Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова
Зоологический институт Российской академии наук
Палеонтологический институт Российской академии наук
Русское энтомологическое общество

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫМ НАСЕКОМЫМ

Сборник научных работ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2007

Исследования по перепончатокрылым насекомым. Сборник научных работ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 263 с.

Представляемый сборник научных работ содержит статьи участников Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, прошедшего 26–29 сентября 2006 г. в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова и подготовленного совместно с Зоологическим институтом РАН, Палеонтологическим институтом РАН и Русским энтомологическим обществом. Тематика статей достаточно разнообразна, однако все они посвящены изучению представителей перепончатокрылых (Hymenoptera) — одного из наиболее крупных и таксономически сложных отрядов насекомых, имеющих важнейшее значение для нормального функционирования биоценозов.
Составители сборника надеются, что статьи, содержащиеся в нем, будут интересны не только для специалистов-энтомологов, но и для преподавателей и студентов биологических специальностей вузов.

Ответственные редакторы: д.б.н., проф. А.П. Расницын, д.б.н. В.Е. Гохман.

Публикация сборника поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 06-04-58086.

ISBN 978-5-87317-395-2

Rasnitsyn A.P., Gokhman V.E. (eds.). **Studies on hymenopterous insects.** Collection of scientific papers. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2007. 263 p.

This collection of scientific works contains papers written by the participants of the Symposium of CIS Countries on Hymenopterous Insects which took place on 26–29 September 2006 in M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia. This Symposium was organized together with the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg), Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences (Moscow) and the Russian Entomological Society. Problems studied in the papers are fairly diverse, although they all deal with Hymenoptera, one of the largest and most taxonomically complicated insect orders which is of great importance for normal functioning of ecosystems.
The editors believe that the papers of this volume will be of interest not only for professional entomologists, but also for college lecturers and students specializing in biology.

2. ФАУНИСТИКА И ЗООГЕОГРАФИЯ

УДК 595.794.21

Географическое распространение ос семейства Mutillidae (Hymenoptera)

Biogeography of mutillid wasps (Hymenoptera, Mutillidae)

А.С. Лелей
A.S. Lelej

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия;
lelej@ibss.dvo.ru
Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok, Russia;
lelej@ibss.dvo.ru

Фауны мутиллид Палеарктики, Ориентальной и Афротропической областей имеют наибольшее сходство между собой на уровне триб и родов и составляют ядро мировой фауны. Современное распространение четырех подсемейств низших мутиллид (Myrmosinae, Kudakrumiinae, Pseudophotopsidinae и Ticoplinae) и подсемейства Myrmillinae позволяют выдвинуть гипотезу о начальной дифференциации мутиллид на континентах Лавразии. Пять подсемейств высших мутиллид (Rhopalomutillinae, Mutillinae, Dasylabrinae, Ephutinae и Sphaeropthalminae) имеют афротропическое происхождение. Эволюция мутиллид в палеогене-неогене связана с формированием гемиксерофитной (тропической, субтропической), а позднее и гиперксерофитной (пустынной) биоты.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: перепончатокрылые, осы-немки, Hymenoptera, Mutillidae, биогеография, эволюция, зоогеографические области.

The mutillid faunas of the Palaearctic, Oriental and Afrotropical regions are the most similar on the tribal and generic levels and represent the nucleus of the world fauna. The current distribution of four lower mutillid subfamilies (Myrmosinae, Kudakrumiinae, Pseudophotopsidinae and Ticoplinae) and the subfamily Myrmillinae allows proposing the hypothesis that the primary differentiation of the family took place on the Laurasian continents. Five subfamilies of higher mutillids (Rhopalomutillinae, Mutillinae, Dasylabrinae, Ephutinae and Sphaeropthalminae) have the

Afrotropical origin. The evolution of Mutillidae in Palaeogene-Neogene was related to the formation of hemixerophytic (tropical, subtropical) and later hyperxerophytic (desert) biota.

KEYWORDS: Hymenoptera, Mutillidae, velvet ants, biogeography, evolution, zoogeographic regions.

Mutillidae — большое семейство жалоносных перепончатокрылых, которое насчитывает 212 родов и около 4200 описанных видов (Lelej, 2005). Оцениваемое число видов в семействе значительно больше — около 6000. Осы-немки распространены всесветно. Мутиллиды являются эктопаразитами куколок и предкуколок преимущественно пчел, сфекоидных и других ос, реже они развиваются на мухах и жуках.

Современное географическое распространение мутиллид связано не только с историческим развитием семейства, но и с такими важными особенностями образа жизни этих ос, как термофильность. Следствием этого является их приуроченность к аридным и семиаридным частям суши, а также паразитирование на пчелах и сфекоидных осах — обитателях преимущественно открытых пространств.

Материал и методы

Работа подготовлена на основе коллекции мутиллид Зоологического института РАН, Санкт-Петербург; Зоологического музея Московского государственного университета; Биолого-почвенного института ДВО РАН, Владивосток; Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев; материалов Советско-китайской экспедиции (1955–1957 гг.); экспедиции Национального музея естественной истории (1976–1981 гг.) (Вашингтон, США) на Шри Ланку; собранных в 1992–2003 гг. в Йемене (Зоологический музей Амстердама и Национальный музей естественной истории, Лейден, Нидерланды), а также материалов, любезно переданных многими энтомологами, которым я искренне благодарен. Ценный сравнительный материал из Палеарктики и других зоогеографических областей любезно прислали коллеги: д-р Ф. Суарес (F.J. Suárez, Испания), проф. Г. Нонвейлер (G. Nonveiller, Югославия), д-р Б. Петерсен (B. Petersen, Дания), М. Дылевска (M. Dylewska, Польша,), д-р Г. Пальяно (G. Pagliano, Италия), П. Ло Кашио (P. Lo Cascio, Италия), д-р Т. Остен (T. Osten, Германия), Х. Шмид-Еггер (Ch. Schmid-Egger, Германия), д-р С. Ямане (Sk. Yamane, Япония), Й. Ханеда (Y. Haneda, Япония), д-р А. Синохара (A. Shinohara, Япония), д-р Д. Бразерс (D. Brothers, Южная Африка), д-р К. Кромбайн (K.V. Krombein, США), д-р В. Пулавский (W. Pulawski, США), проф. Р. Бохарт (R.M. Bohart, США), д-р М. Фритц (M. Fritz, Аргентина).

Анализ сходства фаун проведен с использованием программы NTSYS, версия 1.40 (Rholf, 1988) (на основе индекса общности Чекановского-Съеренсена). Получены вторичные матрицы сходства, на основании которых построены плеяды Терентьева, отражающие связи между фаунами мутиллид на уровне родов и надродовых таксонов. Классификация семейства дана по Лелею и Немкову (Lelej, Nemkov, 1997) с дополнениями.

Особенности географического распространения родов и надродовых таксонов мировой фауны

Распространение 212 родов и 4168 видов мировой фауны мутиллид по зоогеографическим областям отражено в таблице 1. Она составлена на основании последних данных: по Палеарктике — Lelej, 2002; Афротропической области — Bischoff, 1920–1921; Suárez, 1984; Krombein, 1972; Mitchel, Brothers, 1998, 2002; Nonveiller, 1980, 1995, 1996, 1997; Lelej, van Harten, 2006; Ориентальной области — Lelej, 2005; Неарктике — Krombein, 1979; Pitts, McHugh, 2000; Неотропике — Nonveiller, 1990; Cambra, Quintero, 1992; Quintero, Cambra, 2001; Pitts et al., 2004; Австралийской области — André, 1898, 1901; Zavattari, 1913; Krombein, 1971; Brothers, 1971, 1994; Лелей, 1983. Обобщенные данные по распространению родов по зоогеографическим областям даны в таблице 2, а по видам — в таблице 3.

Для выявления сходства фауны мутиллид различных зоогеографических областей было проанализировано отдельно распространение родов (табл. 1) и надродовых таксонов (табл. 2). На родовом уровне выделяются связи между Палеарктикой, Афротропической и Ориентальной областями, с одной стороны, и Неарктикой и Неотропикой — с другой (рис. 1). Более глубокие связи между фаунами на уровне родов не просматриваются или слабо заметны. Этим целям лучше отвечает анализ распространения триб (подсемейств) (рис. 2), при котором, на наш взгляд, степень сходства фаун мутиллид различных

Таблица 1. Распространение видов семейства Mutillidae по зоогеографическим областям

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
Подсем. Myrmosinae							
1. *Carinomyrmosa* Lelej, 1981	1	1	0	0	0	0	0
2. *Erimyrmosa* Lelej, 1984	2	1	0	1	0	0	0
3. *Krombeinella* Pate, 1947	16	16	0	0	0	0	0
4. *Myrmosa* Latreille, 1796	6	2	0	0	4	0	0
5. *Myrmosina* Krombein, 1940	2	0	0	0	2	0	0
6. *Paramyrmosa* Saussure, 1880	8	8	0	0	0	0	0
7. *Taimyrmosa* Lelej, 2005	4	3	0	1	0	0	0
Подсем. Kudakrumiinae							
8. *Kudakrumia* Krombein, 1979	1	0	0	1	0	0	0
9. *Leiomyrmosa* Wasbauer, 1963	1	0	0	0	1	0	0
10. *Myrmosula* Bradley, 1917	9	0	0	0	9	0	0
11. *Nothomyrmosa* Krombein, 1979	1	0	0	1	0	0	0
12. *Pseudomyrmosa* Suárez, 1980	4	4	0	0	0	0	0
Подсем. Pseudophotopsidinae							
13. *Pseudophotopsis* André, 1896	34	24	10	3	0	0	0
Подсем. Ticoplinae							
Триба Ticoplini							
14. *Areotilla* Bischoff, 1920	10	0	10	0	0	0	0
15. *Nanomutilla* André, 1900	4	4	0	0	0	0	0
Триба Smicromyrmillini							
16. *Cameronilla* Lelej, 2001	1	0	0	1	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
17. *Eosmicromyrmilla* Lelej et Krombein, 2001	3	0	0	3	0	0	0
18. *Hindustanilla* Lelej, 2001	2	0	0	2	0	0	0
19. *Smicromyrmilla* Suárez, 1965	18	2	16	0	0	0	0
Подсем. Myrmillinae							
20. *Arnoldtilla* Nonveiller, 1996	3	0	3	0	0	0	0
21. *Bethsmyrmilla* Krombein et Lelej, 1999	1	0	0	1	0	0	0
22. *Bischoffitilla* Lelej, 2002	78	7	0	71	0	0	0
23. *Blakeius* Ashmead, 1903	5	5	0	0	0	0	0
24. *Brahmatilla* Lelej, 2005	1	0	0	1	0	0	0
25. *Ceratotilla* Bischoff, 1920	9	0	9	0	0	0	0
26. *Clinotilla* Arnold, 1956	7	0	7	0	0	0	0
27. *Labidomilla* André, 1903	23	0	23	0	0	0	0
28. *Liomutilla* André, 1907	1	1	0	0	0	0	0
29. *Liotilla* Bischoff, 1920	1	0	1	0	0	0	0
30. *Myrmilla* Wesmael, 1851	53	46	5	2	0	0	0
31. *Myrmotilla* Bischoff, 1920	1	1	0	0	0	0	0
32. *Odontotilla* Bischoff, 1920	19	0	19	0	0	0	0
33. *Omotilla* Invrea, 1943	4	1	4	0	0	0	0
34. *Platymyrmilla* André, 1900	1	1	0	0	0	0	0
35. *Pristomutilla* Ashmead, 1903	65	0	60	5	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
36. *Pygomilla* Hammer, 1955	3	0	3	0	0	0	0
37. *Sigilla* Skorikov, 1927	2	2	0	0	0	0	0
38. *Somaliatilla* Nonveiller, 1995	1	0	1	0	0	0	0
39. *Spilomutilla* Ashmead, 1903	8	1	0	7	0	0	0
40. *Squamulotilla* Bischoff, 1920	5	0	5	0	0	0	0
Подсем. Mutillinae							
Триба Mutillini							
41. *Barymutilla* André, 1901	11	0	11	0	0	0	0
42. *Cephalotilla* Bischoff, 1920	54	0	54	0	0	0	0
43. *Chaetomutilla* Nonveiller, 1978	3	0	3	0	0	0	0
44. *Ctenotilla* Bischoff, 1920	3	1	0	2	0	0	0
45. *Hadrotilla* Bischoff, 1920	1	0	1	0	0	0	0
46. *Kurzenkotilla* Lelej, 2005	3	1	0	2	0	0	0
47. *Lehritilla* Lelej, 2005	1	0	0	1	0	0	0
48. *Macromyrme* Lelej, 1984	12	2	10	0	0	0	0
49. *Mimecomutilla* Ashmead, 1903	22	0	22	0	0	0	0
50. *Montanomutilla* Nonveiller, 1978	6	0	6	0	0	0	0
51. *Mutilla* Linnaeus, 1758	157	10	142	5	0	0	0
52. *Nanomyrme* Lelej, 1977	2	2	0	0	0	0	0
53. *Pseudocephalotilla* Bischoff, 1920	2	0	2	0	0	0	0
54. *Ronisia* Costa, 1858	29	8	21	0	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
55. *Spinulotilla* Bischoff, 1920	14	0	14	0	0	0	0
56. *Storozhenkotilla* Lelej, 2005	3	0	0	3	0	0	0
57. *Strangulotilla* Nonveiller, 1978	18	0	17	1	0	0	0
58. *Tropidotilla* Bischoff, 1920	13	7	6	0	0	0	0
59. *Zeugomutilla* Chen, 1957	5	0	0	5	0	0	0
Триба Smicromyrmini							
60. *Andreimyrme* Lelej, 1995	9	2	0	9	0	0	0
61. *Antennotilla* Bischoff, 1920	4	0	4	0	0	0	0
62. *Bisulcotilla* Bischoff, 1920	1	0	1	0	0	0	0
63. *Corytilla* Arnold, 1956	3	0	3	0	0	0	0
64. *Ctenoceraea* Nonveiller, 1993	1	0	1	0	0	0	0
65. *Dentilla* Lelej, 1980	17	15	0	2	0	0	0
66. *Ephucilla* Lelej, 1995	14	1	+	13	0	0	0
67. *Ephutomma* Ashmead, 1899	16	15	0	1	0	0	0
68. *Guineomutilla* Suárez, 1977	4	0	4	0	0	0	0
69. *Gynandrotilla* Arnold, 1946	1	0	1	0	0	0	0
70. *Hildbrandetia* Ozdikmen, 2005	1	0	1	0	0	0	0
71. *Indratilla* Lelej	1	0	0	1	0	0	0
72. *Karunaratnea* Lelej, 2005	4	0	0	4	0	0	0
73. *Mickelomyrme* Lelej, 1995	20	2	0	20	0	0	0
74. *Nemka* Lelej, 1985	22	7	0	16	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
75. *Nordeniella* Lelej, 2005	5	0	0	5	0	0	0
76. *Nuristanilla* Lelej, 1980	1	1	0	0	0	0	0
77. *Paglianotilla* Lelej, 2006	1	0	1	0	0	0	0
78. *Physetopoda* Schuster, 1949	34	29	+	6	0	0	0
79. *Promecilla* André, 1903	27	2	6	19	0	0	0
80. *Psammotherma* Latreille, 1802	3	0	3	0	0	0	0
81. *Rasnitsynitilla* Lelej, 2006	3	+	3	0	0	0	0
82. *Sinotilla* Lelej, 1995	17	2	0	17	0	0	0
83. *Skorikovia* Ovchinnikov, 2002	4	4	0	0	0	0	0
84. *Smicromyrme* Thomson, 1870	232	110	90	68	0	0	0
85. *Sulcotilla* Bischoff, 1920	3	0	3	0	0	0	0
86. *Tsunekimyrme* Lelej, 1995	1	0	0	1	0	0	0
Триба Petersenidiini							
87. *Artiotilla* Invrea, 1950	3	3	0	0	0	0	0
88. *Glossotilla* Bischoff, 1920	64	0	64	0	0	0	0
89. *Krombeinidia* Lelej, 1996	23	0	0	23	0	0	0
90. *Orientidia* Lelej, 1996	7	1	0	7	0	0	0
91. *Pagdenidia* Lelej, 1996	7	0	0	7	0	0	0
92. *Petersenidia* Lelej, 1992	45	0	0	45	0	0	0
93. *Radoszkowskitilla* Lelej, 2005	4	0	0	4	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
94. *Taiwanomyrme* Tsuneki, 1993	4	1	0	4	0	0	0
95. *Zavatilla* Tsuneki, 1993	3	0	0	3	0	0	0
Триба Trogaspidiini							
96. *Allotropidia* Nonveiller, 1996	1	0	1	0	0	0	0
97. *Amblotropidia* Nonveiller, 1995	22	1	21	0	0	0	0
98. *Arcuatotilla* Nonveiller, 1998	1	0	1	0	0	0	0
99. *Aureotilla* Bischoff, 1920	2	0	2	0	0	0	0
100. *Carinotilla* Nonveiller, 1973	17	0	17	0	0	0	0
101. *Chrysotilla* Bischoff, 1920	2	0	2	0	0	0	0
102. *Curvitropidia* Nonveiller, 1995	2	0	2	0	0	0	0
103. *Dentotilla* Nonveiller, 1977	13	0	13	0	0	0	0
104. *Dolichomutilla* Ashmead, 1899	14	0	14	0	0	0	0
105. *Eotrogaspidia* Lelej, 1996	3	1	0	3	0	0	0
106. *Karlissaidia* Lelej, 2005	3	0	0	3	0	0	0
107. *Lobotilla* Bischoff, 1920	7	1	7	0	0	0	0
108. *Lophotilla* Bischoff, 1920	9	0	9	0	0	0	0
109. *Neotrogaspidia* Lelej, 1996	4	2	0	3	0	0	0
110. *Nonveilleridia* Lelej, 1996	1	0	0	1	0	0	0
111. *Paralletilla* Pagliano, 2004	1	0	0	0	0	0	1

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
112. *Peringeyotilla* Nonveiller et Cetkovic, 1996	2	0	2	0	0	0	0
113. *Promecidia* Lelej, 1996	7	0	0	7	0	0	0
114. *Protrogaspidia* Lelej, 1996	2	0	0	2	0	0	0
115. *Pseudolophotilla* Nonveiller et Cetkovic, 1995	3	0	3	0	0	0	0
116. *Radoszkowskius* Ashmead, 1903	23	2	0	23	0	0	0
117. *Serendibiella* Lelej, 2005	1	0	0	1	0	0	0
118. *Seriatospidia* Nonveiller et Cetkovic, 1996	5	0	5	0	0	0	0
119. *Spinulomutilla* Nonveiller, 1994	24	1	23	0	0	0	0
120. *Sylvotilla* Viette, 1977	4	0	4	0	0	0	0
121. *Timulla* Ashmead, 1899	198	0	0	0	30	173	0
122. *Trispilotilla* Bischoff, 1920	22	0	21	1	0	0	0
123. *Trogaspidia* Ashmead, 1899	262	19	104	133	0	0	6
124. *Tuberocoxotilla* Nonveiller, 1980	2	0	2	0	0	0	0
125. *Vanhartenidia* Lelej, 2006	8	1	7	1	0	0	0
126. *Viereckia* Ashmead, 1903	9	0	9	0	0	0	0
Подсем. Rhopalomutillinae							
127. *Rhopalomutilla* André, 1901	15	0	12	3	0	0	0
Подсем. Sphaeropthalminae							
Триба Pseudomethocini							
128. *Allotilla* Schuster, 1949	1	0	0	0	0	1	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
129. *Anomophotopsis* Schuster, 1949	1	0	0	0	0	1	0
130. *Atillum* André, 1903	51	0	0	0	0	51	0
131. *Calomutilla* Mickel, 1952	5	0	0	0	0	5	0
132. *Chaetotilla* Schuster, 1949	1	0	0	0	0	1	0
133. *Cockerellidia* Lelej et Krombein, 1999	1	0	0	1	0	0	0
134. *Darditilla* Casal, 1965	38	0	0	0	0	38	0
135. *Dimorphomutilla* Ashmead, 1903	12	0	0	0	0	12	0
136. *Euspinolia* Ashmead, 1903	14	0	0	0	0	14	0
137. *Gurisita* Casal, 1970	1	0	0	0	0	1	0
138. *Hoplocrates* Mickel, 1937	39	0	0	0	0	39	0
139. *Hoplognathoca* Suárez, 1962	5	0	0	0	0	5	0
140. *Hoplomutilla* Ashmead, 1899	94	0	0	0	0	94	0
141. *Horcomutilla* Casal, 1962	11	0	0	0	0	11	0
142. *Invreiella* Suárez, 1966	2	0	0	0	0	2	0
143. *Karlidia* Lelej, 1999	1	0	0	1	0	0	0
144. *Lynchiatilla* Casal, 1963	9	0	0	0	0	9	0
145. *Mickelia* Suárez, 1966	2	0	0	0	0	2	0
146. *Myrmilloides* André, 1903	1	0	0	0	1	0	0
147. *Pappognatha* Mickel, 1939	13	0	0	0	0	13	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
148. *Patquiatilla* Casal, 1962	2	0	0	0	0	2	0
149. *Pertyella* Mickel, 1952	14	0	0	0	0	14	0
150. *Pseudomethoca* Ashmead, 1896	90	0	0	0	43	50	0
151. *Seabratilla* Casal, 1963	1	0	0	0	0	1	0
152. *Sphinctopsis* Mickel, 1928	21	0	0	0	0	21	0
153. *Standfussidia* Lelej, 2005	1	0	0	1	0	0	0
154. *Tallium* André, 1903	34	0	0	0	0	34	0
155. *Vianatilla* Casal, 1962	3	0	0	0	0	3	0
Триба Sphaeropthalmini							
156. *Acanthophotopsis* Schuster, 1958	5	0	0	0	5	2	0
157. *Acrophotopsis* Schuster, 1958	3	0	0	0	2	2	0
158. *Ascetotilla* Brothers, 1971	8	0	0	0	0	0	8
159. *Australotilla* Lelej, 1983	5	0	0	0	0	0	5
160. *Bothriomutilla* Ashmead, 1899	1	0	0	0	0	0	1
161. *Caenotilla* Pitts et Manley, 2002	1	0	0	0	1	0	0
162. *Cephalomutilla* André, 1908	11	0	0	0	0	11	0
163. *Ceratophotopsis* Schuster, 1949	2	0	0	0	0	2	0
164. *Cystomutilla* André, 1896	4	2	0	2	0	0	0
165. *Dasymutilla* Ashmead, 1899	158	0	0	0	126	54	0
166. *Dilophotopsis* Schuster, 1958	2	0	0	0	2	1	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
167. *Ephutomorpha* André, 1903	270	0	0	3	0	0	267
168. *Eurymutilla* Ashmead, 1899	11	0	0	3	0	0	8
169. *Leucospilomutilla* Ashmead, 1903	3	0	0	0	0	3	0
170. *Limaytilla* Casal, 1964	3	0	0	0	0	3	0
171. *Lomachaeta* Mickel, 1936	8	0	0	0	6	4	0
172. *Lophomutilla* Mickel, 1952	20	0	0	0	0	20	0
173. *Lophostigma* Mickel, 1952	10	0	0	0	0	10	0
174. *Morsyma* Fox, 1899	1	0	0	0	1	0	0
175. *Nanotopsis* Schuster, 1949	2	0	0	0	0	2	0
176. *Neomutilla* Reed, 1898	2	0	0	0	0	2	0
177. *Odontophotopsis* Viereck, 1903	54	0	0	0	44	19	0
178. *Periphotopsis* Schuster, 1958	1	0	0	0	1	0	0
179. *Photomorphus* Viereck, 1903	39	0	0	0	34	11	0
180. *Photopsis* Blake, 1886	76	0	0	0	64	27	0
181. *Physetapsis* Schuster, 1958	4	0	0	0	4	0	0
182. *Protophotopsis* Schuster, 1946	5	0	0	0	2	3	0
183. *Ptilomutilla* André, 1905	3	0	0	0	0	3	0
184. *Reedomutilla* Mickel, 1964	5	0	0	0	0	5	0
185. *Scaptodactyla* Burmeister, 1875	6	0	0	0	0	6	0
186. *Scaptopoda* Lynch-Arribalzaga, 1878	1	0	0	0	0	1	0

Таблица 1 (продолжение)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
187. *Smicromutilla* Mickel, 1964	1	0	0	0	1	0	0
188. *Sphaeropthalma* Blake, 1871	25	0	0	0	24	6	0
189. *Stethophotopsis* Pitts, 2000	1	0	0	0	1	0	0
190. *Suareztilla* Casal, 1968	9	0	0	0	0	9	0
191. *Tobantilla* Casal, 1964	2	0	0	0	0	2	0
192. *Traumatomutilla* André, 1901	175	0	0	0	0	175	0
193. *Xystromutilla* André, 1905	8	0	0	0	0	8	0
Подсем. Dasylabrinae							
194. *Apteromutilla* Ashmead, 1903	2	0	2	0	0	0	0
195. *Brachymutilla* André, 1901	9	0	9	0	0	0	0
196. *Chrestomutilla* Brothers, 1971	3	0	3	0	0	0	0
197. *Dasylabris* Radoszkowski, 1885	151	63	82	6	0	0	0
198. *Dasylabroides* André, 1901	34	0	34	0	0	0	0
199. *Jaxartilla* Lelej, 1984	1	1	0	0	0	0	0
200. *Orientilla* Lelej, 1979	12	2	0	11	0	0	1
201. *Stenomutilla* André, 1896	77	26	51	0	0	0	0
202. *Tricholabiodes* Radoszkowski, 1885	46	18	25	3	0	0	0
203. *Xenomutilla* Ashmead, 1903	1	0	1	0	0	0	0
Подсем. Ephutinae							
Триба Ephutini							
204. *Ephuamelia* Casal, 1968	2	0	0	0	0	2	0
205. *Ephuchaya* Casal, 1968	1	0	0	0	0	1	0

Таблица 1 (окончание)

Название рода	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
206. *Ephusuarezia* Casal, 1968	6	0	0	00		6	0
207. *Ephuta* Say, 1836	239	0	0	0	28	212	0
208. *Xenochile* Schuster, 1957	1	0	0	01		0	0
Триба Odontomutillini							
209. *Odontomutilla* Ashmead, 1899	77	2	42	30	0	0	3
210. *Odontomyrme* Lelej, 1983	6	0	0	00		0	6
211. *Ponerotilla* Brothers, 1994	4	0	0	00		0	4
212. *Yamanetilla* Lelej, 1996	7	2	0	60		0	0
Всего родов	212	58	75	65	25	55	10
в т.ч. эндемичных		15	49	27	11	40	5
Всего видов	4168	524	1200	642	437	1212	310

Условные обозначения: + — присутствует (без точного числа видов). Сокращенные обозначения областей: Пал — Палеарктика, А-Т — Афротропическая, Ори — Ориентальная, Неар — Неарктика, Неотр — Неотропика, Авс — Австралийская.

зоогеографических областей дифференцирована лучше. Заслуживает внимания доля таксонов, приходящихся на четыре наиболее генерализованных подсемейства: Myrmosinae, Kudakrumiinae, Pseudophotopsidinae, Ticoplinae (на рис. 1, 2 — заштрихованные сектора). Их удельный вес падает в ряду: Палеарктика – Ориентальная – Неарктическая – Афротропическая области. Генерализованные подсемейства отсутствуют в Неотропической и Австралийской областях. Если принять во внимание, что современное распространение генерализованных таксонов может указывать на место начальной дифференциации семейства, то это позволяет выдвинуть гипотезу, что для мутиллид таким местом могли быть континенты Лавразии.

Палеарктическая область. Фауна мутиллид Палеарктики насчитывает 524 описанных вида, относящихся к 58 родам, из кото-

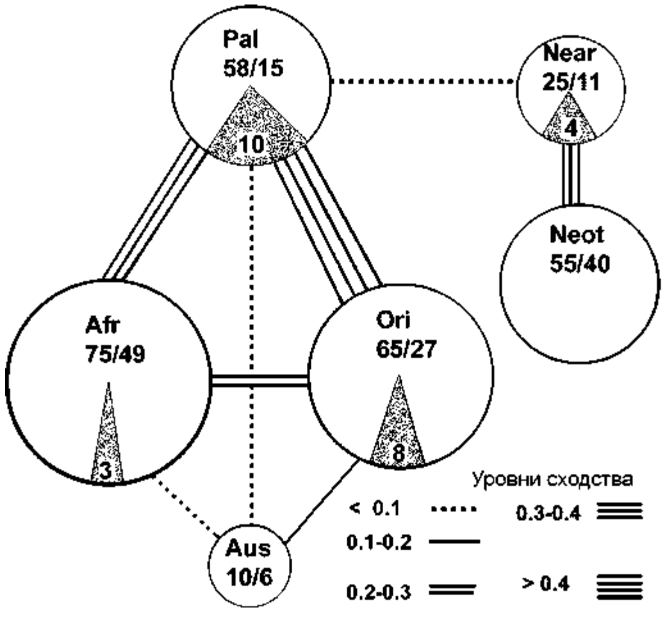

Рис. 1. Связи между фаунами мутиллид шести зоогеографических областей (на уровне родов), выраженные с помощью плеяд Терентьева на основе меры сходства Чекановского-Съеренсена. Площадь кружков пропорциональна числу родов, заштрихована доля родов, приходящаяся на четыре подсемейства низших мутиллид. Цифры в кружках означают число зарегистрированных родов (в числителе), в т.ч. эндемичных (в знаменателе). Обозначения областей: Pal — Палеарктика, Afr — Афротропическая, Ori — Ориентальная, Near — Неарктическая, Neot — Неотропическая, Aus — Австралийская области.

которых 15 — эндемичные. Она считается наиболее изученной. Здесь представлены все надродовые таксоны, кроме подсемейства Rhopalomutillinae, трибы Ephutini из подсемейства Ephutinae и трибы Pseudomethocini из подсемейства Sphaeropthalminae. Фауна мутиллид Палеарктики, наряду с Ориентальной областью, наиболее разнообразна. Наиболее многочисленны здесь подсемейства Mutillinae — 254 вида (почти половина всей фауны), а также Dasylabrinae — 110 видов и Myrmillinae — 65 видов. На родовом уровне (таблица 4) Палеарктика имеет наибольшее сходство с Ориентальной (0.52) и Афротропической (0.33) областями (рис. 1). С остальными областями сходство минимальное: один общий род с Неарктикой (*Myrmosa*), три общих рода с Австралийской областью (*Odontomutilla*,

Таблица 2. Распространение родов семейства Mutillidae по зоогеографическим областям

Подсемейства (трибы)	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
1. Myrmosinae	7	6	0	2	2	0	0
2. Kudakrumiinae	5	1	0	2	2	0	0
3. Pseudophotopsidinae	1	1	1	1	0	0	0
4. Ticoplinae							
Ticoplini	2	1	1	0	0	0	0
Smicromyrmillini	4	1	1	3	0	0	0
5. Myrmillinae	21	9	12	6	0	0	0
6. Mutillinae							
Mutillini	19	7	13	7	0	0	0
Smicromyrmini	27	13	15	14	0	0	0
Petersenidiini	9	3	1	7	0	0	0
Trogaspidiini	31	8	21	11	1	1	1
7. Rhopalomutillinae	1	0	1	1	0	0	0
8. Sphaeropthalminae							
Pseudomethocini	28	0	0	3	2	24	0
Sphaeropthalmini	38	1	0	3	16	26	5
9. Dasylabrinae	10	5	8	3	0	0	1
10. Ephutinae							
Ephutini	5	0	0	0	2	4	0
Odontomutillini	4	2	1	2	0	0	3
Всего родов	212	58	75	65	25	55	10
в т.ч. эндемичных		15	49	27	11	40	5

Сокращенные обозначения областей как в таблице 1.

Orientilla, *Trogaspidia*), с Неотропикой общих родов нет (рис. 1). На уровне триб (подсемейств) (таблица 5) картина иная (рис. 2). Сходство с Ориентальной и Афротропической областями очень большое (соответственно 0.88 и 0.83), с другими областями сходство убывает в ряду: Австралийская область (0.47) — Неарктика (0.42) — Неотропика (0.23).

Ориентальная область. Фауна мутиллид Ориентальной области насчитывает 642 вида, относящихся к 65 родам, из которых 27 – эндемичные. В последние годы отсюда описано 35 новых родов, и теперь по числу родов фауна Ориентальной области не уступает хорошо исследованным фаунам других областей. На ви-

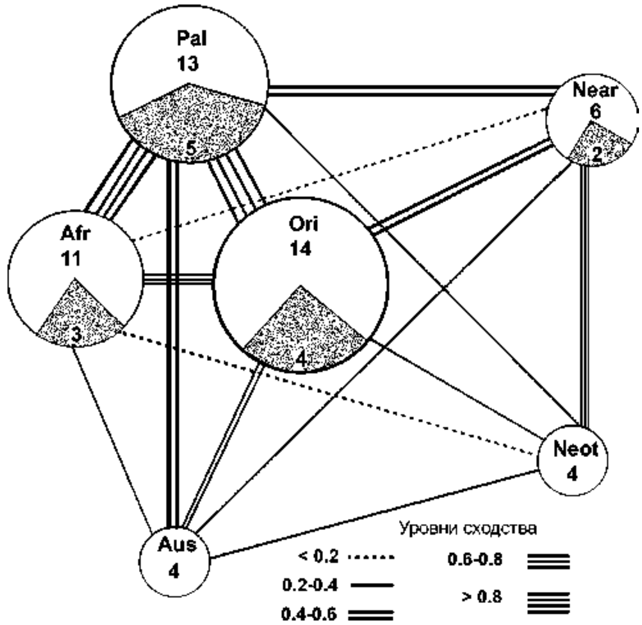

Рис. 2. Связи между фаунами мутиллид шести зоогеографических областей (на уровне триб), выраженные с помощью плеяд Терентьева на основе меры сходства Чекановского-Сьеренсена. Площадь кружков пропорциональна числу триб, заштрихована доля таксонов, приходящаяся на четыре подсемейства низших мутиллид. Цифры в кружках означают число зарегистрированных триб (подсемейств). Обозначения областей как на рис. 1.

довом уровне фауна мутиллид Ориентальной области изучена еще недостаточно. В Ориентальной фауне доминирует подсемейство Mutillinae — 472 вида (более 70% от всей фауны). Как и в фауне Палеарктики, здесь очень высокое (14 из 16) разнообразие мутиллид на уровне триб (подсемейств), отсутствуют лишь триба Ephutini из подсемейства Ephutinae и триба Ticoplini из подсемейства Ticoplinae. На родовом уровне (таблица 4), наибольшее сходство Ориентальная область имеет с Палеарктикой (0.52) и Афротропической областью (0.23) (рис. 1), с остальными областями такие связи слабые (с Австралийской областью пять общих родов — *Ephutomorpha*, *Eurymutilla*, *Odontomutilla*, *Orientilla* и *Trogaspidia*; а с Неарктикой и Неотропикой общих родов пока не выявлено. На уровне триб (подсемейств) (табл. 5) наибольшее сходство Ориен-

Таблица 3. Распространение видов семейства Mutillidae по зоогеографическим областям

Подсемейства (трибы)	Число видов						
	Всего	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
1. Myrmosinae	**39**	**31**	**0**	**2**	**6**	**0**	**0**
2. Kudakrumiinae	**16**	**4**	**0**	**2**	**10**	**0**	**0**
3. Pseudophotopsidinae	**34**	**24**	**10**	**3**	**0**	**0**	**0**
4. Ticoplinae	**38**	**6**	**26**	**6**	**0**	**0**	**0**
Ticoplini	14	4	10	0	0	0	0
Smicromyrmillini	24	2	16	6	0	0	0
5. Myrmillinae	**291**	**65**	**140**	**87**	**0**	**0**	**0**
6. Mutillinae	**1642**	**254**	**763**	**472**	**30**	**173**	**7**
Mutillini	359	31	309	19	0	0	0
Smicromyrmini	449	190	121	182	0	0	0
Petersenidiini	160	5	64	93	0	0	0
Trogaspidiini	674	28	269	178	30	173	7
7. Rhopalomutillinae	**15**	**0**	**12**	**3**	**0**	**0**	**0**
8. Sphaeropthalminae	**1413**	**2**	**0**	**11**	**362**	**815**	**289**
Pseudomethocini	468	0	0	3	44	424	0
Sphaeropthalmini	945	2	0	8	318	391	289
9. Dasylabrinae	**336**	**110**	**207**	**20**	**0**	**0**	**1**
10. Ephutinae	**343**	**4**	**42**	**36**	**29**	**221**	**13**
Ephutini	249	0	0	0	29	221	0
Odontomutillini	94	4	42	36	0	0	13
Всего	**4168**	**524**	**1200**	**642**	**437**	**1212**	**310**

Сокращенные обозначения областей как в таблице 1.

тальная фауна мутиллид имеет с Палеарктикой (0.88) и Афротропической областью (0.80), среднее с Неарктикой (0.50) и Австралийской областью (0.44) и наименьшее с Неотропикой (0.33) (рис. 2).

Афротропическая область. Фауна мутиллид Афротропической области насчитывает 1200 видов, относящихся к 75 родам, из которых 49 эндемичных. В Афротропической области из мутиллид доминируют Mutillinae — 763 вид и Dasylabrinae – 207 видов. Несмотря на большое число известных видов (хотя и оно может быть значительно увеличено в будущем), фауна Афротропической области уступает и Палеарктике и Ориентальной области по богатству триб (подсемейств) — 11 из 16. На родовом уровне

Таблица 4 . Вторичная матрица сходства (на основе меры сходства Чекановского-Съеренсена), полученная на основе распространения 212 родов мутиллид в шести зоогеографических областях

	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
Пал	1.00					
А-Т	0.33	1.00				
Ори	0.52	0.23	1.00			
Неар	0.02	0.00	0.00	1.00		
Неот	0.00	0.00	0.00	0.32	1.00	
Авс	0.08	0.05	0.13	0.00	0.00	1.00

Сокращенные обозначения областей как в таблице 1.

Таблица 5. Вторичная матрица сходства (на основе меры сходства Чекановского-Съеренсена), полученная на основе распространения 14 триб (подсемейств) мутиллид в шести зоогеографических областях

	Пал	А-Т	Ори	Неар	Неот	Авс
Пал	1.00					
А-Т	0.83	1.00				
Ори	0.89	0.80	1.00			
Неар	0.42	0.12	0.50	1.00		
Неот	0.23	0.13	0.33	0.80	1.00	
Авс	0.47	0.405	0.44	0.40	0.50	1.00

Сокращенные обозначения областей как в таблице 1.

(табл. 4) фауна мутиллид Афротропической области имеет небольшое сходство с Палеарктикой (0.33) и Ориентальной областью (0.23) (рис. 1) и слабые связи — два общих рода (*Odontomutilla*, *Trogaspidia*) — с Австралийской областью. С Неарктикой и Неотропикой общих родов нет. На уровне триб (подсемейств) (таблица 5) афротропическая фауна имеет наибольшее сходство с Палеарктикой (0.83) и Ориентальной областью (0.80) (рис. 2).

Неарктическая область. Фауна мутиллид Неарктики, как и Палеарктики, лучше всего исследована как на родовом, так и на видовом уровне. Здесь зарегистрировано 437 видов из 25 родов, из которых 11 эндемичные. Разнообразие мутиллид на уровне триб (подсемейств) в Неарктике значительно меньше (всего шесть), чем в Палеарктике, здесь доминируют представители подсемейства Sphaeropthalminae (362 вида). На родовом уровне (таблица 4) Неарктика имеет небольшое сходство с Неотропикой (0.32), а с Палеарктикой лишь один общий род (*Myrmosa*). На уровне триб (подсемейств) (таблица 5) сходство с Неотропикой значительное (0.80). С Палеарктикой, Ориентальной и Австралийской областями сходство более или менее одинаковое (соответственно 0.42, 0.50 и 0.40), а с Афротропической наименьшее – 0.12 (рис. 2).

Неотропическая область. Фауна мутиллид Неотропики достаточно хорошо исследована на родовом уровне. Результаты этих работ обобщены в каталоге (Nonveiller, 1990). Здесь выявлено 1212 видов мутиллид из 55 родов, из которых 40 эндемичные. Если по числу видов фауна мутиллид Неотропики одна из наиболее многочисленных, то разнообразие триб (подсемейств) здесь наименьшее — 4 из 16. В Неотропике преобладают виды из подсемейства Sphaeropthalminae (50 родов, 815 видов). Подсемейство Mutillinae представлено одним родом *Timulla* (173 вида), а Ephutinae – четырьмя родами (221 вид). На родовом уровне (табл. 4) фауна мутиллид Неотропики имеет небольшое сходство с Неарктикой (0.32), с остальными областями общих родов не выявлено. На уровне триб (табл. 5) наибольшие связи эта фауна имеет с Неарктикой (0.80) и Австралийской областью (0.50), с остальными областями сходство небольшое: Ориентальная — 0.33, Палеарктическая — 0.23, Афротропическая — 0.13 (рис. 2).

Австралийская область. Здесь принята граница между Австралийской и Ориентальной зоогеографической областями по линии Лидеккера, Новая Гвинея рассматривается в составе Австралийской области. Фауна мутиллид Австралийской области наименее изучена, особенно на родовом уровне. До настоящего времени отсюда известно 310 видов, которых относят к десяти родам, в основном к сборному роду *Ephutomorpha*. Подавляющее число зарегистрированных здесь видов (289 из 310) относится к подсемейству Sphaeropthalminae. В силу слабой изученности полученные результаты (сходства) носят сугубо предварительный характер. Пока выявлено пять общих родов (*Trogaspidia*, *Ephutomorpha*, *Eurymutilla*, *Orientilla*, *Odontomutilla*) с Ориентальной, Афротропической и Палеарктической областями. На уровне надродовых таксонов (таблица 5) Австралийская область имеет существенную связь с Неотропикой (0.50), Ориентальной (0.44) и Палеарктической (0.47) областями; с остальными оно меньшее: Афротропическая и Неарктическая области — по 0.40 (рис. 2).

Географическое распространение подсемейств

По ряду морфологических признаков подсемейства Myrmosinae, Kudakrumiinae, Pseudophotopsidinae и Ticoplinae являются наиболее генерализованными среди мутиллид и объединяются в группу низших мутиллид (Lelej, Nemkov, 1997). Географическое распространение этих подсемейств важно прежде всего для понимания возможного места начальной дифференциации мутиллид.

1. Подсемейство Myrmosinae. Ископаемые представители неизвестны. Представлено семью родами, которые насчитывают 39 видов. Роды *Paramyrmosa*, *Krombeinella* и *Carinomyrmosa* распространены в Средиземноморье и пустынях Средней Азии, *Erimyrmosa* — в Северной Африке и Юго-Восточной Азии, *Myrmosa* — в Голарктике и один сомнительный вид на о-ве Ява, *Taimyrmosa* — на востоке Палеарктики, *Myrmosina* — в Неарктике. В Палеарктике

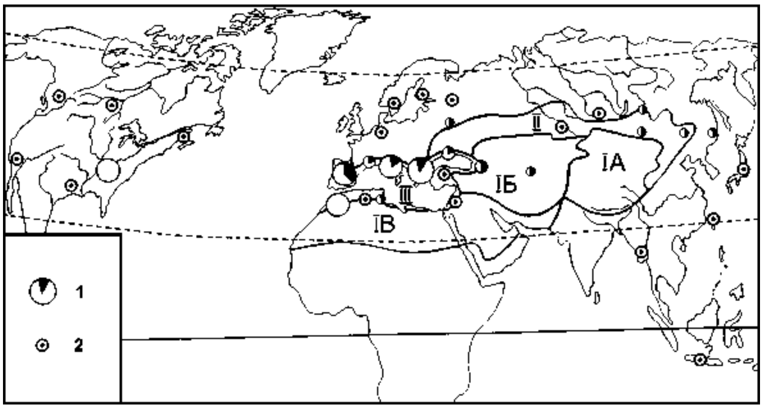

Рис. 3. Географическое распространение подсем. Myrmosinae. Границы Древнего Средиземья (Лавренко, 1962). I – Сахаро-Гобийская пустынная область: IA — Центрально-Азиатская подобласть, IБ — Ирано-Туранская подобласть, IB — Сахаро-Синдская подобласть; II — Евразиатская степная область; III — Средиземноморская вечнозеленолесная область. 1 — размер кружка пропорционален числу видов, заштрихованная часть — доля генерализованных видов; 2 — один вид.

встречается шесть из семи родов мирмозин, в том числе наиболее генерализованный род *Paramyrmosa*. Наибольшее число видов (главным образом *Krombeinella*) встречается в Средиземноморской вечнозеленолесной области Древнего Средиземья (рис. 3). За пределами этой области отмечены единичные виды. Исключение составляет юг Неарктики, где распространено шесть видов, относящихся к родам *Myrmosa* и *Myrmosina* – наиболее продвинутым родам мирмозин. Современное распространение мезофильных мирмозин позволяет выдвинуть предположение об их становлении на материках Лавразии.

2. Подсемейство Kudakrumiinae. Представлено пятью рецентными родами и одним ископаемым (балтийский янтарь, эоцен). Насчитывает 16 рецентных видов. *Pseudomyrmosa* (наиболее генерализованный род подсемейства) распространен в пустынях Средней и Центральной Азии, *Nothomyrmosa* и *Kudakrumia* — соответственно в Индии и на Шри Ланке, *Myrmosula* и *Leiomyrmosa* (наиболее продвинутые роды подсемейства) встречаются на юге Неарктики. Становление Kudakrumiinae происходило, вероятно, в Евразии с последующим проникновением в Северную Америку. Что же касается индийского *Nothomyrmosa*, то по своим морфологическим особенностям и внешнему облику он во многом сходен с самками ископаемого *Protomutilla*. Современное распространение Kudakrumiinae хорошо согласуется с существованием в позднем мелу в Евразии единого тропического пояса (Синицын, 1980).

3. Подсемейство Pseudophotopsidinae. Представлено одним родом *Pseudophotopsis* с 34 видами. Современное распространение рода связано преимущественно с пустынями Палеарктики (рис. 4). Южнее Сахары отмечено несколько видов. Ведут ночной и сумеречный образ жизни. Большинство видов *Pseudophotopsis*, в том числе и наиболее генерализованные, распространены в Ирано-Туранской подобласти. Можно определенно говорить, что становление этого подсемейства мутиллид связано с формированием аридной биоты Сахаро-Гобийской гиперксерофитной области Древнего Средиземья в палеогене (Лавренко, 1962).

4. Подсемейство Ticoplinae. В современной фауне представлено шестью родами (38 видов). Род *Nanomutilla* (четыре вида) — наиболее генерализованный род подсемейства — распространен в Восточном и Западном Средиземноморье, *Areotilla* (десять видов) — в Южной Африке, *Smicromyrmilla* (18 видов) — наиболее про-

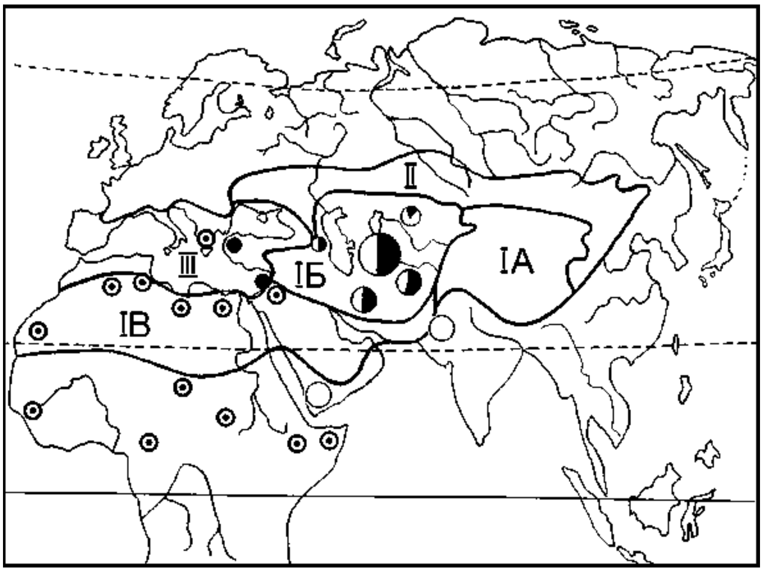

Рис. 4. Географическое распространение подсем. Pseudophotopsidinae. Условные обозначения и границы Древнего Средиземья, как на рис. 3.

двинутый род подсемейства — в Западном Средиземноморье (два вида) и Африке (16 видов), а роды *Cameronilla*, *Eosmicromyrmilla* и *Hinduastanilla* — в Индии. Становление этого подсемейства, вероятно, связано с формированием гемиксерофитной биоты Древнего Средиземья в третичном периоде (здесь встречаются наиболее генерализованные представители тикоплин) и проникновением в Африку и Индию наиболее продвинутых родов из трибы Smicromyrmillini, а также более продвинутого рода *Areotilla* в Южную Африку.

5. Подсемейство Myrmillinae. Подсемейства Myrmillinae и Mutillinae принадлежат к первой ветви высших мутиллид. Подсемейство Myrmillinae представлено 21 родом с 291 видом. В Палеарктике распространены *Blakeius* (5 видов), *Liomutilla* (1 вид), *Myrmotilla* (1 вид), *Platymyrmilla* (1 вид) и *Sigilla* (2 вида); в Афротропической области — *Arnoldtilla* (3 вида), *Ceratotilla* (9 видов), *Clinotilla* (7 видов), *Labidomilla* (23 вида), *Liotilla* (1 вид), *Odontotilla* (19 видов), *Pygomylla* (3 вида), *Somaliatilla* (1 вид) и *Squamulotilla* (5 видов); в Ориентальной области — *Bethsmyrmilla* (один вид) и *Brahmatilla* (один вид). Родов, выходящих за пределы одной области, немного: *Omotilla* (в Палеарктике 1 вид, в Афротропической области — 4), *Spilomutilla* (в Палеарктике 1 вид, в Ориентальной области — 7), *Bischoffitilla*, *Myrmilla* и *Pristomutilla*. Распространение многочисленного рода, *Bischoffitilla* (78 видов), ограничено преимущественно Ориентальной областью, а *Pristomutilla* (65 видов) — Афротропической областью. Наибольший интерес представляет распространение самого генерализованного (слабо модифицированная голова, мезосома самки без длинных боковых выростов, супракоксальный киль маленький) и многочисленного (53 вида) рода *Myrmilla*. Наибольшее число видов этого рода встречается в Средиземноморской вечнозеленолесной области и пустынях Средней Азии, Ирана и Афганистана (Ирано-Туранская подобласть Сахаро-Гобийской пустынной области).

6. Подсемейство Mutillinae. Представлено 86 родами, которые насчитывают 1642 вида. Это самое многочисленное подсемейство распространено в Палеарктике (31 род, 254 вида), Афротропической (50 родов, 763 вид) и Ориентальной (39 родов, 472 вида) областях. За их пределами лишь род *Timulla* встречается в Неарктике (30 видов) и Неотропике (173 вида), а роды *Trogaspidia* и *Paralletilla* заходит на север Австралийской области (всего 7 видов). Из четырех триб этого подсемейства триба Mutillini наиболее генерализована, а из 19 родов этой трибы 13 встречаются в Афротропической области, в том числе восемь являются эндемичными для этой области. По семь родов трибы Mutillini встречаются в Палеарктике (в том числе один эндемичный) и Ориентальной области (в том числе три эндемичных). Такое распространение генерализованной трибы Mutillini подтверждает гипотезу Бразерса (Brothers, 1975) об афротропическом происхождении подсемейства Mutillinae. Если распространение большинства мутиллин из Африки в Европу и Азию укладываются в существующие схемы связей этих материков в палеогене, то сложнее объяснить возможную историю расселения рода *Timulla*. Близкие к нему роды из триб Trogaspidiini (с асимметричными пениальными вальвами) и Petersenidiini (с еще симметричными пениальными вальвами) имеет наиболее генерализованных современных представителей в Юго-Восточной Азии. Это побудило Бразерса выдвинуть гипотезу о становлении комплекса Petersenidiini – *Trogaspidia* – *Timulla* в Юго-Восточной Азии и проникновении *Timulla* в Новый Свет через Берингийский мост. Не отвергая такой возможности, я полагаю, что мог существовать и другой путь — проникновение предка *Timulla* из Африки в Южную Америку до ее отделения (по разным данным, в среднем или верхнем мелу), который используется для объяснения истории расселения подсемейств Ephutinae и Sphaeropthalminae.

7. Подсемейство Rhopalomutillinae. Подсемейства Rhopalomutillinae, Ephutinae, Dasylabrinae и Sphaeropthalminae принадлежат ко второй ветви высших мутиллид, их распространение также отчасти сходно. Подсемейство Rhopalomutillinae представлено одним родом, представители которого имеют целый ряд генерализованных черт среди высших мутиллид. Ареал этого рода палеотропический (в Африке, южнее Сахары — 12 видов, в Ориентальной области — 3 вида).

8. Подсемейство Dasylabrinae. Насчитывает 10 родов с 336 видами. Его распространение ограничено Старым Светом, причем в Австралийской области оно представлено одним видом. В Палеарктике встречается 5 родов, в том числе 1 эндемичный, в Ориентальной области — 3. Несомненно афротропическое происхождение подсемейства Dasylabrinae, которое представлено здесь восемью родами из десяти, в том числе пятью эндемичными.

9. Подсемейство Ephutinae. Представлено девятью родами (343 вида), которые подразделяются на две трибы: Odontomutillini с четырьмя родами и 94 видами и Ephutini с пятью родами и 249 видами. Последняя триба распространена исключительно в Новом Свете. Ареал Odontomutillini — палеотропический. Становление подсемейства Ephutinae, по-видимому, связано с Африкой, а проникновение предка трибы Ephutini в Южную Америку произошло, вероятно, в среднем или верхнем мелу, откуда Ephutini распространились и в Северную Америку. Из пяти родов Ephutini три являются эндемичными для Неотропики, а в Неарктике эта триба представлена родом Ephuta с 28 видами и монотипным эндемичным родом *Xenochile*.

10. Подсемейство Sphaeropthalminae. Самое многочисленное и наиболее продвинутое подсемейство во второй ветви высших мутиллид. Оно представлено 66 родами (1413 видов), которые разделяются на две трибы: Pseudomethocini (с 28 родами и 468 видами) и Sphaeropthalmini (с 38 родами и 945 видами). Распространение этого подсемейства ограничено преимущественно Новым Светом: в Неотропике 50 родов (в том числе 39 эндемичных), в Неарктике — 18 родов (в том числе семь эндемичных). Я согласен с мнением Бразерса о том, что предки этого подсемейства проникли из Африки в Южную Америку до ее отделения от Африки (Brothers, 1975). Инвазия Sphaeropthalminae в Австралию из Южной Америки произошла в верхнем мелу по Антарктическому мосту уже после отделения Новой Зеландии от Австралии (верхний мел, 80 млн. лет), так как в Новой Зеландии найден всего 1 вид мутиллид (Valentine, Walker, 1983), а в Новой Каледонии — 2 (Brothers, 1975). Из Южной Америки Sphaeropthalminae распространились и в Северную Америку. Расселение предка рода *Cystomutilla* из Северной Америки в Евразию могло произойти в третичном периоде по существовавшим мостам. Современное распространение подсемейства Sphaeropthalminae позволяет сделать предположение, что его предки появились не позднее позднего мела. Схема исторического распространения этого подсемейства согласуется с хорошо документированным расселением сумчатых в мелу из Южной Америки в Австралию и Северную Америку, а в позднем мелу-раннем эоцене из Северной Америки в Европу (Симпсон, 1977). Такой историей трибы Sphaeropthalmini вполне объясняется и тот факт, что, по предварительным данным Бразерса (Brothers, 1975), в Австралии не найдено общих с Неотропикой родов трибы, тогда как неарктическая фауна Sphaeropthalmini представляет собой главным образом дериват неотропической.

Благодарности

Я искренне благодарен всем кураторам коллекций и многим коллегам за предоставленный для изучения материал, С.К. Холину и М.Ю. Прощалыкину (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток) за помощь в статистической обработке материала и изготовлении рисунков.

Список литературы

Лавренко Е.М. 1962. Основные черты ботанической географии Евразии и Северной Африки // Комаровские чтения. М.-Л. Вып. 15. С. 1–169.

Лелей А.С. 1983. К познанию ос-немок (Hymenoptera, Mutillidae) Австралии // Энтомол. обозр. Т. 62. Вып. 3. С. 612– 619.

Симпсон Д. 1977. История сумчатых // Успехи современной териологии. М. С. 204–228.
Синицын В.М. 1980. Введение в палеоклиматологию. Л. 248 с.
André E. 1898. Contribution a la connaissance des Mutillides de l'Australie // Mem. Soc. Zool. France. Vol. 11. P. 256–308.
André E. 1901. Nouvelle contribution a la connaissance des Mutillides de l'Australie // Mem. Soc. Zool. France. Vol. 14. P. 467–513.
Bischoff H. 1920-1921. Monographie der Mutilliden Afrikas // Arch. Naturgesch. 1920. Bd. 86A. Hf. 1/3. S. 1–480; 1921. Bd 86A. Hf. 4. S. 481-830 + pl. 1–7.
Brothers D.J. 1971. *Ascetotilla*, a new genus of Mutillidae from New Guinea (Hymenoptera) // Pacific Insects. Vol. 13. No. 3–4. P. 471–485.
Brothers D.J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. Vol. 50. No. 11. P. 483-648, 101 figs.
Brothers D.J. 1994. A new genus and four new species of Mutillidae associated with *Brachyponera lutea* Mayr (Formicidae) in Western Australia (Hymenoptera) // J. Austral. Entomol. Soc. Vol. 33. P. 143–152.
Cambra T., Quintero A.D. 1992. Velvet ants of Panama: distribution and systematics (Hymenoptera: Mutillidae) // Quintero A.D., Aiello A. (eds.). Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 459–478.
Krombein K.V. 1971. A Monograph of the Mutillidae of New Guinea, Bismarck Archipelago and Solomon Islands. Part I. Mutillinae (Hymenoptera, Aculeata) // Entomological essays to commemorate the retirement of Professor K. Yasumatsu. Tokyo: Hokuryukan Publishing Co. P. 25–60.
Krombein K.V. 1972. Monograph of the Madagascan Mutillidae (Hymenoptera). Part I: Myrmillini, Mutillini and Smicromyrmini // Ann. Mus. Roy. Afrique Centr. Ser. in-8°. Sci. Zool. Vol. 199. P. i-x+1–61.
Krombein K.V. 1979. Families Tiphiidae, Mutillidae // Krombein K.V., Hurd P.D., Smith D.R., Burks B.D. (eds.). Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Vol. 2. Apocrita (Aculeata). Washington: Smithsonian Inst. Press. P. 1199–2209.
Lelej A.S. 2002. Catalogue of the Mutillidae (Hymenoptera) of the Palaearctic region. Владивосток: Дальнаука. 171 с.

Lelej A.S. 2005. Catalogue of the Mutillidae (Hymenoptera) of the Oriental region. Владивосток: Дальнаука. 252 с.

Lelej A.S., Nemkov P.G. 1997. Phylogeny, evolution and classification of Mutillidae (Hymenoptera) // Far East. entomol. No. 46. P. 1–24.

Lelej A.S., van Harten A. 2006. A review of the Mutillidae (Hymenoptera) of Yemen // Zootaxa. No. 1226. P. 1–50.

Mitchell A., Brothers D.J. 1998. Revision and cladistic analysis of the Afrotropical genus Areotilla Bischoff (Hymenoptera: Mutillidae, Ticoplinae) // African Entomol. Vol. 6. No. 2. P. 193–214.

Mitchell A., Brothers D.J. 2002. Phylogeny of the genera of Ticoplinae (Hymenoptera: Mutillidae) // J. Hym. Res. Vol. 11. No. 2. P. 312–325.

Nonveiller G. 1980. Studies on African Mutillids (Hymenoptera, Mutillidae). IX. The history and the present status of our knowledge of the Mutillidae fauna of Africa south of the Sahara (excluding Madagascar) // Acta Entomol. Jugosl. Vol. 16. No. 1–2. P. 29–41.

Nonveiller G. 1990. Catalogue of the Mutillidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical region including Mexico (Insecta, Hymenoptera). [Hymenopterorum catalogus (nova editio)]. Den Haag: SPB Acad. Publ. 150 p.

Nonveiller G. 1995. Recherches sur les Mutillides de l'Afrique XVII. Note pour servir a la connaissance du genre *Pristomutilla* Ashmead, 1903 (male, femelle) avec description du male encore inconnu du genre, d'espece nouvelle du genre et des nouveaux sous-genres *Diacanthotilla* (femelles) et *Acanthomutilla* (femelles) (Hymenoptera, Mutillidae) // Entomo-fauna. Bd. 16. Hf. 5. S. 29–119.

Nonveiller G. 1996. Revision du genre Afrotropical *Odontotilla* Bischoff, 1920 (male et femelle) (Hymenoptera: Mutillidae) // Ann. Soc. Entomol. France. (N. S.). Vol. 32. No. 3. P. 299–357.

Nonveiller G. 1997. Mutilliden aus Ostafrika mit Beschreibung neuer Arten (Hymenoptera: Mutillidae) // Dtsch. Entomol. Z. Bd. 44. Hf. 1. S. 65–119.

Pitts J.P., McHugh J.V. 2000. *Stethophotopsis*, a new genus of Sphaeropthalmini (Mutillidae, Sphaeropthalminae) with a brachypterous male from Arizona // J. Hym. Res. Vol. 9. No. 1. P. 29–33.

Pitts J.P., Parker F.D., Pitts-Singer T.L. 2004. A review of the *Sphaeropthalma uro* species-group (Hymenoptera: Mutillidae), with taxonomic changes // J. Kansas Entomol. Soc. Vol. 77. No. 3. P. 222–234.

Rholf F.J. 1988. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy And Multi-variate analysis. Version 1.40. Applied Biostatistics Inc. N.Y.: Exeter Publ. Ltd.

Quintero D.A., Cambra R.A.T. 2001. On the identity of *Scaptopoda* F. Lynch Aribalzaga, new taxonomic changes and new distribution records for Neotropical Mutillidae (Hymenoptera), with notes on their biology // Trans. Amer. Entomol. Soc. Vol. 127. No. 3. P. 291–304.

Suárez F.J. 1984. Cuatro nuevos Mutilidos Somalo-Etiopicos (Hymenoptera, Mutillidae) // Monit. zool. ital. (Ital. J. Zool.). N. S. Suppl. Vol. 19. No. 5. P. 223–250.

Valentine E.W., Walker A.K. 1983. Three families of Hymenoptera new to New Zealand // N. Z. Entomol. Vol. 7. P. 397–401.

Zavattari E. 1913. Mutille Austro-Malesi // Boll. Soc. Entomol. Ital. Vol. 45. P. 61–114.