

УДК 565.79:551.781.43(470.331)

TWANGSTEINI – НОВАЯ ТРИБА ПОДСЕМЕЙСТВА PIMPLINAE (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2024 г. А. Р. Манукян*

Калининградский музей янтаря, Калининград, 236016 Россия

*e-mail: manukyan@list.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 02.05.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описана новая триба Twangsteini trib. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae), включающая в себя новый род Twangste gen. nov. с новым видом *T. belokobylskiji* sp. nov. Предполагается, что триба Twangsteini является вымершей, при этом сильно продвинутой базальной филогенетической линией пимплин; об этом свидетельствуют ряд признаков сходства с мезозойским подсем. Labenopimplinae и ряд признаков апоморфии и плезиоморфии. Морфологическая близость с рецентной группой родов “Polysphincta” является основанием для предположения о паразитировании на взрослых пауках (Arachnida, Araneida) или в их яйцевых коконах; предполагается, что для этой группы родов такая особенность биологии является первичной.

Ключевые слова: балтийский янтарь, поздний эоцен, приабон, ископаемые, насекомые, наездники, Pimpliformes, tribus, genus et species nov.

DOI: 10.31857/S0031031X24050078, EDN: QUWNQA

ВВЕДЕНИЕ

Наездники-ихневмониды подсем. Pimplinae в наземных биологических сообществах составляют один из наиболее заметных компонентов фауны сем. Ichneumonidae. В мировой фауне известно около 1665 видов из 78 родов (Khalaim, 2019). Распространены всемирно; наибольшее число видов обитает в экваториальных широтах (Gauld, 1986), при этом наивысшее видовое богатство на единицу площади наблюдается в Неотропиках (Gómez et al., 2017), родовое же богатство – в Палеарктике и Ориентальной области. Предполагается, что первоначальная дивергенция линий пимплин произошла в Северном полушарии (Wahl, Gauld, 1998; Gauld et al., 2002). По разнообразию биологических связей с хозяевами пимплины превосходят любое из подсемейств ихневмонид, здесь наблюдаются едва ли не все известные у ихневмонид типы паразитизма – идиобионтный, койнобионтный, эктопаразитический, эндопаразитический, одиночный и групповой. Паразитирование пимплин группы родов “Polysphincta” (sensu Wahl et Gauld, 1998, или Polysphinctini sensu Towns, 1969) на взрослых пауках (Arachnida, Araneae) и в их яйцевых коконах следует признать уникальным

для ихневмонид биологическим феноменом, неизвестным в других подсемействах. Считается также, что некоторые виды пимплин находятся в промежуточной стадии трансформации от паразитизма к зарождающейся вторичной фитофагии (Gauld et al., 2002). Эти обстоятельства определяют значительный интерес к систематике и эволюционной истории пимплин. Система рецентных пимплин, разработанная Г. Таунсом (Towns, 1969), в настоящее время пересмотрена – в состав подсемейства входят трибы Delomeristini, Ephialtini, Pimplini и Theroniini (Broad et al., 2018), при этом с высокой долей вероятности все еще можно говорить о полифилетическом характере как пимплин в современных границах (Spasojevic et al., 2021), так и группы “Polysphincta” (Gauld, Dubois, 2006).

Есть основания полагать, что палеонтологическая история пимплин начинается с позднего мела. Близкие к пимплинам ископаемые ихневмониды подсемейства Labenopimplinae известны по отпечаткам из местонахождений Обещайский (сеноман, Магаданская обл., Россия: Копылов, 2010), Орапа (турон, Ботсвана: Копылов et al., 2010), а также из таймырского (Копылов, 2012) янтаря. Описанные в составе подсем.

Labenopimplinae Kopylov, 2010 роды Rugopimpla Kopylov, 2010 и Heteropimpla Li, Shih, Kopylov et Ren, 2019 могут быть истинными пимплинами (Копылов, 2010). В кайнозое пимплины становятся явственным элементом фауны ихневмонид. Ниже приводится список описанных кайнозойских видов пимплин. Возраст местонахождений и лагерштеттов приводится по: Paleobiology Database, 2024 (далее: PBDB).

Ранний эоцен

Грин-Ривер, США, ипр (Green River Formation, USA, Ypresian): (1) *Ichneumon appendicrassum* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018, (2) *Pimpla eocenica* Cockerell, 1919, (3) *Scambus? mandibularis* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018 и (4) *S. parachuti* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018.

Квеснел, Канада, ипр (согласно Archibald et al., 2018) (Quesnel, Canada, Ypresian): (5) *Pimpla decessa* Scudder, 1877, (6) *P. senecta* Scudder, 1877 и (7) *P. saxea* Scudder, 1877.

Тай, Дания, ипр (Thy, Denmark, Ypresian): (8) *Epitheronia stigmatica* Henriksen, 1922.

Клитгаарден, Дания, ипр (Klitgården, Mors, Denmark, Ypresian): (9) *Theronia furensis* Klopstein, 2022.

Фур, Дания, ипр (Fur Formation, Denmark, Ypresian): (10) *Crusopimpla collina* Klopstein, 2022, (11) *C. elongata* Klopstein, 2022, (12) *C. minuta* Klopstein, 2022, (13) *C. rettigi* Klopstein, 2022, (14) *C. violina* Klopstein, 2022, (15) *C. weltii* Viertler, Spasojevic et Klopstein, 2022 и (16) *Theronia nigriscutum* Klopstein, 2022.

Мессель, Германия, ипр (Grube Messel Pit, Germany, Ypresian): (17) *Polyhelictes bipolarus* Spasojevic, Wedmann et Klopstein, 2018 и (18) *Scambus fossilobus* Spasojevic, Wedmann et Klopstein, 2018.

Тадуши, Дальний Восток России, ипр: (19) *Crusopimpla tadushiensis* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018 и (20) *Dolichomitus saxeus* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018.

Поздний эоцен

Балтийский янтарь, Россия, приабон: (21) *Crusopimpla klopsteinae* Manukyan, 2023, (22) *Twangste belokobylskiji* sp. nov., (23) *Firkantus freddykruegeri* Viertler, Klopstein et Spasojevic, 2023. Статус вида *Pimpla succini* Giebel, 1856 определен как *Ichneumonoidea incertae sedis* (Манукян, 2023).

Бембридж, Англия, приабон (Bembridge Marls, UK, Priabonian): (24) *Scambus fossilis* Khalaim, 2014.

Биамо, Дальний Восток России, приабон: (25) *Pimpla (?) bibosa* Khalaim, 2008, (26) *Zabrachypus tumidus* Khalaim, 2008 и (27) *Xanthopimpla biamosa* Khalaim, 2008.

Дуньин, Китай, приабон (Dongying, China, Priabonian): (28) *Pimpla amplifemura* Lin, 1988 и (29) *P. impuncta* Lin, 1988.

Флориссант, США, граница эоцен—олигоцен (Florissant, USA, Eocene—Oligocene boundary): (30) *Crusopimpla rediviva* (Brues, 1910), (31) *Lithoserix williamsi* Brown, 1986, (32) *Pimpla appendigera* Brues, 1906 и (33) *Polysphincta inundata* Brues, 1910.

Примечание. Род *Lithoserix* Brown, 1986 был описан как рогахвост (Hymenoptera, Siricidae). Последующее исследование типового экземпляра подтвердило валидность рода и показало, что его следует отнести к сем. *Ichneumonidae*, подсем. *Pimplinae*, трибе *Ephialtini* (*Pimplini* sensu Townes, 1969) (Каспарян, Расницын, 1992). Позже в состав рода был перенесен описанный из Aix-en-Provence вид *Lithoserix antiquus* (Saussure, 1852) (Spasojevic et al. 2021), в оригинале приведенный как “*Pimpla*” *antiquus*. Третий вид рода, *L. oublierus* Viertler, 2024, недавно был описан из олигоцена Франции (формация Calcaires de Campagne-Calavon). А. Фертлер (Viertler, 2024) для *Lithoserix* предполагает выделение трибы с базальным положением среди пимплин.

Олигоцен

Известняки Кампань-Калавон, Франция, ранний олигоцен, рюпель (Calcaires de Campagne-Calavon, France, early Oligocene, Rupelian): (34) *Lithoserix oublierus* Viertler, 2024.

Кляйнкембс, Германия, ранний олигоцен, рюпельский ярус (согласно PBDB, 2024) (Kleinkembs, Germany, early Oligocene, Rupelian): (35) *Pimpla seyrigi* Theobald, 1937.

Экс-ан-Прованс, Франция, поздний олигоцен, хаттский ярус (Aix-en-Provence, uppermost Oligocene): (36) *Lithoserix antiquus* (Saussure, 1852), (37) *Pimpla anomalensis* Theobald, 1937, (38) *P. aquensis* Theobald, 1937, (39) *P. renevieri* Meunier, 1903 и (40) *P. saussurei* Heer, 1856.

Примечание. Фертлер (Viertler, 2024) оспаривает отнесение *P. anomalensis* к подсем. *Pimplinae* на основании наличия пятиугольного зеркальца в переднем крыле и отсутствия диагностических признаков подсемейства; также считает,

что трудно отнести *P. aquensis* к пимплинам, поскольку его первый тергит имеет близкую к стебельчатой форму, что не характерно для *Pimplinae*.

Формация Ротт, Германия, поздний олигоцен, хаттский ярус (Rott Formation, Germany, Chattian, late Oligocene): (41) *Pimpla cyclostigmata* Statz, 1936, (42) *P. morleyi* Meunier, 1923 и (43) *Polysphincta statzi* Meunier, 1923.

Плиоцен

Глины Виллерсхаузена, Германия, плиоцен (Willershausen clay pit, Germany, Pliocene): (44) *Pimplites praeparatus* Steinbach, 1967.

В 2023–2024 гг. в фонды Калининградского музея янтаря (далее КМЯ), где формируется Российский национальный фонд палеонтологии балтийского янтаря, поступил камень с включением пимплины, которая рассмотрена в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образец янтаря размерами $7 \times 10 \times 1$ мм был добыт в Приморском карьере, пос. Янтарный, Калининградская обл., предположительное время добычи 2022 г.; возраст янтаря приабонский

(поздний эоцен) (Александрова, Запорожец, 2008а, б; Iakovleva et al., 2022; PBDB, 2024). Янтарь обрабатывался по методике Г. Хоффайна (Hoffeins, 2001). Для фотографирования использовалась камера Canon EOS 6D, соединенная со стереомикроскопами Leica M60; рис. 6, 7 были подготовлены на оборудовании Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН) на стереомикроскопе Leica M165C, соединенном с камерой Leica DFC450. Стекинг фотографий проводили в программе Helicon Focus. В работе использована терминология Д.Р. Каспаряна (1981) и Г. Брода с соавт. (Broad et al., 2018); обозначение жилок (рис. 1, 2) приводится по Д.С. Копылову (2009). Все размеры приводятся в мм. Типовой материал хранится в колл. КМЯ.

Автор искренне признателен А.П. Расницыну (ПИН РАН) за ценные замечания, а также за подготовку рис. 6, 7. Д.Р. Каспарян из Зоологического ин-та РАН, СПб. (ЗИН РАН) обратил мое внимание на ключевые признаки описываемого экземпляра. Также признателен Д.С. Копылову (Ин-т зоологии Республики Казахстан) за консультации по мезозойским ихневмонидам. Большую организационную помощь оказали А.В. Смирнова (КМЯ), Й. Дамзен

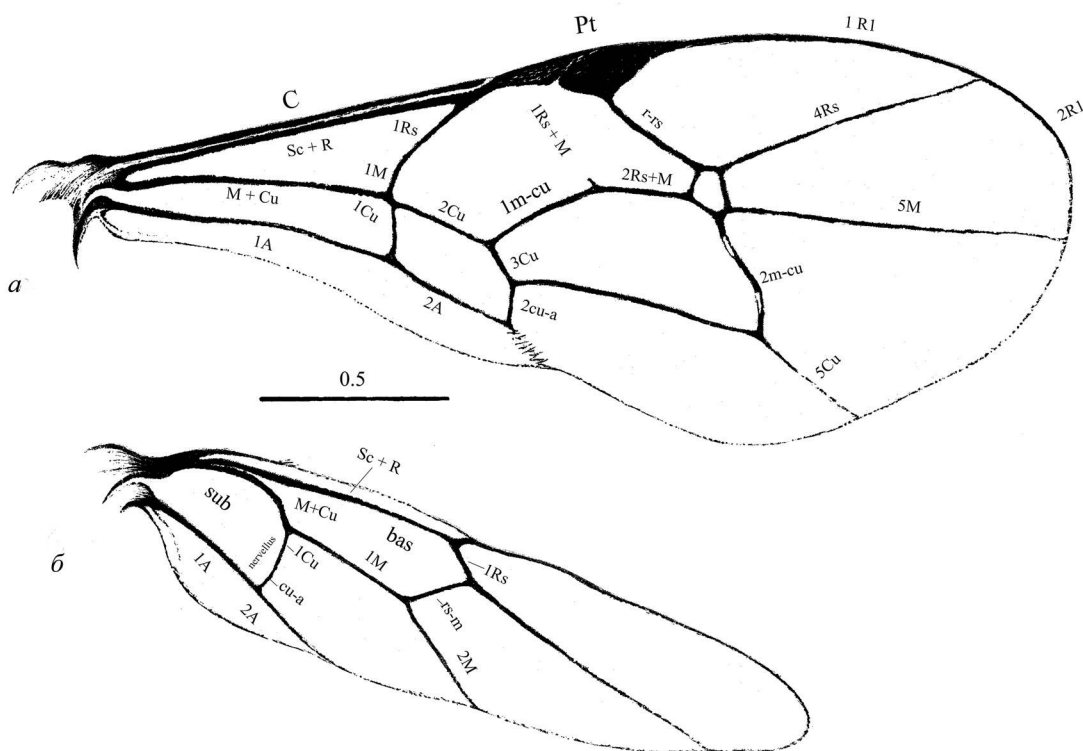


Рис. 1. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, жилкование крыльев: *a* – переднее крыло; *б* – заднее крыло, обозначение ячеек: *bas* – базальная, *sub* – суббазальная. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

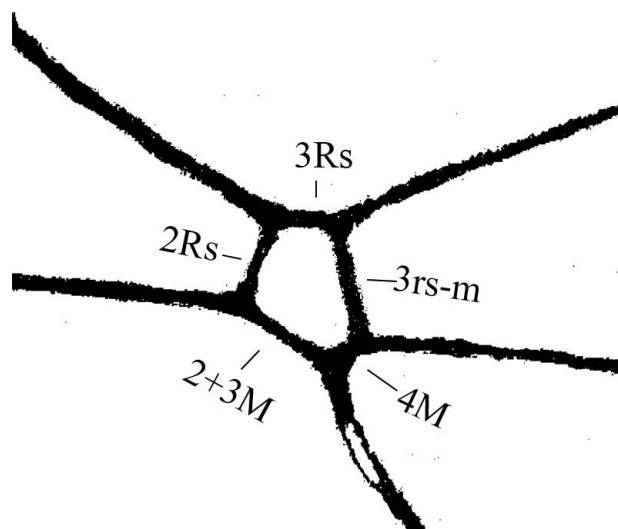


Рис. 2. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, ареола (зеркальце).

(Вильнюс, Литва), В.М. Заика и С.И. Шишов (Калининград). Рис. 1 и 2 выполнены М.В. Подольским (КМЯ).

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО ICHNEUMONIDAE L., 1758

ПОДСЕМЕЙСТВО PIMPLINAE WESMAEL, 1845

Триба *Twangsteini* Manukyan, trib. nov.

Типовой род — *Twangste* gen. nov.

Диагноз. Тело мелкое, жгутики с сокращенным числом флагелломеров (рис. 3). Мандибулы узкие; верхний зубец иглообразно заостренный, нижний зубец рудиментарный, смещен от верхнего зубца на значительное расстояние к основанию мандибул (рис. 6, 7). Максиллярные щупики — четырех-, лабиальные — трехчленные. Пронотум короткий. Среднеспинка густо пунктированная по матовой поверхности, без поперечной морщинистости. Эпикнемальный (препектальный) валик отчетливый в нижней 3/4, верхняя треть стерта. Мезоплевральный шов без изгиба в сторону мезоплевральной ямки. Пятый членик лапок ног не расширенный, приблизительно такой же ширины, как первый членик. Коготки лапок не гребенчатые, коготок задней лапки с базальным зубцом (рис. 8). Зеркальце в переднем крыле сидячее, неправильно-пятиугольной формы (рис. 1, а; 2). Нервеллюс в заднем крыле цельный, криво-изогнутой формы (рис. 1, б), второй отрезок *Sc* отсутствует; базальная ячейка в основании сильно сужена, суббазальная ячейка широкая, ее длина в 2.3 раза больше максимальной ширины. Проподеум с полными полями, валики

резкие (рис. 9). Метасома слабо сжата дорсовентрально. Первый сегмент метасомы короткий и плотный, дыхальца находятся перед серединой тергита; стернит отделен от тергита швом; глиммы имеются, дорсальные валики отсутствуют. Латеротергиты широкие.

Состав. Типовой род из балтийского янтаря.

Сравнение. По развитым валикам и полной ареолизации проподеума может быть сближен с группой родов “*Polysphincta*” (триба *Ephialtini*) и трибой *Theroniini*, от которых резко отличается мелкими размерами, сокращенным числом флагелломеров в жгутике, сидячим пятиугольным зеркальцем, криво-изогнутым нервеллюсом и отсутствием второго отрезка жилки *Sc* в заднем крыле.

Замечания. Новая триба отнесена к подсем. *Pimplinae*, поскольку обладает важнейшими диагностическими признаками подсемейства — короткий и широкий первый сегмент метасомы, широкие латеротергиты, латерально сжатый эдеагус, короткий пронотум, а также общее габитуальное сходство.

Род *Twangste* Manukyan, gen. nov.

Название рода — от прусского городища Твангсте, на месте которого в XIII в. основан г. Кенигсберг.

Типовой вид — *Twangste belokobylskiji* sp. nov.

Диагноз. Совпадает с диагнозом трибы. Наличник маленький (рис. 4, 5), выпуклый, четко отделен от лица канавкой; нижний край равномерно закругленный без вырезки посередине, ширина в 1.5 раза больше высоты. Верхняя губа едва выдается из-под наличника. Жгутики усиков 15-члениковые, тилоиды отсутствуют. Затылочный валик отчетливый. Нотаулы отчетливые, доходят до середины среднеспинки. Стернаулы отсутствуют. Постпектальный валик, вероятно, отсутствует. В заднем крыле жилка *M+Sc* сильно изогнутая; жилка *1Rs* короткая (более чем вдвое короче жилки *rs-m*). Тергиты метасомы с отчетливыми поперечными вдавлениями. Вершина передней голени без шипика на наружном крае.

Переднее крыло (рис. 1, а). Жилка *2m-sc* инклинальная, зигзагообразной (близкой к S-образной) формы, с двумя буллами. Длина жилки *4Rs* в 2.9 раза больше длины *r-gs*.

Видовой состав. Типовой вид из балтийского янтаря.



Рис. 3. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, габитус. Длина масштабной линейки 1 мм.

Twangste belokobylskiji Manukyan, sp. nov.

Вид назван в честь выдающего российского исследователя рецентных и ископаемых браконид (Hymenoptera, Braconidae) С.А. Белокобыльского (ЗИН РАН).

Голотип – КМЯ № 1/24-1, самец, насекомое полной сохранности; сининклюзы отсутствуют; балтийский янтарь, верхний эоцен.

Описание (рис. 1–10). Лицо узкое (рис. 4, 5), в равномерно выпуклой поверхности, ширина в 1.2 раза больше высоты; клипеальные ямки крупные. Кратчайшее расстояние от глаза до мандибул в 1.3 раза больше базальной ширины мандибул. Соотношение длина/ширина для скапуса составляет 1.5, для педицеллуса – 1.3. Педицеллус сравнительно длинный, около 0.7 длины скапуса. Жгутик нитевидный, слабо утонченный на верхней половине, апикальный членик конический; ринарии (multiporous plate sensilla) редкие в базальной половине, густые – на вершинной. Темя за глазками резко скошено, затылочный валик значительно отдален от глазков, с разломом посередине. Расстояние от заднего глазка до переднего приблизительно в 1.2 раза больше диаметра глазка, расстояние между задними глазками

приблизительно равно диаметру глазка; расстояние от заднего глазка до затылочного валика в 1.7 раза больше диаметра глазка. Длина первого флагелломера в 4 раза больше максимальной ширины, второго – в 3.8, третьего и четвертого – в 3.5, далее флагелломеры постепенно укорачиваются. Среднеспинка более или менее округлой формы, отделена от щитика резкой канавкой. Щитик окаймлен в передней половине. Мезоплевры слабовыпуклые, мезоплевральная ямка слабо выражена. Метоплевры слабовыпуклые, их длина почти равна высоте; субметоплевральный валик слабо выражен.

Проподеум слабо сжат с боков, поля отчетливые (рис. 9), валики резкие. Плевральные 1–3 поля отчетливо обозначены; дыхальца проподеума находятся на втором плевральном поле. Базальное и апикальное поля узкие, вытянутой формы; костулы отсутствуют; апикальное поле слабо вогнуто.

Задние ноги умеренно утолщенные; длина таза в 1.6 раза больше ширины; длина бедра в 2.8, голени в 5.8 раза больше ширины. Длина первого членика лапки задней ноги в 3.9, второго в 2, третьего в 2.3, четвертого в 2.2, пятого



Рис. 4. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, лицо спереди. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

в 2.4 раза больше ширины; аролий выступает за вершину коготка (рис. 8).

Переднее крыло (рис. 1, а). Длина в 2.4 раза больше максимальной ширины. Длина птеростигмы в 3.9 раза больше высоты. Жилка 2R1 (метакарп) почти доходит до вершины крыла. Высота зеркальца в 1.3 раза больше ширины; наиболее длинная жилка 3rs-m, ее длина в 1.5 раза больше длины 2Rs. Жилка 1Rs+M (рамулюс) отчетливая, сравнительно длинная. Жилка r-rs соединяется с птеростигмой за ее серединой. Жилка 1-cu-a (нервулюс) постфуркальная и слабо инклинальная. Длина ячейки 1M+1R1 (маргинальная ячейка) в 2.6 раза больше высоты.

Метасома. Вентролатеральные кили первого тергита хорошо развитые, полные; дорсолатеральные кили слабые, стертые за поперечным вдавлением; поверхность первого тергита в продольно-морщинистой скульптуре. Поверхность 2–4 тергитов в грубо зернистой скульптуре, с косыми поперечными слабо кренулированными вдавлениями. Парамеры треугольной формы (рис. 10), их длина почти равна ширине

в основании; пигостилии маленькие, эдеагус крючковидной формы, латерально сжатый.

Тело в густой, тонкой и равномерной пунктировке; в равномерно густом, тонком, прилегающем опушении; наличник на вершине с пучком волосков. Окраска равномерно темно-коричневого цвета.

Размеры в мм. Длина тела ~ 3.6, переднего крыла ~ 2.5.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Долгие годы отмечалось отсутствие пимплин в балтийском янтаре. Парадоксальность ситуации заключалась в присутствии подсемейства как в более ранних, так и в более поздних отложениях. Однако, благодаря целенаправленному поиску ископаемых ихневмонид, в Калининградском музее янтара были обнаружены и описаны виды *Crusopimpla klopfsteinae* Manukyan, 2023 и *Twangste belokobylskij* sp. nov.; из датского месторождения Фертлер с соавт. (Viertler et al., 2023) описали *Firkantus freddykruegeri* Viertler, Klopstein et Spasojevic, 2023. Возможно, это является следствием особенностей тафономии



Рис. 5. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, голова сбоку. Длина масштабной линейки 0.3 мм.

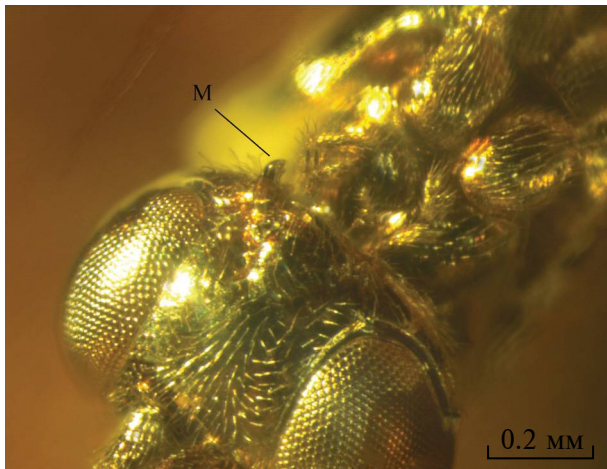


Рис. 6. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, лицо, М – левая мандибула. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

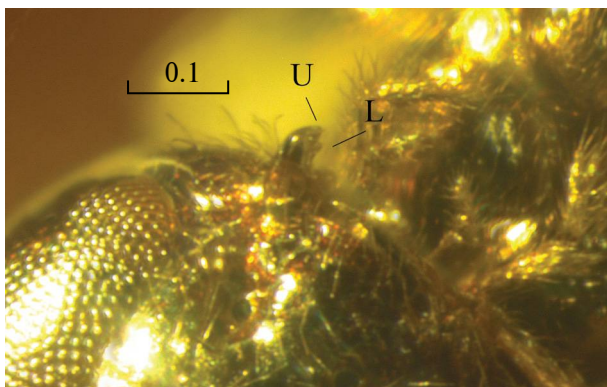


Рис. 7. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, зубы мандибулы: U – верхний зубец, L – рудимент нижнего зубца. Длина масштабной линейки 0.1 мм.

и селективного коллекционирования включений в янтаре.

Описываемая в настоящей работе триба *Twangsteini* занимает изолированное положение в подсемействе, поскольку в трибе имеет место особая комбинация признаков, мало характерных для пимплин и не проявляющихся в совокупном виде. Некоторые диагностические признаки трибы *Twangsteini* требуют рассмотрения.

Группа апоморфий, связанных с общей пумилизацией тела. К этой группе относятся сокращенное число флагелломеров (15), мелкие размеры тела (длина переднего крыла 2.5 мм) и сокращенное число члеников щупиков (3 + 4). Взаимосвязанность этих признаков для *Twangsteini*, по мнению автора, является следствием общей пумилизации (миниатюризации), несмотря на то, что такая связь не является общим для перепончатокрылых правилом (Расницын, 1980, с. 70).

По длине переднего крыла *Twangsteini* находится на нижнем размерном пределе рецентных пимплин (2.5–3.0 мм). Близкие размеры крыла известны лишь для ограниченного числа родов из группы “*Polysphincta*”: *Acrodactyla* (2.7–6.0 мм), *Sinarachna* (2.3–5.0 мм) и *Zatypota* (2.5–5.5 мм). Обзор общих проблем пумилизации ископаемых ихнемонид приводит Копылов (2012). Согласно гипотезе А.П. Расницына (1980), в мелу ниша мелких паразитов была частично занята ихневмонидами. В доказательство Копылов приводит данные по раннемеловым подсемействам *Tanychorinae* и *Palaeoichneumoninae*, которые представлены мелкими формами – переднее крыло от 1.6 до 6.5 мм; из 23 описанных поздне-меловых видов ихневмонид (Копылов, 2009, 2010; Kopylov et al., 2010) более трети имеет длину тела не более 2.8 мм; из семи видов, описанных по янтарным включениям *Labenopimplinae* (поздний мел, сеноман), самый крупный, *Agapteron*

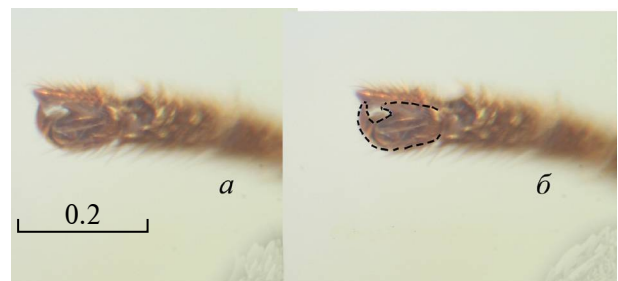


Рис. 8. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, коготок задней лапки: а – общий вид, б – прорисовка. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

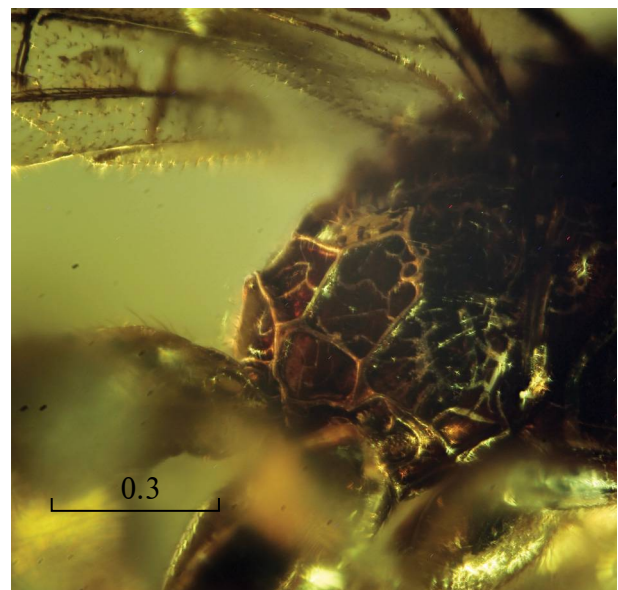


Рис. 9. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, проподеум. Длина масштабной линейки 0.3 мм.



Рис. 10. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, вершина метасомы с разным увеличением. Длина масштабной линейки 0.3 мм.

porovi Kopylov, 2012, имеет длину тела около 2.8 мм, сходные размеры тела у *Micropimpla lucida* Kopylov, 2010. В палеогене мелкие ихневмониды были вытеснены браконидами (Hymenoptera, Braconidae), поэтому в кайнозойских отложениях мелкие формы ихневмонид уже довольно редки, в размерный класс с длиной переднего крыла не более 2.8 мм попадают лишь особи вида *Marjorietta minor* Kasparyan, 1994 (балтийский янтарь; подсем. Townesitinae). Учитывая наши данные, к этой же категории также следует отнести *Vorstadt ambermuseum* Manukyan, 2023 (балтийский янтарь; подсем. Hybrizontinae) и *Twangste belokobylskiji* sp. nov. Возможно, это является следствием особенностей тафономии и селективного коллекционирования включений в янтаре.

Группа апоморфий, связанных с особыми пропорциями заднего крыла. Различные состояния нервеллюса в заднем крыле имеют решающее значение в родовой и надродовой систематике пимплин (Gauld et al., 2002). В трибе Pimplini нервеллюс надломлен выше середины, тогда как у Ephialtini — часто около середины или ниже (у *Dolichomitus* и *Ephialtes* отчетливо выше). Род *Twangste* gen. nov. выделяется среди прочих пимплин по комплексу признаков строения заднего крыла: 1) цельный, криво-изогнутой формы нервеллюс, 2) отсутствие второго отрезка Cu, 3) сильно суженная в основании базальная ячейка и широкая суббазальная (последнее является следствием сужения базальной ячейки). Этот комплекс признаков редко встречается среди немногих рецентных родов пимплин, известен только у *Lissopimpla* Kriechbaumer, 1889, *Millironia* Baltazar, 1964, *Sinarachna* Townes, 1960 и *Zatypota* Foerster, 1868.

Апоморфиями также являются иглообразные мандибулы, с согнутым верхним зубцом и рудиментарным нижним. Похожие (но не идентичные) модификации можно встретить в родах группы “Polysphincta”, например, в роде *Schizopiga*. С этой же группой родов триба *Twangsteini* сближает S-образно изогнутая жилка 2cu.

Сидячее, пятиугольное зеркальце. Признак плезиоморфии, неизвестный среди рецентных пимплин, однако широко представлен в мезозойских *Labenopimplinae* Kopylov, 2010. Среди родов лабенопимплин известны самые разные формы зеркальца (Копылов, 2010). У современных пимплин зеркальце стебельчатое или открытое, реже — сидячее. При этом очевидное сходство с *Twangsteini* наблюдается в ископаемых родах *Heteropimpla* Li, Shih, Kopylov et Ren,

2019, *Labenopimpla* Kopylov, 2010, *Micropimpla* Kopylov, 2010 и *Ramulimonstrum* Kopylov, 2010.

Полная ареолизация проподеума. Отсутствие валиков на проподеуме является одним из характерных признаков рецентных пимплин, как исключение встречается только в родах *Delomerista*, *Theronia* и в группе “Polysphincta”. Мезозойское подсемейство *Labenopimplinae* также характеризуется полной ареолизацией проподеума, что служило барьером между *Labenopimplinae* и истинными пимплинами. Позже был описан род *Crusopimpla* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018 из нижнеэоценовой формации Тадуши (Kopylov et al., 2018). Как оказалось впоследствии, род имел широкую представленность на протяжении всего эоцена — были описаны его виды из формации Фур (семь видов; Klopstein, 2022; Viertler et al., 2022), из балтийского янтара (один вид; Манукян, 2023) и Флориссанта [вид *Crusopimpla rediviva* (Brues, 1910)]. Таким образом, можно утверждать, что триба *Twangsteini*, так же как *Crusopimpla*, иллюстрируют ранний этап становления подсем. Pimplinae современного облика. Ранее высказанное Копыловым (Kopylov et al., 2018) мнение о редукции валиков проподеума как о характерной черте прогрессивной эволюции пимплин получило дополнительную аргументацию. Описываемая в настоящей работе триба является еще одним доказательством филогенетической связи между мезозойскими *Labenopimplinae* и современными пимплинами. Также очевидно, что полная редукция валиков — более позднее явление.

Таким образом, триба *Twangsteini* обнаруживает очевидные связи как с мезозойскими *Labenopimplinae*, так и с рецентными пимплинами группы “Polysphincta”. В трибе имеют место как очевидные апоморфии, так и плезиоморфии. Это дает основание для отнесения ее к базальной, но в то же время специализированной и сильно продвинутой линии подсем. Pimplinae. В качестве гипотезы *Twangsteini* можно отнести к биологически угасшей линии мелких паразитов, частично занимающих нишу современных браконид. Учитывая вполне определенную близость *Twangsteini* с пимплинами группы “Polysphincta”, можно в качестве хозяев предположить взрослых пауков (Arachnida, Araneida) или их яйцевые коконы. Следовательно, необходимо говорить не о переходе группы “Polysphincta” к такой форме паразитирования, а скорее о сохранении первичных архаичных особенностей биологии этого таксона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств Государственного бюджетного учреждения культуры “Калининградский областной музей янтаря”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008а. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 2 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008б. Т. 16. № 5. С. 75–86.
- Каспарян Д.Р. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые, семейство Ichneumonidae – ихневмониды, Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Часть. 3. Л.: Наука, 1981. С. 1–32 (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. Вып. 129).
- Каспарян Д.Р., Расницын А.П. О систематическом положении *Lithoserix williamsi* Brown (Hymenoptera, Ichneumonidae) из олигоцена Колорадо (США) // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 134–135.
- Копылов Д.С. Новое подсемейство настоящих наездников из нижнего мела Забайкалья и Монголии (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 76–85.
DOI: 10.1134/S0367144519040154
- Копылов Д.С. Новое подсемейство настоящих наездников (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) из верхнего мела Дальнего Востока России // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 59–69.
- Копылов Д.С. Новые ихневмониды (Hymenoptera, Ichneumonidae) из верхнемеловых янтарей Таймырского полуострова // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 52–59.
- Манукян А.Р. Новый вид рода *Crusopimpla* Kopylov et al., 2018 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) из верхнеэоценового балтийского янтаря // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 84–91.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P., Brothers D.J. et al. Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America // Can. Entomol. 2018. V. 150. № 2. P. 205–257.
<https://doi.org/10.4039/tce.2017.59>
- Broad G.R., Shaw M.R., Fitton M.G. Ichneumonid Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae): Their Classification and Biology // Handbooks for the Identification of British Insects. L., 2018. V. 7. № 12. P. 1–37.
- Gauld I.D. Latitudinal gradients in ichneumonid species-richness in Australia // Ecological Entomol. 1986. V. 11. P. 155–161.
- Gauld I.D., Dubois J. Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids // Syst. Entomol. 2006. V. 31. P. 529–564.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.00334.x>
- Gauld I.D., Wahl D.B., Broad G.R. The suprageneric groups of the Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a cladistic re-evaluation and evolutionary biological study // Zool. J. Linn. Soc. 2002. V. 136. P. 421–485.
<https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00031.x>
- Gómez I.C., Sääksjärvi I.E., Mayhew P.J. et al. Variation in the species richness of parasitoid wasps (Ichneumonidae: Pimplinae and Rhyssinae) across sites on different continents // Insect Conservation and Diversity. 2017. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1111/icad.12281>
- Hoffeins H.W. On the preparation and conservation of amber inclusions in artificial resin // Pol. J. Entomol. 2001. V. 70. P. 215–219.
- Iakovleva A.I., Galina N.A., Mychko E.V. Late Eocene (Priabonian) dinoflagellate cysts from Primorsky quarry, southeast Baltic coast, Kaliningrad Oblast, Russia // Palynology. 2022. V. 46. № 2. P. 1–40.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2021.1980743>
- Khalaim A.I. Subfamily Pimplinae // Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. V. II. Apocrita: Parasitica / Eds. Belokobylskij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2019. Suppl. 8. P. 406–417.
- Klopfstein S. High diversity of pimpline parasitoid wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) from the lowermost Eocene Fur Formation (Denmark) // Geodiversitas. 2022. V. 44. № 23. P. 645–664.
- Kopylov D.S., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. Two new labenopimpline ichneumonids (Hymenoptera: Ichneumonidae) from the Upper Cretaceous of southern Africa // Afr. Invertebr. 2010. V. 51. № 2. P. 423–430.
- Kopylov D.S., Spasojevic T., Klopfstein S. New ichneumonids (Hymenoptera, Ichneumonidae) from the Eocene Tadushi Formation, Russian Far East // Zootaxa. 2018. V. 4442. № 2. P. 319–330.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4442.2.8>
- PBDB: Paleobiology Database [URL: <https://paleobiodb.org/#/>] (дата обращения: 4.03.2024).

Spasojevic T., Broad G.R., Sääksjärvi I.E. et al. Mind the outgroup and bare branches in total-evidence dating: a case study of pimpliform Darwin wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Syst. Biol.* 2021. V. 70. № 2. P. 322–339.

<https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa079>

Townes H.T. Genera of Ichneumonidae, Part 1 (Ephialtinae (Pimplinae), Tryphoninae, Labiinae, Adelogathinae, Xoridinae, Agriotypinae) // *Mem. Amer. Entomol. Inst.* 1969. № 11. 300 p.

Viertler A. Another one bites the dust: A new Lithoserix species (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) from the early Oligocene in France, with an evaluation of wing

morphometrics // *Fossil Record.* 2024. V. 27. № 1. P. 135–145.

<https://doi.org/10.3897/fr.27.116373>

Viertler A., Baur H., Spasojevic T. et al. Classifying fossil Darwin wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) with geometric morphometrics of fore wings // *PLoS ONE.* 2024. V. 17. № 11. P. 1–38.

<https://doi.org/10.1371/>

Wahl D.B., Gauld I.D. The cladistics and higher classification of the Pimpliformes (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Syst. Entomol.* 1998. V. 23. P. 265–298.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275570>

Twangsteini – a New Tribe of the Subfamily Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Baltic Amber

A. R. Manukyan

Kaliningrad Regional Amber Museum, Kaliningrad, 236016 Russia

New tribe Twangsteini trib. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) including a new genus *Twangste* gen. nov. with a new species *T. belokobylskiji* sp. nov. is described from Late Eocene Baltic amber. It is supposed that the tribe Twangsteini is an extinct, basal and at the same time strongly advanced phylogenetic lineage of Pimplinae. This inference is based on a number of characters of similarity with the Mesozoic subfamily Labenopimplinae and a number of features of apomorphy and plesiomorphy. Morphological similarity with the recent group of genera “*Polysphincta*” is the basis for assumption that *Twangste* developed as a parasitoid on adult spiders (Arachnida, Araneida) or in their egg cocoons, and this biology is supposed to be primary for the *Polysphincta* genus group.

Keywords: Baltic Amber, Late Eocene, Priabonian, fossils, insects, Darwin wasps, Pimpliformes, trib., gen. et sp. nov.