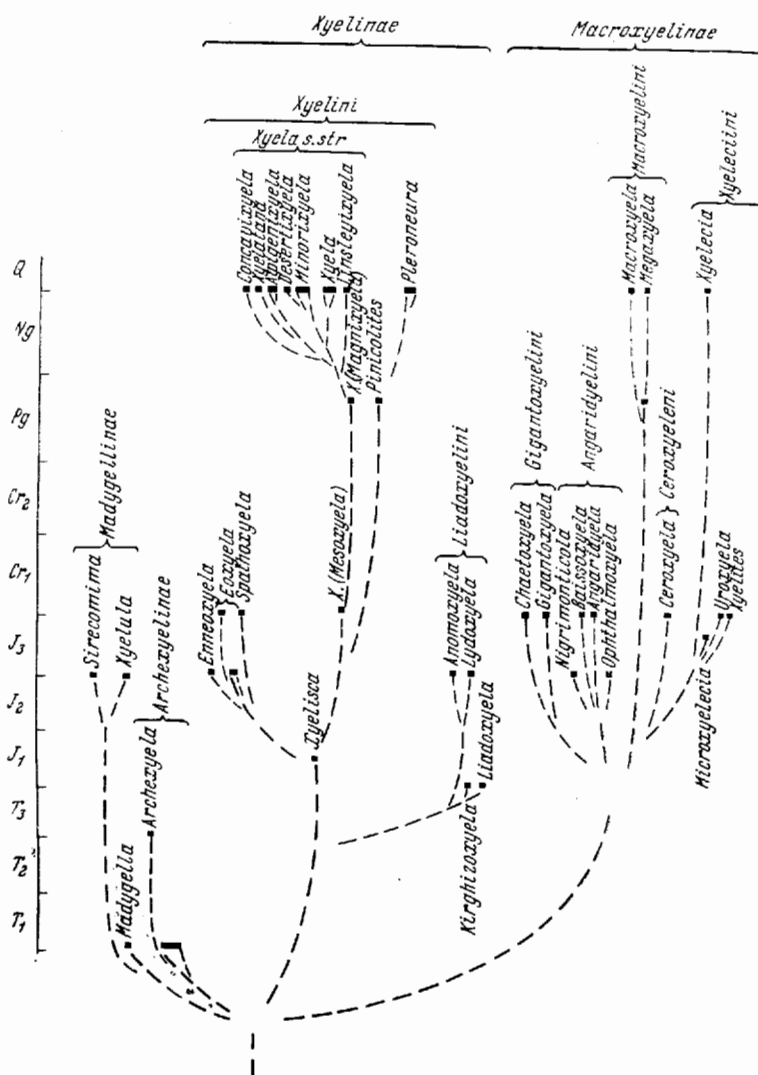


Рис. 2. Схема филогенеза Xyelidae

гия, 16 связаны каждый с единственным видом сосны, 1 (*X. julii* Bréb.) живет на двух очень близких видах — *Pinus silvestris* L. и *P. kochiana* Kl., и только 4 (*X. bakeri*, *X. minor*, *X. pini* и, возможно, *X. lunata*) развиваются каждый на нескольких видах разных групп рода *Pinus*, относящихся, однако, к одной и той же секции *Taedoponderosoides*¹.

Среди шести современных секций *Xyela* только две связаны с двумя секциями сосны каждая: виды *Alpigenixyela* развиваются в Неарктике на *P. (Cembra pinus)* Sect. *Stroboides*, а в Палсарктике — на *P. (C.)* Sect. *Parrianoides*; в секции *Xyela* палеарктические виды развиваются на *P. (Pinus)* Sect. *Khasyosilvestroides*, а неарктические — на *P. (P.)* Sect. *Taedoponderosoides*. В противоположность им, виды *Linsleyixyela* и *Minorixyela* связаны, насколько это известно, только с *P. (P.)* *Taedoponderosoides*, *Xyelatana* — с *P. (P.)* *Khasyosilvestrioides*, *Concavixyela* и *Deserti xyela* — с *P. (P.)* *Armandioides*. Более глубоких связей эволюции

¹ Принята система рода *Pinus* по Gaussen, 1930.

Xyela и *Pinus* на уровне секций, по-видимому, нет. На ранних этапах эволюции определенной связи между представителями *Xyela* и *Pinus* не наблюдалось. На представителях одних и тех же секций *Pinus* развивались виды часто весьма далеких секций *Xyela* (например, *Xyelatana* и *Xyela*, *Linsleyixyela* и *Xyela*, *Desertixyela* и *Concavixyela*), а близкие секции обычно связаны с далекими хозяевами. Исключение составляют лишь родственные секции *Xyela* и *Minorixyela*, хозяева которых частично перекрываются.

На видовом уровне экологическая дивергенция близких видов *Xyela* также выдерживается очень строго — ближайшие филогенетические формы почти никогда не развиваются на одном и том же хозяине. Исключение составляют лишь *X. pini* и *X. minor* — почти единственные в роде полифаги, развивающиеся на видах разных групп секции *Taedoponderosoides*, причем круг хозяев этих двух видов и третьего полифага — *X. bakeri* — практически совпадают. В то же время близкие виды, в частности, секции *Minorixyela*, связаны, согласно Бердику (Burdick, 1961), с близкими видами сосен, что позволило этому автору связать дивергенцию видов *Minorixyela* с дивергенцией некоторых видов *Taedoponderosoides*. Интересно, что экологическая специализация по хозяину не отражается прямо на морфологии *Xyela* — развитие на сходных видах или секциях сосны не вызывает, насколько известно, у неродственных групп *Xyela* параллельных морфологических изменений.

Предполагаемая схема эволюции Xyelidae изображена на рис. 2.

ЛИТЕРАТУРА

- Мальшев С. И. 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л., изд-во «Наука», стр. 1—330.
- Расницын А. П. 1964. Новые триасовые перепончатокрылые Средней Азии.— Палеонтол. журн., № 1, стр. 88—96.
- Расницын А. П. 1965. К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства Xyelinae.— Polskie Pismo Entomol., 35, № 12, стр. 483—519.
- Расницын А. П. 1966. Новые Xyelidae из мезозоя Азии.— Палеонтол. журн., № 4, стр. 69—85.
- Расницын А. П. 1968. Новые мезозойские пилильщики. В кн.: «Юрские насекомые Карагау». М., изд-во «Наука», стр. 190—236.
- Расницын А. П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 123, стр. 3—196.
- Benson R. B. 1945. Classification of the Xyelidae.— Proc. R. entomol. Soc. Lond., B., 14, pt. 3—4, p. 34—37.
- Benson R. B. 1964. Hostplant relationship as taxonomic character in sawflies.— Proc. 13 Int. Congr. Entomol., London, p. 100—101.
- Burdick D. G. 1961. A taxonomical and biological study of the genus *Xyela* Dalman in North America.— Univ. California Public. in Entomology, 17, N 3, p. 285—356.
- Du Porte E. M., Bigelow. 1953. The clypeus and the epistomal suture in Hymenoptera.— Canad. J. Zool., 31, p. 20—29.
- Gaussen H. 1960. Les Gymnospermes, actuelles et fossiles, fasc. 6, ch. II, Toulouse, p. 1—272.
- Malaise R. 1945. Tenthredinoidea of South-Eastern Asia.— Opuscula entomologica, Supplementum., Lund., p. 1—288.
- Ross H. H. 1937. A generic classification of the Nearctic sawflies.— Illinois Biol. Monogr., 15, N 2, p. 1—174.
- Smith D. R. 1967. A review of the larvae of Xyelidae, with notes on the family classification.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 60, N 2, p. 376—384.
- Snodgrass R. E. 1941. The male genitalia of Hymenoptera.— Smiths. Misc. Coll., 99, N 14, p. 1—86.
- Webb F. E., Forbes R. S. 1951. Notes on the biology of *Pleroneura borealis* Felt.— Canad. Entomol., 83, N 7, p. 181—183.