

УДК 565.793.3

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СЕМЕЙСТВУ SIRICIDAE (HYMENOPTERA, SYMPHYTA) В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ

© 2021 г. А. Р. Манукян^а, *, А. В. Смирнова^а, **

^аКалининградский музей янтаря, Калининград, Россия

*e-mail: manukyan@list.ru

**e-mail: smirnit@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2020 г.

После доработки 14.05.2020 г.

Принята к публикации 14.05.2020 г.

Из эоценового балтийского янтаря описан вид *Xeris dorbniakensis* Manukyan, sp. nov. (Hymenoptera, Siricidae); ранее отсюда семейство Siricidae было известно лишь видом *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926). Приведены также сведения о другой находке рогахвоста рода *Xeris* из балтийского янтаря без уточнения видового статуса. Выявлены фаунистические связи между сообществами эоценового балтийского янтаря и современными гималайскими биологическими комплексами. Дан обзор палеонтологической истории семейства Siricidae.

Ключевые слова: Hymenoptera, Siricidae, балтийский янтарь, эоцен, рогахвосты, новый вид, *Xeris*, Гималаи

DOI: 10.31857/S0031031X21020094

Сидячебрюхие перепончатокрылые (Hymenoptera, Symphyta) насекомые в целом, и семейство Siricidae в частности, имеют важное значение для понимания эволюционной истории отряда Hymenoptera (Расницын, 1980; Klopstein et al., 2013 и др.). Среди современных Siricidae Р. Бенсон (Benson, 1943) выделял подсемейства Siricinae (роды *Sirex* L., *Xeris* Costa, *Siricosoma* Forsius, *Urocerus* Geoffroy и *Хоанон* Semenov) и Tremecinae (роды *Teredon* Norton, *Tremex* Jurine, *Eriotremex* Benson и *Afrotremex* Pasteels). Несколько измененную родовую комбинацию приводят Я. Голд и Л. Моунд (Gauld, Mound, 1982) – род *Siricosoma* ими был перенесен в состав Tremecinae и противопоставлялся как сестринский таксон к подсемейству Siricinae (роды *Xeris*, *Sirex*, *Хоанон* и *Urocerus*). В составе Siricinae был описан род *Neoxeris* из горных районов Индии (Saini, Singh, 1987), позже сведенный в синонимы (Schiff et al., 2012) к роду *Xeris*. Для рецентных сирицид в мировой фауне в настоящее время известно 10 родов и около 122 видов (Schiff et al., 2012).

Надсемейство Siricoidea, помимо рецентного Siricidae и условно рецентного Anaxyelidae (в современной фауне только один вид *Syntexis libocedrii* Rohwer, 1915), включает также ископаемое семейство Pseudosiricidae (=Murmiciidae) (Krogmann, Nel, 2012; Wedmann et al., 2014). Сюда же помещалось сем. Daohugoidae, которое позже было перенесено в состав Xyelidae в ранге подсемей-

ства (Wang et al., 2019). Ранее к надсемейству Siricoidea также относили верхнеюрско-нижнемеловое семейство Praesiricidae, которое позже (Taeger et al., 2010; Wang et al., 2016) было перенесено в состав Pamphilioidea.

Монофилетический характер рецентного подсемейства Siricinae был показан по морфологическим данным (Königsmann, 1977; Rasnitsyn, 1988; Schulmeister, 2003) и позже был подтвержден генетико-молекулярными исследованиями (Heraty et al., 2011; Sharkey et al., 2012; Ronquist et al., 2012; Klopstein et al., 2013; Malm, Nyman, 2015). Относительно недавно (Schiff et al., 2012) была проведена ревизия рецентных Siricidae и предложена новая группировка родов в подсемействах Siricinae и Tremecinae, основанная на признаках жилкования переднего крыла: роды *Sirex*, *Sirotemex*, *Urocerus* и *Хоанон* были включены в состав Siricinae, а роды *Afrotremex*, *Eriotremex*, *Siricosoma*, *Teredon*, *Tremex* и *Xeris* – в подсемейство Tremecinae.

Деление на основе жилкования крыла следует считать ненадежным из-за нестабильности признаков – существенные различия проявляются даже в крыльях у одних и тех же особей (Wedmann et al., 2014). Различия в биологии подсемейств также незначительны (Archibald, Rasnitsyn, 2016), поэтому деление сем. Siricidae s. s. на подсемейства следует считать необоснованным.

Современные сирициды – сравнительно крупные перепончатокрылые; тело цилиндрическое,

преимущественно 15–45 мм длиной. Яйцеклад сверловидный, массивный, длиной до 45 мм, используется для просверливания коры и древесины при откладке яиц в ослабленные деревья. Самки характеризуются нитевидными, на вершине слабо уплощенными 14–25-члениковыми усиками. Преимущественно бореально-неморальная группа, связанная с хвойными и лиственными лесами Северного полушария. Небольшое число видов, эндемиков и завезенных, известно в Мексике, Кубе и Доминиканской Республике. Сведения о находках в Центральной Америке, Папуа – Новой Гвинее и в Африке к югу от Сахары базируются или на недостоверных сообщениях, или являются следствием завоза с древесным материалом за пределы естественного ареала (Smith, 1988; Schiff et al., 2012).

Рогохвосты заселяют ослабленные или усыхающие деревья, когда стволы заселяются жуками-усачами (Coleoptera, Cerambycidae) (церамбицидная стадия; Мамаев, 1960). Яйца откладываются на глубину 10–20 мм, при этом самки вместе с каждым яйцом вносят в древесину также споры дереворазрушающих эндосимбионтов – базидиомикотных (Basidiomycota) грибов *Amylostereum ageolatum* Vaidin, 1958 и *A. chailletii* (Persoon, 1822), а также секрет, который снижает устойчивость дерева к грибу. Базидиомикотные грибы вырабатывают фермент, который разрушает целлюлозу, трансформируя ее в доступные для питания личинки вещества. В результате совместного действия гриба и секрета гибель дерева ускоряется (Мамаев, Кравченко, 1973; Spradbery, 1973). Рогохвосты более обычны в старых хвойных лесах. В Европе встречаются с июня до ранней осени. Самцы большую часть жизни проводят в кроно деревьях, где и происходит спаривание. Самок часто можно обнаружить близ свежесрубленных деревьев. Живут несколько дней, не питаются, затраты энергии обеспечивают за счет накопленных запасов жира. Личинка в благоприятных условиях (например, в сухой древесине) развитие может продлиться еще на 2–4 года. Ходы проникают в глубину ствола на 10–15 см. Окукливание происходит в колыбельках чуть ниже камбия в 1.2–4.0 см от поверхности ствола.

Представители ископаемых сирицид и родственных групп (надсем. Siricoidea) известны с ранней юры, продвинутые Siricidae в характерном облике появились не позже конца поздней юры (Расницын, 1980). Судя по строению яйцеклада, уже тогда они были связаны с мертвой древесиной (Расницын, 2002).

Т. Остен (Osten, 2007, с. 351, цит. по: Wedmann et al., 2014) приводит рисунки хорошо сохранившегося экземпляра неопisanного вида (подсем. Siricinae) из нижнемелового (апт) местонахождения

Крато (Бразилия). Систематическое положение этого вида как представителя семейства Pseudosiricidae было определено С. Арчибальдом и А.П. Расницыным (Archibald, Rasnitsyn, 2016).

Из формации Исянь (Yixian; нижний мел) Китая был описан вид *Sinosirex gigantea* Hong, 1975 (местонахождение Weichang, Хэбэй), из той же формации на северо-востоке (местонахождение Dawangzhangzi, Ляонин) М. Ван с соавт. (Wang et al., 2018) описали вид *Cretosirex xiaoi*. Два экземпляра не названных сирицид, сходных с *Xeris* и *Eoxeris* Мaa, 1949, и новый род и вид сирикоида неясного положения были отмечены из меловых отложений бассейна р. Хетаны (Россия, Западное Приохотье) (Расницын, 1993).

Современные роды сирицид впервые достоверно отмечаются в палеогене: *Urocerus ligniticus* (Piton, 1940) из палеоцена Menat (Франция) и *U. patagonicus* Fidalgo et Smith, 1987 из нижнего эоцена бассейна р. Чубут (юг Аргентины). Вид *U. ligniticus* известен по 4 экз., что необычно для кайнозойских рогохвостов. Вымерший род и вид *Ypresiosirex orthosemos* Archibald et Rasnitsyn, 2016 описан из нижнего эоцена Западной Канады.

Из среднего эоцена Месселя (Германия) С. Ведманн с соавт. (Wedmann et al., 2014) по фрагменту переднего крыла описали *Xoanon? eocenicus* Wedmann et al., 2014, условно отнесенный к восточноазиатско-ориентальному (Сундуков, Лелей, 2012, с. 112) роду *Xoanon*.

Вид *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926) был описан из балтийского янтаря по единственному экземпляру самца в составе рода *Urocerus*, позже вид был перенесен в ископаемый род *Eoxeris* Мaa, 1949. В описании Ч. Брюса (Brues, 1926) приводится лишь рисунок переднего крыла; тип, хранившийся в коллекции Кёнигсбергского ун-та, ныне утрачен, поэтому истинный статус вида трудно определим. Новые находки сирицид в балтийском янтаре обсуждаются в настоящей статье.

В окаменевшей древесине хвойного дерева (предположительно Cupressaceae) из олигоценых менилитовых слоев (Польша, Восточные Карпаты) обнаружены ихнофоссилии личинок сирицид – ходы и летные отверстия (Rajchel, Uchman, 1998).

Ведманн описала из верхнего олигоцена Эншпель (Enspel, Германия) рогохвоста неясного систематического положения, близкого к родам *Eiotremex* и *Afrotremex*, а также *Tremex* sp. из плиоцена Виллерсхаузена (Германия) (Wedmann, 1998). Из миоцена Франции (Montagne d'Andance, Saint-Bauzile) описан вид *Proximoxeris tripoliensis* Nel, 1991 (= *P. tripoliensis* Riou, 1999, объективный синоним).

Виды *Formicium brodiei* Westwood, 1854 и *Megapterites mirabilis* Cockerell, 1920 были описаны как рогохвосты по крыльям из эоцена Англии

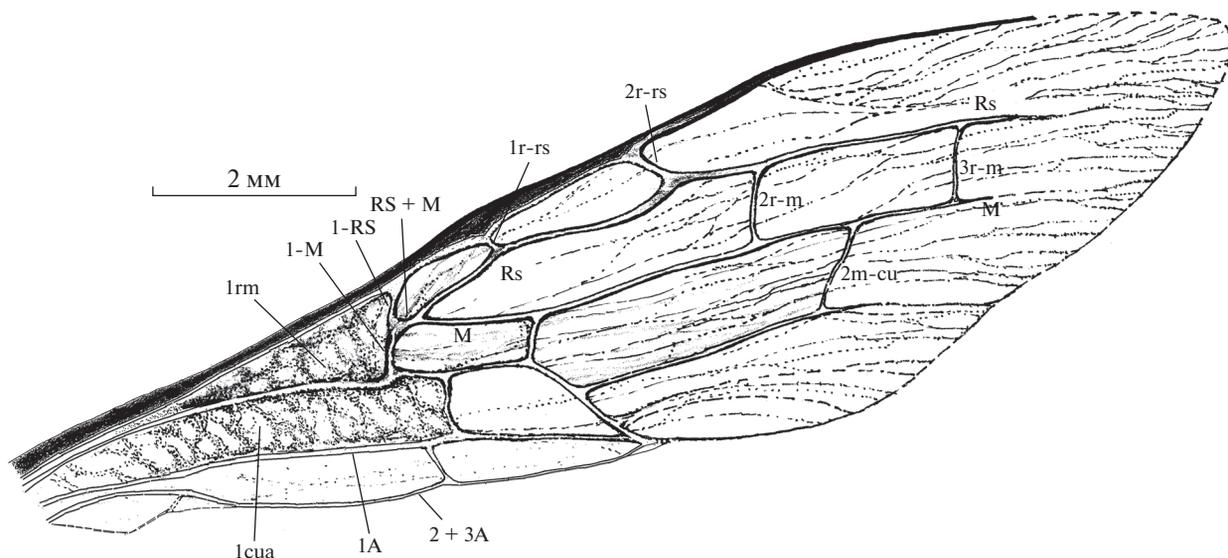


Рис. 1. *Xeris dorbniensis* Manukyan, sp. nov., голотип КМЯ, № 5318, переднее крыло.

(Cockerell, 1920, 1921), но оказались гигантскими муравьями (Lutz, 1986, 1990).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В статье принята терминология по: Тобиас, 1978; Goulet, Huber, 1993; Goulet et al., 2015; жилкование крыльев — по: Расницын, 1969, 1980; Archibald, Rasnitsyn, 2016. Исползованные в работе обозначения жилок показаны на рис. 1, 2. Все размеры даны в мм. Исследованные образцы балтийского янтаря происходят из калининградского (Приморского) месторождения. Материал суб-аэрального происхождения не подвергался предварительной химической и физической обработке¹. Весь исследованный материал хранится в коллекции Калининградского музея янтаря (КМЯ). Возраст балтийского янтаря нами принимается как приабонский (верхний эоцен), который был определен по остаткам фораминифер и палинологическим комплексам во вмещающих отложениях (Александрова, Запорожец, 2008) и подтвержден сравнительно-энтомологическими исследованиями (Perkovsky et al., 2007). Фотографии подготовлены с помощью фотокамеры Canon EOS 6D, соединенной со стереомикроскопами Leica, MC-2ZOOM, для увеличения глубины резкости использовалась программа Helicon Focus 6.7.1.

¹ В практике ювелирной обработки янтарь часто искусственно осветляется: выдерживается в инертной газовой среде продолжительное время при температуре выше 100°C и при давлении от 0.2 до 15 атм. После такой обработки у ископаемых организмов меняются пропорции тела, карбонизируются покровы и т.д. Подобные артефакты могут быть неправильно интерпретированы при оценке признаков.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ НАД СЕМЕЙСТВО SIRICOIDEA BILLBERG, 1820

СЕМЕЙСТВО SIRICIDAE BILLBERG, 1820

Род *Xeris* Costa, 1894

Xeris dorbniensis Manukyan sp. nov.

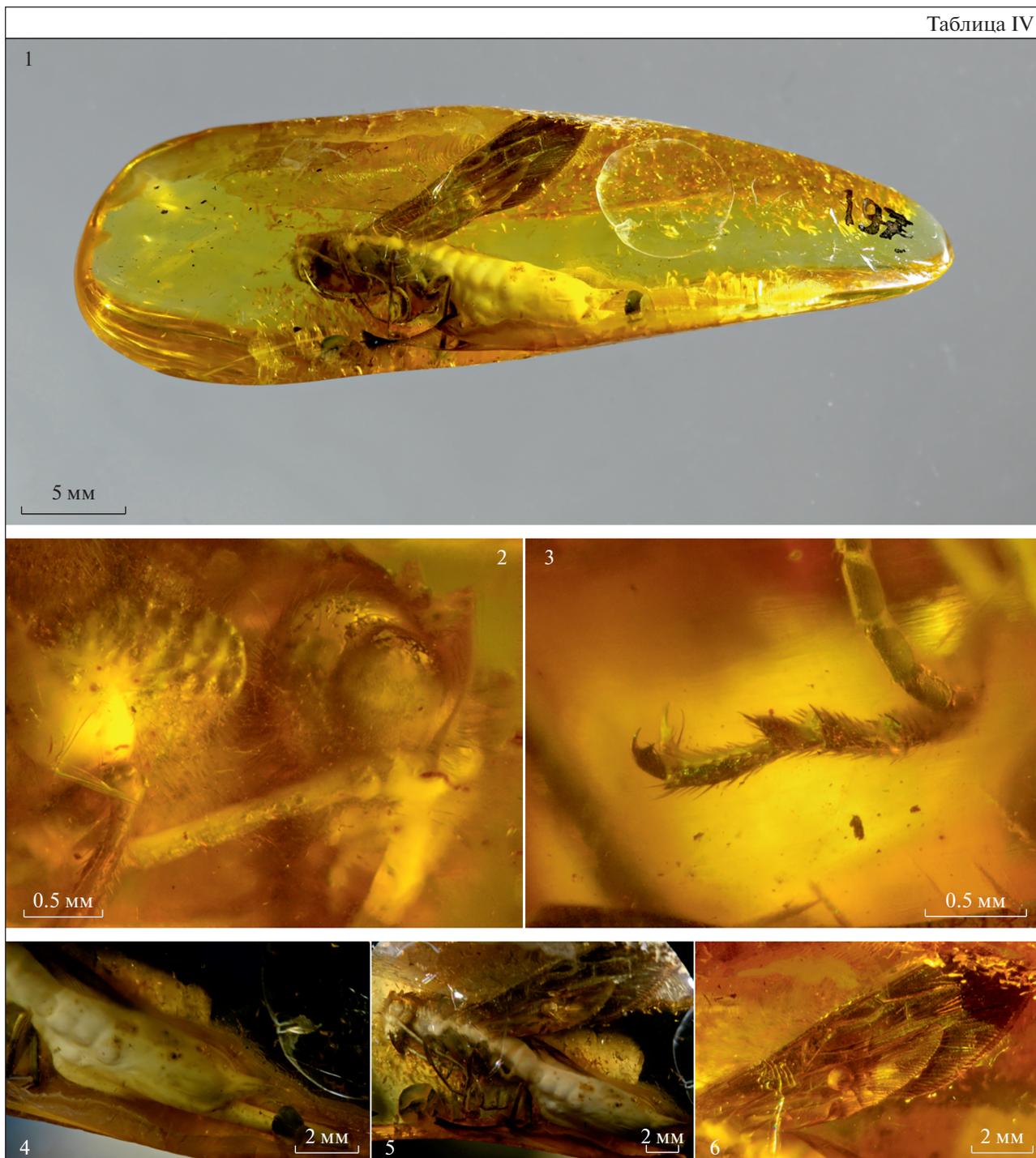
Табл. IV, фиг. 1–6

Название вида — от названия пос. Дорбникен, входящего в состав Пальмникенского округа (в настоящее время район пос. Янтарный), где находятся значительные пока не освоенные запасы балтийского янтаря.

Голотип — КМЯ, № 5318, самка; балтийский янтарь, верхний эоцен. Камень размером 45 × 15 × 5 мм. Целое насекомое, отсутствуют (повреждены при механической обработке) вершина бедра правой средней ноги, основание правой средней голени и лапки задних ног. Брюшко полностью, грудь слева частично покрыты белой светонепроницаемой пленкой. Правое заднее крыло плотно прилегает к брюшку, закрывая его сверху. Сининклюзы: Arachnida, Acari; Collembola, Arthropleona; волоски дуба более или менее равномерно распределены по всему объему камня.

Описание (рис. 1). Длина тела около 15.0 мм (табл. IV, фиг. 1). Наличник с глубокой вырезкой посередине, двулопастный. Верхняя губа массивная, отчетливо выступает из-под наличника. Ширина ротовой выемки приблизительно в 3 раза больше диаметра глазка. Мандибулы, судя по строению, не смыкаются, короткие, их длина лишь в 1.3 раза больше ширины в основании; двузубые, нижний зубец длиннее верхнего более чем в 2 раза. Внутренние орбиты глаз широкие, выступают над лицом. Лицо в густой пунктировке,

Таблица IV



Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–6. *Xeris dornbikensis* Manukyan, sp. nov., голотип, КМЯ, № 5318: 1 – расположение в камне; 2 – голова сбоку; 3 – лапка средней ноги; 4 – вершина брюшка, яйцеклад и роговидный отросток; 5 – общий вид слева; 6 – переднее крыло.

пунктирные ямки глубокие, в густом и длинном опушении, волоски направлены вперед.

Минимальное расстояние между глазами (измененное на вершине глаз) в 1.2–1.3 раза больше высоты глаза. Расстояние между внутренними краями

усиковых ямок приблизительно вдвое больше, чем кратчайшее расстояние от наружного края усиковых ямок до глаза. Глаза едва овальной формы, соотношение высота/ширина 5 : 4; выпуклые, значительно выступают над поверхностью головы.

Кратчайшее расстояние от латерального глазка до глаза (OOL) в два раза больше, чем расстояние от среднего до заднего глазка. Расстояние от заднего глазка до глаза чуть больше расстояния между латеральными глазками. Расстояние от заднего глазка до заднего края головы (OCL) более чем в 4 раза больше, чем расстояние от заднего глазка до глаза (OOL). Вдоль заднего края глаз имеется четко разграниченная вдавлением узкая площадка в резкой, глубокой и густой пунктировке (табл. IV, фиг. 2). Темя посередине с бороздой; поверхность, также теменная площадка и лобное поле в густой, грубой сотообразно-ячеистой скульптуре. Виски с едва намеченным вертикальным валиком (гребнем), в редких, но глубоких вдавлениях (pits), поверхность между вдавлениями гладкая, блестящая. Затылочный валик слабый. Щеки с пучком длинных, торчащих волосков; длина щеки (кратчайшее расстояние от нижнего края глаз до основания мандибулы) составляет около половины высоты глаза. Скапус едва изогнутый и слабо утолщенный посередине (табл. IV, фиг. 2). Жгутик усика 17-члениковый, плавно нитевидно утончается в верхней половине, членики цилиндрические.

Пронотум соединен со среднеспинкой неподвижно, верхне-боковые края вытянуты вперед в виде лопастей, передний край между ними выемчатый; воротничок отчетливо утолщенный, по краю окаймлен валиком; заднебоковые углы достигают тегул. Простернум разделен по средней линии отчетливым швом.

Среднеспинка короткая, ее длина около 2.0 мм; цельная (нотаулы отсутствуют), умеренно выпуклая, кзади слабо сужена. Поверхность матовая, в мелкобугристой скульптуре; в густом опушении, волоски тонкие. Мезоплевры слабо выпуклые, в густой пунктировке. Щитик в мелкой пунктировке, в густом, торчащем опушении. Заднещитик узкий, его ширина чуть больше, чем ширина щитика в основании.

Передние крылья (рис. 1) дымчато-затемненные (табл. IV, фиг. 6); длина от вершины до тегул 12.1 мм; стройные — длина в 3.6–3.7 раза больше максимальной ширины. Дистальная половина крыла продольно-гофрированная; в базальной половине ячейки 1csa и 1gm поперечно-гофрированные. Птеростигма слабо склеротизованная. RS+M явственная, 1r-m отсутствует. Жилка 2r-m вертикальная, 2m-cu инклинальная; длина отрезка Rs за поперечной жилкой 3r-m около 0.4 мм. Ячейка 1gm выпуклая, выступает над поверхностью крыла, гофр более тонкий, чем на ячейке 1csa. Жилка 3A отсутствует. Задние крылья прозрачные, длина около 7.5 мм, передний край с 20–21 зацепками, крупные зацепки чередуются с более мелкими; анальная ячейка открытая.

Брюшко полностью покрыто светонепроницаемой белой пленкой, контуры сегментов хорошо просматриваются (табл. IV, фиг. 1, 4, 5). Длина ножен яйцеклада 10.6 мм. Роговидный отросток 2.6 мм, копьевидный, плавно сужается к вершине (табл. IV, фиг. 4), без срединного сужения; ширина в основании 1.5, соотношение ширина в основании/длина — 1.7; дорсальная поверхность апикальной трети с небольшим зубцом, вентральная — с двумя рядами резких зубцов.

Бедрa передних и средних ног цилиндрической формы, слабо утолщенные в базальной половине; бедрa задних ног сжаты с боков, короткие, длина — 1.2 мм, максимальная ширина лишь в 2 раза меньше длины. Все голени цилиндрические (не сплюснутые с боков) с одной шпорой, передние и средние голени слабоизогнутые, задняя прямая; вершина голени напротив шпор с глубокой вырезкой. Первые членики лапок передних и средних ног удлинённые, их длина равна длине голени: длина первого членика передней лапки 1.8 мм, средней — 2.0 мм. Четвертый членик лапки короткий (длина чуть больше 0.3 мм), на вершине с вентральной стороны лопастевидно выступающий. Коготки передних и средних ног острые, серповидные, с базальным зубцом (табл. IV, фиг. 3).

Тело черное, ноги за тазиками красные (окраска поврежденных участков ног неизвестна); окраска брюшка неопределима.

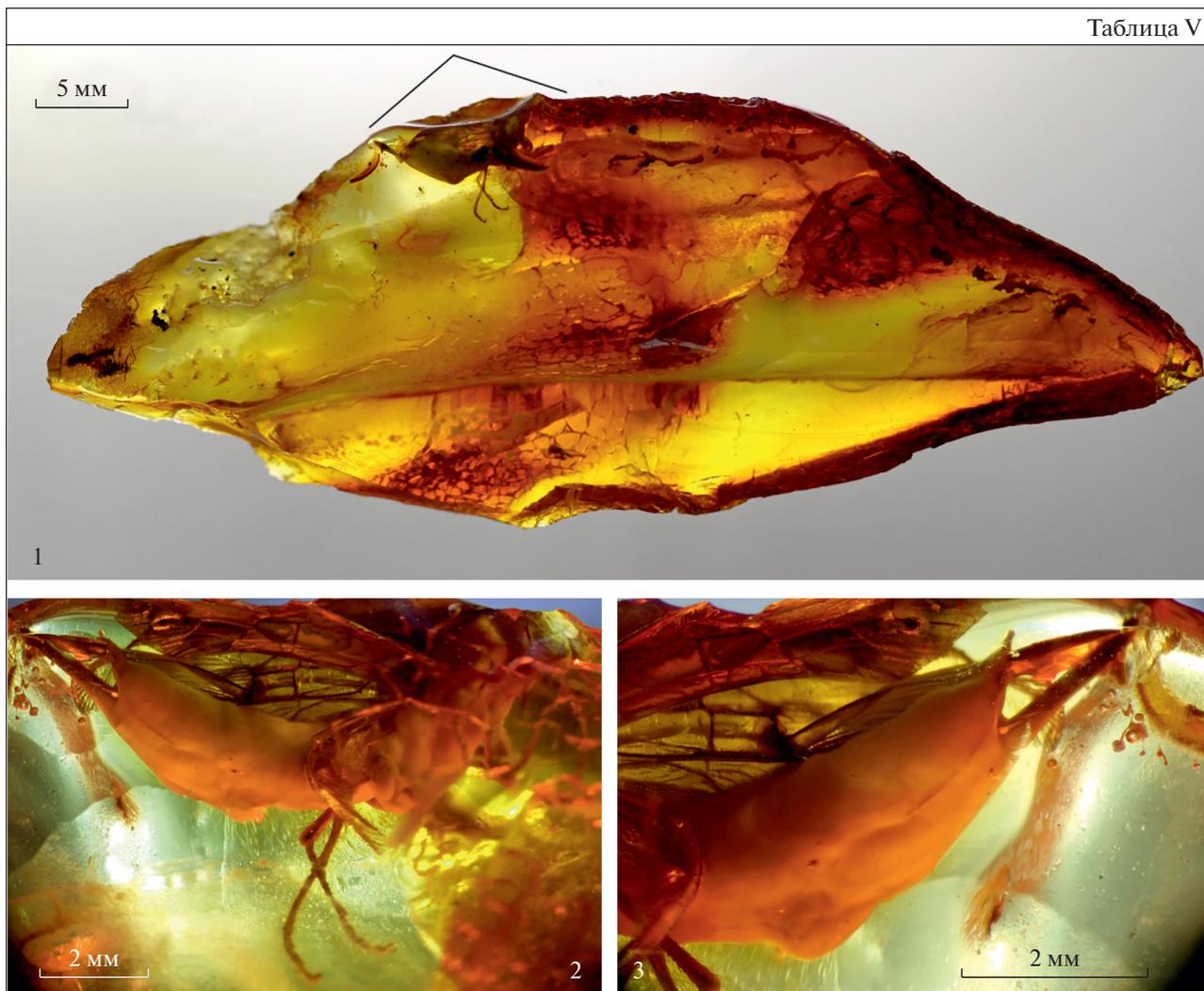
Самец неизвестен.

Сравнение. Вид отнесен к роду *Xeris* в первую очередь по следующим признакам: 1) наличие валика (гребня) на висках; 2) жилка 1r-m в переднем крыле отсутствует; 3) членики жгутика цилиндрические, не уплощенные на дистальной половине; 4) голени средних ног с одной шпорой; 5) задние крылья с открытой анальной ячейкой; 6) глаза овальные (соотношение длина/ширина 5 : 4); 7) видимые части тела черной окраски; 8) соотношение ширина в основании/длина роговидного отростка равно 1.7.

По признакам окраски (черные жгутики и тазики), наличию резкой и глубокой пунктировки по заднему краю глаз сближается с видом *X. himalayensis* Bradley, 1934 (= *X. melanocephalus* Saini et Singh, 1987; = *X. indianus* Vesu et Saini, 1999), отличия показаны ниже:

Тело около 15 мм. Жгутик 17-члениковый. Задний край глаз с четко разграниченной вдавлением площадкой, где пунктировка густая и глубокая. Наличник глубоко вырезан посередине, двулопастный. Мандибулы не смыкаются. Длина переднего крыла в 3.6–3.7 раза больше максимальной ширины. Срединное сужение роговидного отростка отсутствует.....
.....*X. dorbnikensis* sp. nov.

Таблица V



Объяснение к таблице V

Фиг. 1–3. *Xeris* sp., экз. КМЯ, № 5656: 1 – расположение в камне; 2 – общий вид справа; 3 – вершина брюшка и яйцеклад.

– Тело 20.2–20.8 мм. Жгутик 23-члениковый. Задний край глаз с площадкой в густой и глубокой пунктировке, не отграниченной вдавлением. Наличник с неглубокой вырезкой посредине, не двулопастный. Мандибулы смыкаются. Длина переднего крыла в 3.4 раза больше максимальной ширины. Срединное сужение роговидного отростка имеется.
*X. himalayensis*

З а м е ч а н и я. Отличается от описанного из балтийского янтаря *Eoxeris klebsi* наличием только одной шпоры средней и задней голени. Жгутик усика *X. dorbnikensis* sp. nov. отличается меньшим количеством члеников (17), у единственного известного экземпляра самца *E. klebsi* усики 21-члениковые. Возможно, что меньшее количество члеников обусловлено половым диморфиз-

мом, который проявляется также цилиндрической (не сплюснутой) формой голени задних ног. Обнаружены следующие различия в жилковании крыльев: жилка 2r-m вертикальная, у *E. klebsi* инквивальная, посередине изогнутая; жилка 2m-cu инквивальная, у *E. klebsi* вертикальная; отрезок Rs за поперечной жилкой 3r-m у *X. dorbnikensis* почти в два раза длиннее, чем тот же отрезок у *E. klebsi*. Возможно, что эти виды отличаются также строением крыловой пластины: судя по рисунку к описанию вида *E. klebsi*, дистальная половина переднего крыла отчетливо продольно-гофрирована, поверхность ячеек 1rm и 1cuа гладкая, в отличие от *X. dorbnikensis*, у которого последние ячейки поперечно-морщинистые (гофрированные) (рис. 1). Сходное с *X. dorbnikensis* строение ячеек 1rm и 1cuа характерно для ископаемого вида *Ypresiosirex orthosemos*.

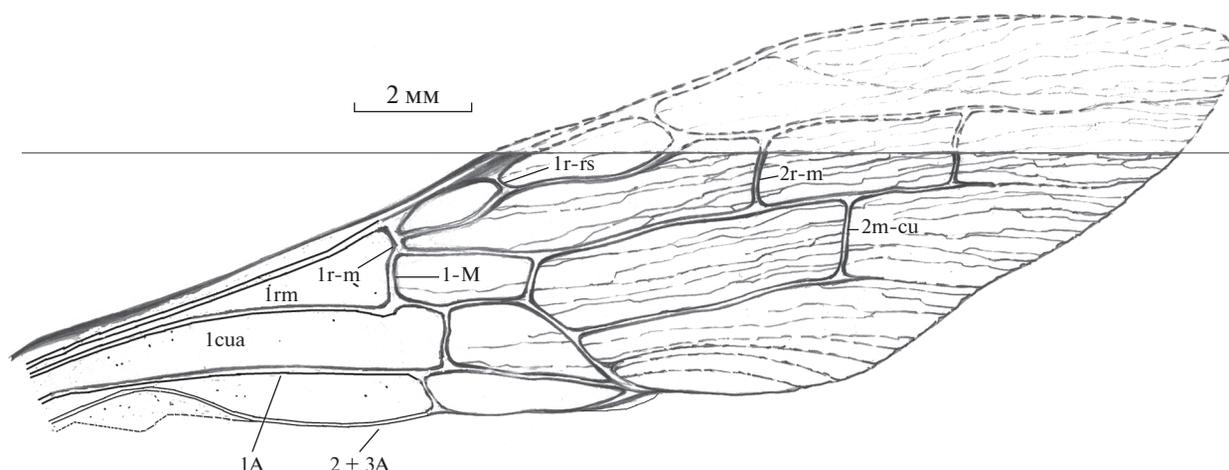


Рис. 2. *Xeris* sp., экз. КМЯ, № 5656, переднее крыло; балтийский янтарь.

Примечательны сравнительно мелкие размеры тела *X. dorbniensis* sp. nov. — около 15 мм, примерно такие же размеры у *Eoxeris klebsi*. Для других ископаемых сирикоид характерны крупные размеры тела: *Sinosirex gigantea* — около 40, *Ypresi-sirex orthosemos* — 59.3 мм. При этом новый вид укладывается в рамки средних размерных вариаций для рецентных представителей рода *Xeris*, которые при крайних выражениях имеют размеры от 9 до 45 мм.

* * *

Xeris sp., экз. КМЯ, № 5656, самка (табл. V, фиг. 1–3), сохранилась в слоистом куске янтаря размерами 72 × 25 × 8 мм; сининклюд: фрагмент древесного детрита. Экземпляр плохой сохранности; просматриваются лишь отдельные детали тела. Верхняя половина передних крыльев была сточена при механической обработке янтаря. Тело покрыто белой пленкой и слоями янтаря. Правое переднее и заднее крылья, передние и средние ноги и бедра задних ног плотно прилегают к брюшку, покрыты белым налетом. Ниже приводится описание лишь тех частей тела, которые доступны исследованию.

Длина тела около 11.5 мм (табл. V, фиг. 1, 2). Жгутик усика 11-члениковый, плавно нитевидно утончается в верхней половине, членики цилиндрические, последний (11-й) членик маленький, конусовидный. Голени передних и задних ног с одной шпорой; голени средних ног не просматриваются.

Передние крылья прозрачные; длина от вершины до тегул около 7.5 мм. Крыловая пластина гофрированная только в дистальной половине, ячейки 1cua и 1rm негофрированные. Жилка 1r-m имеется (рис. 2).

Брюшко полностью покрыто светонепроницаемой белой пленкой, контуры сегментов едва просматриваются (табл. V, фиг. 2). Длина ножен яйцеклада около 7.0 мм; роговидный отросток 1.0 мм, копьевидный, плавно сужается к вершине, без срединного сужения (табл. V, фиг. 3); ширина в основании 0.7 мм, соотношение ширина в основании/длина — 1.4 мм; дорсальная поверхность в единичных щетинках, вентро-латеральная — не менее чем с двумя рядами резких зубцов.

Задние ноги. Бедра сжаты с боков, их длина — 1.2 мм, максимальная ширина лишь в 2 раза меньше длины. Голень прямая, вершина напротив шпоры с глубокой вырезкой. Длина 1-го членика лапки 1.5 мм; 4-й членик лапки короткий, длина чуть более 3 мм, лопастевидно выступающий на вершине с вентральной стороны; коготки острые, загнутые под прямым углом.

На основании одной шпоры на задней голени экземпляр может быть лишь условно отнесен к роду *Xeris*, хотя главный диагностический признак рода — наличие вертикального валика на висках — не просматривается из-за плохой сохранности. По мелким размерам тела и меньшему количеству члеников жгутика усика может быть сближен к *X. dorbniensis*; отличается гладкими (негофрированными) ячейками 1cua и 1rm переднего крыла и наличием жилки 1r-m. От *E. klebsi* отличается наличием только одной шпоры на голених задних ног, мелкими размерами и меньшим количеством члеников жгутика.

ОБСУЖДЕНИЕ

В мировой фауне известно 16 видов рода *Xeris*, все из Голарктики. В Неарктике и Палеарктике обитает равное число видов — по восемь (Goulet et al., 2015). Из них только пять видов выходят за пределы южных границ Голарктики, при этом все

отмечались в хвойно-широколиственном поясе горных районов: *X. himalayensis* встречается вдоль Гималаев от Пакистана до Непала на высоте от 1700 до 3000 м над уровнем моря; *X. malaisei* Маа, 1949, встречается в Приморском крае России, на северо-востоке Китая (Гирина), в Японии (Хоккайдо, Хонсю) и высокогорьях Южной Кореи (Goulet et al., 2015); *X. umbra* Goulet, 2015 и *X. xanthoceros* Goulet, 2015, Китай (Юньнань), встречается на высоте до 4000 м; *X. xylocola* Goulet, 2015, Лаос (Хуапхан), на высоте 1350–1900 м; *X. tropicalis* Goulet, 2012 известен по единичным находкам из Мексики (Чьяпас).

Весьма примечательны результаты молекулярно-генетических исследований (Goulet et al., 2015) – кладограмма, построенная на основе анализа митохондриальной ДНК, показывает изолированное положение вида *X. himalayensis*, при этом все остальные восемь изученных видов рода *Xeris* противопоставляются как сестринская группа к виду *X. himalayensis*.

Биология рода *Xeris* известна по трем видам – *X. caudatus*, *X. malaisei* и *X. spectrum*. Наиболее примечательной особенностью биологии этих видов является отсутствие у имаго самок симбиотических грибов, необходимых для развития личинки (Fukuda, Hiji, 1997; Schiff et al., 2012). Тем не менее, эти грибы всегда присутствуют в ходах личинок *X. malaisei* и *X. caudatus*. Наблюдения также показали, что виды рода *Xeris* всегда откладывают яйца в деревья, уже зараженные другими рогахвостами (в частности, из родов *Sirex* и *Urosegus*), летные отверстия также всегда находятся в непосредственной близости от отверстий других рогахвостов (Fukuda, Hiji, 1997). Предполагается, что самки рода *Xeris* в поиске подходящих для заражения деревьев ориентируются по запаху грибов *Amylostereum* spp.

Все виды рода развиваются исключительно на хвойных деревьях (Cupressaceae и Pinaceae), для вида *X. himalayensis* отмечались гималайские виды *Abies pindrow* (пихта гималайская), *Cedrus deodara* (кедр гималайский), *Picea smithiana* (ель гималайская) и *Pinus roxburghii* (индийская или гималайская сосна).

Новые сведения о фауне сирицид балтийского янтара свидетельствуют о фаунистических связях эоценовой балтийской биоты с гималайской. Совершенно определенные сведения ранее были известны по эоценовым мхам (Frahm, 1999) и архаичным представителям жесткокрылых семейства Nitidulidae (Coleoptera) (Kirejtshuk, 2005; Кирейчук, 2017). К этой же группе следует отнести архаичных термитов рода *Archotermopsis* Desneux, 1904 (Isoptera, Archotermopsidae), которые известны по трем видам; из балтийского янтара описан *A. tornquisti* Rosen, 1913, близкие современные виды распространены в Гималаях [*A. wroughtoni*

(Desneux, 1904)] и во Вьетнаме (*A. kuznetsovi* Beljaeva, 2004) (Engel et al., 2009; Krishna et al., 2013).

Из приведенных данных следует, что гипотеза А.Г. Кирейчука (2017) о том, что в гималайском регионе сохранились не только отдельные таксономические элементы “янтарных” биот, но и целые сообщества в слабо трансформированном виде, получает дополнительный аргумент.

Таким образом, замечания по биологии и тафономии сирицид в балтийском янтаре в обобщенном виде следующие:

1. Малая встречаемость сирицид в балтийском янтаре обусловлена в первую очередь крупными размерами, а также короткой продолжительностью жизни имаго.

2. Поскольку виды рода *Xeris* не обладают собственными эндосимбионтами, для их выживания необходимо было присутствие и других сирицид, что говорит о потенциальном богатстве фауны сем. Siricidae в «янтарном» сообществе.

3. Данные по сирицидам балтийского янтара являются дополнительным свидетельством того, что в гималайском регионе сохранились не только позднепалеогеновые таксономические компоненты, но и, возможно, малоизмененные сообщества этих биот.

* * *

Авторы выражают признательность А.П. Расницыну (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) за неоценимую помощь в подготовке работы, а также коллекционерам С.И. Шишову (г. Калининград) и В.А. Гусакову (г. Москва) за передачу в фонды Калининградского музея янтара образцов с включениями рогахвостов. Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 19-05-00207).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигра. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Кирейчук А.Г. Гималаи: регион реликтов и центр современных диверсификаций биоты на примере жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) // Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. Сборн. научн. статей / Ред. Боркин Л.Я. СПб.: Изд-во “Европейский дом”, 2017. С. 168–172.
- Мамаев Б.М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины // Изв. АН СССР. 1960. № 4. С. 610–617.
- Мамаев Б.М., Кравченко М.А. Личинки рогахвостов // Насекомые–разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1973. С. 74–85.

- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Изд-во АН СССР, 1969. 196 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123).
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Изд-во АН СССР, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П.* Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera) // Меловые энтомофауны бассейна р. Ульи (Западное Приохотье). Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 50–57.
- Сундуков Ю.Н., Лелей А.С.* Надсем. Siricoidea 10. Сем. Siricidae – рогахосты // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. I. Перепончатокрылые. Владивосток: Дальнаука, 2012. С. 112–113.
- Тобиас В.И.* Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Введение // Определитель Насекомых Европейской Части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. I часть. Л.: Наука, 1978. С. 7–42 (Определители по фауне СССР. Вып. 119).
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P.* New early Eocene Siricomorpha (Hymenoptera: Symphyta: Pamphiliidae, Siricidae, Cephidae) from the Okanagan Highlands, western North America // Can. Entomol. 2016. V. 148. P. 209–228.
- Benson R.B.* Studies in Siricidae, especially of Europe and Southern Asia (Hymenoptera, Symphyta) // Bull. Entomol. Res. 1943. V. 34. P. 27–51.
- Brues C.T.* A species of Urocerus from Baltic Amber // Psyche. 1926. V. 33. P. 168–169.
- Cockerell T.D.A.* Fossil arthropods in the British Museum // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920. V. 5. P. 273–279.
- Cockerell T.D.A.* Some British fossil insects // Can. Entomol. 1921. V. 53. P. 22–23.
- Engel M.S., Grimaldi D., Krishna K.* Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance // Amer. Mus. Novit. 2009. № 3650. P. 1–27.
- Frahm P.* Die Laubmoosflora des Baltischen und Bitterfelder Bernsteins // Mitt. Geol.-Paläontol. Staatsinst. 1999. Bd 83. S. 219–238.
- Fukuda H., Hiji N.* Reproductive strategy of a woodwasp with no fungal symbionts, Xeris spectrum (Hymenoptera: Siricidae) // Oecologia. 1997. V. 112. P. 551–556.
- Gauld H., Mound L.A.* Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups // Syst. Entomol. 1982. V. 7. P. 73–86.
- Goulet H., Boudreault C., Schiff N.M.* Revision of the World species of Xeris Costa (Hymenoptera: Siricidae) // Can. J. Arthropod Identification. 2015. № 28. P. 1–101.
- Goulet H., Huber J.T.* Hymenoptera of the World: an Identification Guide to Families. V. 4. Ottawa: Agriculture Canada, Res. branch, 1993. 668 p.
- Heraty J., Ronquist F., Carpenter J.M. et al.* Evolution of the hymenopteran megaradiation // Mol. Phylog. Evol. 2011. V. 60. P. 73–88.
- Kirejtshuk A.G.* On the similarities between the Nitidulid faunas from Baltic amber and the Himalayas and mountains of South China (Coleoptera, Nitidulidae) // 2nd Intern. Symp. on Biodiversität und Naturschutztagung im Himalaya: Abstracts. Erfurt, 2005.
- Klopfstein S., Vilhelmsen L., Heraty J.M. et al.* The Hymenopteran tree of life: Evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data // PLOS. 2013. V. 8. e69344.
- Königsmann E.* Das phylogenetische system der Hymenoptera. Teil 2 “Symphyta” // Dtsch. Entomol. Z. 1977. H. 24. P. 1–40.
- Krishna K., Grimaldi D., Krishna V. et al.* Treatise on the Isoptera of the world. 2. Basal families // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 2013. V. 377. P. 252–258.
- Krogmann L., Nel A.* On the edge of parasitoidism, a new Lower Cretaceous woodwasp forming the putative sister group of Xiphydriidae+ Euhymenoptera // Syst. Entomol. 2012. V. 37. P. 215–222.
- Lutz H.* Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozänen Ölschiefer der “Grube Messel” bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen) // Senckenb. lethaea. 1986. V. 67. S. 177–218.
- Lutz H.* Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. V. 124. S. 1–165.
- Malm T., Nyman T.* Phylogeny of the symphytan grade of Hymenoptera, new pieces into the old jigsaw(fly) puzzle // Cladistics. 2015. V. 31. P. 1–17.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P. et al.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Rajchel J., Uchman A.* Insect borings in Oligocene wood, Kliwa sandstones, Outer Carpathians, Poland // Ann. Soc. Geol. Pol. 1998. V. 68. P. 219–224.
- Rasnitsyn A.P.* An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida) // Oriental Insects. 1988. V. 22. P. 115–145.
- Rasnitsyn A.P.* Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 242–254.
- Ronquist F., Klopfstein S., Vilhelmsen L. et al.* A total evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera // Syst. Biol. 2012. V. 61. P. 973–999.
- Saini M.S., Singh D.* A new genus and a new species of Siricinae (Insecta, Hymenoptera, Siricidae) from India with a revised key to its world genera // Zool. Scripta. 1987. V. 16. № 2. P. 177–180.
- Schiff N.M., Goulet H., Smith D.R. et al.* Siricidae (Hymenoptera: Symphyta: Siricoidea) of the Western Hemisphere // Can. J. Arthropod Identification. 2012. V. 21. 305 p.
- Schulmeister S.* Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering characters // Biol. J. Linn. Soc. 2003. V. 79. P. 209–243.
- Sharkey M.J., Carpenter J.M., Vilhelmsen L. et al.* Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera // Cladistics. 2012. V. 28. P. 80–112.
- Smith D.R.* A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: introduction,

Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphodidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae // Syst. Entomol. 1988. V. 13. P. 205–261.

Spradbery J.P. A comparative study of the phytotoxic effects of siricid woodwasps on conifers // Ann. Appl. Biol. 1973. V. 75. № 3. P. 309–320.

Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. World Catalog of Symphyta (Hymenoptera) // Zootaxa. 2010. V. 2580. 1064 p.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Han G. et al. A new genus and species of basal horntail (Hymenoptera, Siricidae) from the Lower Cretaceous of China // Cret. Res. 2018. V. 91. P. 195–201.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Shih Ch. et al. New fossils from China elucidating the phylogeny of Praesiricidae (Insecta: Hymenoptera) // Syst. Entomol. 2016. V. 41. P. 41–55.

Wang M., Rasnitsyn A.P., Zhang H. et al. Revising the systematic position of the extinct family Daohugoidae (basal Hymenoptera) // J. Syst. Palaeontol. 2019. V. 17. № 14. P. 1245–1255.

Wedmann S. First records of fossil tremecine hymenopterans // Palaeontology. 1998. V. 41. P. 929–938.

Wedmann S., Pouillon J.-M., Nel A. New Palaeogene horn-tail wasps (Hymenoptera, Siricidae) and a discussion of their fossil record // Zootaxa. 2014. V. 3869. № 1. P. 33–43.

New Data on Family Siricidae (Hymenoptera, Symphyta) in Baltic Amber

A. R. Manukyan, A. V. Smirnova

The species *Xeris dobnikensis* Manukyan sp.n. (Hymenoptera, Siricidae) has been described from Eocene Baltic Amber. Previously, the family Siricidae was known from this place only by one species *Eoxeris klebsi* (Brues, 1926). *Xeris* sp. is described based on an insufficiently preserved specimen from Baltic amber as well. Faunistic connections between the communities of Eocene Baltic amber and modern Himalayan biota have been revealed. The paleontological history of the family Siricidae have been overviewed.

Keywords: Hymenoptera, Siricidae, Baltic amber, Eocene, horntails, new species, *Xeris*, Himalaya