

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«РОССИЙСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ДРУЖБЫ НАРОДОВ»

На правах рукописи

Эль Хашаш Арафа Элсайед Абд Эльалим

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
ДИПТЕРА, ПАРАЗИТОВ ГЕМИПТЕРОИДНОГО КОМПЛЕКСА**

Специальность

4.1.3. Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Шестаков Лев Сергеевич
кандидат биологических наук

Москва 2022

Оглавление

Введение

Глава 1. Обзор литературы 5

1.1. Традиционная Таксономия Tachinidae 5

1.2. Молекулярные Исследования Tachinidae 15

1.3. Паразитические Отношения Tachinidae 18

1.4. Методы Мониторинга И Контроля Численности Вредителей 24

Глава 2. Материалы и методы 28

2.1. Морфологический Анализ 28

2.2. Молекулярный Анализ 31

2.3. Трофические Связи (Tachinidae-Pentatomidae) 32

2.4. Коммуникация И Ориентация В Системе Паразит-Хозяин 32

Глава 3. Результаты 36

3.1. Морфологический Анализ 36

3.2. Молекулярный Анализ 53

3.3. Трофические Связи (Tachinidae-Pentatomidae) 57

3.4. Анализ Вибрационных Сигналов 58

Глава 4 . Обсуждение 60

4.1. Филогентические исследования Tachinidae 60

4.2. Трофические связи (Tachinidae-Pentatomidae) 64

4.3. Анализ вибрационных сигналов 67

заключение 69

благодарности 70

Публикации	70
список литературы	72
приложение (рисунки и таблицы)	86

Введение.

Паразитические мухи семейства Tachinidae являются одним из важных естественных факторов, ограничивающим численность многих насекомых - вредителей сельскохозяйственных культур. Поскольку многие виды являются полифагами или олигофагами, то их присутствие в биоценозе может быть фактором, препятствующим проникновению инвазивных видов вредителей в новые регионы. Знание трофических связей и таксономического состава паразитических двукрылых в разных регионах мира позволит прогнозировать возможность проникновения вредителей в новые регионы и предсказывать возникновение вспышек численности. Виды-полифаги, поражающие широкий спектр хозяев могут быть использованы для разработки экологически безопасных мер борьбы.

Цели и задачи работы. Целью работы было изучение таксономического состава паразитических мух семейства Tachinidae (для выяснения филогенетических отношений между подсемействами и трибами с использованием морфологических и молекулярных данных). Изучение их трофических и экологических связей с полужесткокрылыми инфраотряда Pentatomomorpha для оценки перспектив использования этих данных при разработке биологических мер борьбы и прогнозирования возможного успешного внедрения инвазивных видов вредителей на новые территории. Оценка перспектив использования внутри и межвидовых коммуникационных сигналов тахин и клопов для разработки новых методов защиты растений и контроля численности насекомых.

Для решения были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить таксономический состав Tachinidae паразитирующих на клопах-щитниках на территории России и Египта.

2. Изучить трофические и экологические связи Tachinidae и Pentatomidae в России на и Египте на примере комплекса видов паразитирующего на вредителях сои и курурузы в этих регионах. Сопоставить списки видов для оценки возможной инвазии в новые регионы.

3. Оценить насколько эффективным барьером для инвазивных вредителей могут быть местные виды Tachinidae.

4. Оценить перспективы разработки безопасных методов защиты растений на основе полученных данных о экологии и коммуникации Tachinidae.

5. Провести экспериментальную проверку эффективности экологически безопасных методов контроля численности вредителей в поведенческих экспериментах в лабораторных условиях и оценить их эффективность.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Двукрылые семейства Tachinidae распространены всемирно и имеют важное значение как паразиты многих групп насекомых, поэтому изучение их экологии и систематики вызывает большой интерес у многих авторов.

1.1. Традиционная таксономия Tachinidae

Развитие изучения таксономического состава семейства Tachinidae происходило не равномерно. В начале 1800-х годов, было известно всего около двенадцати родов. В 1830 было описано уже 130 новых родов, относящихся к Tachinidae (Robineau-Desvoidy, 1830). При этом из них 73 рода и в настоящее время считаются валидными (O'Hara, 2012). Рядом авторов было показано, что некоторые особенности морфологии могут быть хорошими диагностическими признаками при различении таксонов Tachinidae. Так оказалось, что довольно надежным признаком является морфология и расположение крупных

торакальных щетинок (Robineau-Desvoidy, 1830). Поскольку такие щетинки гораздо крупнее обычных волосков, располагающихся на груди, для них был предложен термин "macrochetae" (Rondani, 1845). Использование расположения щетинок в систематике двукрылых оказалось настолько удачным, что позже номенклатура таких макрохет была формализована под термином "хетотаксия" (chaetotaxy) (Osten Sacken, 1881, 1884; Girschner, 1893). Некоторыми авторами (Osten Sacken, 1884), было доказано, что гипоплевральные щетинки есть лишь у части представителей Calyptrata. При этом они располагаются в виде отдельного ряда или пучка, а не хаотично разбросаны по телу. Эти данные позволили выделить семейство Tachinidae из группы Oestroidea в широком смысле (Girschner, 1893).

К началу 20 века таксономическая литература по палеарктическим двукрылым была объединена единою классификацию палеарктических двукрылых в работе *Katalog der paläarktischen Dipteren* (1907). Schizometopa были разделены на два семейства: Tachinidae и Anthomyidae (Anthomyiidae) (современные Muscoidea). Внутри Tachinidae было выделено и перечислено десять подсемейств в следующем порядке: Tachinae, Dexiinae, Rhinophorinae, Sarcophaginae, Calliphorinae, Phasiinae, Egiinae, «Hypoderminae» (Hypodermatinae), Oestrinae и «Gastrophilinae». За исключением Egiinae (в настоящее время помещенных в Muscidae), остальные группы с некоторой корректировкой относительного ранжирования очень близки к семействам, теперь относимым к группе Oestroidea (Bezzi M, and Stein P., 1907). Однако ряд авторов критиковал данные работы и считали их трудно применимыми для использования (Mesnil, 1944), что обусловлено сложностью морфологических признаков, которые возможно использовать при разработке таксономии этой группы.

Из-за сложностей диагностики некоторые авторы использовали довольно оригинальные подходы в попытках разобраться в классификации тахинид. Так в некоторых работах было предложено использовать так называемые "ограниченные роды", выделение которых было основано на авторской концепции «физиологического рода», определяемого как «естественный род», включающий «все те виды, которые могут давать плодородные скрещивания» (Townsend, 1935). Использование этого подхода означает, что каждому таксону ранга вида соответствует свой собственный таксон ранга рода (Townsend, 1935). Подобный подход создал достаточную путаницу в систематике Tachinidae, т.к. благодаря ему было описано 1555 видов из 1491 рода (Arnaud, 1958), причем из них примерно 85% родов принадлежали к Tachinidae. В настоящее время число валидных таксонов ранга вида из описанных этим методом сокращено до 544 (O'Hara, 2012). Однако большое количество родов и видов, описанное подобным методом и, очевидно, в большинстве не являющихся самостоятельными таксонами, создает определенные сложности в систематике и в настоящее время. Близкая к современной система таксона для тахинид, отличающаяся только включением Rhinophaginae была предложена (Sabrosky and Arnaud, 1965), первые составивших каталог тахинид Северной Америки.

Благодаря изучению типовых экземпляров многих видов была предложена близкая к современной классификация для неотропических Tachinidae (Wood, 1987) в которой также успешно было преодолено различие между общей классификацией неоарктических и палеарктических видов, искусственно заложенное некоторыми авторами несколько десятилетий назад (Townsend, 1935). Это было достигнуто не только за счет сокращения количества родов, но также и за счет оценки родов с использованием морфологических признаков,

разработанных для классификации голарктических видов (O' Hara and Wood, 2004).

Важным шагом в изучении морфологических признаков для разработки методов классификации тахин было открытие того факта, что Tachinidae и Dexiidae можно отличить от Sarcophagidae, Calliphoridae и Muscidae по увеличенному заднещитику (subscutellum), что оказалось очень важным шагом в классификации и дифференциации этих мух (Malloch, 1923). Это открытие позволило некоторым авторам (Villeneuve, 1933, Curran, 1934) пересмотреть свою раннюю классификацию и разделить «тахин» на три основные группы:

- 1) Tachinidae с Phasiinae, Dexiinae и Tachininae.
- 2) Sarcophagidae с Miltogramminae, Sarcophaginae и Calliphorinae.
- 3) Rhinophoridae (небольшая группа узкоспециализированных паразитоидов ракообразных изопод).

Другие авторы ограничивали термин Tachinaires только семейством Larvaevoridae (совр. Tachinidae) (Mesnil, 1939). Основным диагностическим признаком этого семейства был хорошо развитый заднещитик (subscutellum). По этой системе Rhinophorinae и Sarcophaginae были включены в состав Calliphoridae, а Larvaevoridae были разбиты на шесть подсемейств: Salmaciinae, Phorocerinae, Larvaevorinae, Ameniinae, Dexiinae и Phasiinae (включая Oestrini). Phorocerinae (Mesnil, 1939) состояли из тахинид, обладающих опушенной переднегрудкой и небольшой преаларной (постшовной супрааларной) щетинкой. В состав Phorocerinae были включены три трибы: Phorocerini, Blondeliini и Crocutini, которые до настоящего времени сохранили свое положение. Phorocerini с медиальной жилкой, имеющей угловой изгиб и теньевую складку, и Blondeliini с медиальной жилкой, имеющей закругленный

изгиб и без теневой складки, и обе с расходящимися субапикальными щетинками щитков (сходящиеся у *Crocotini* (Wood, 1972, 1985), а *Phorocerini* были переименованы в *Exoristini*.

Подсемейство *Eutachininae* выделялось некоторыми авторами в отдельный таксон в состав которого входило два подсемейства: *Goniini* и *Eutachinini* (Herting, 1957). Самки этих групп видов плохо различались по морфологическим признакам. В частности было затруднительно использовать морфологические признаки постабдомена, которые хорошо работают у других групп *Tachinidae*. Поэтому было предложено разделить их по экологическим репродуктивным стратегиям самок. Так яйцеживородящие виды были помещены в группу *Eutachinini* включающими роды *Winthemia* (Robineau-Desvoidy, 1830) и *Eutachina* (Brauer и Bergenstamm, 1890). Фактически эти таксоны совпадали с *Winthemiina* и *Phorocerina*, помещенными другими авторами в трибы *Salmaciini* и *Phorocerini*, соответственно. Яйцеживородящие (ovolarviparous) виды, сгруппированные (Mesnil, 1944) в *Blondeliina* (триба *Phorocerini*), также были отнесены к *Eutachinini*. Группа яйцекладущих (ovolarviparous) *Siphona* Meigen, 1803 (*Siphonina*, триба *Phorocerini*, Mesnil 1944) была более четко определена, но ее место в *Eutachinini* или *Goniini* не обсуждалось. Точно так же группа *Ethylla* (Robineau-Desvoidy, 1863) была включена в *Eutachininae*, но ее дальнейшее размещение не обсуждалось.

Помимо строения щетинок грудного отдела, морфологии постабдомена, различия типов экологических и репродуктивных стратегий в систематике тахинид использовались и более классические признаки. Например хорошие результаты для некоторых групп видов показывало строение гениталий самцов (Verbeke, 1962a, 1962b, 1963). В структуре мужских гениталий несколько общих типов, связанных с тремя структурами. Во-первых, связь между

базифаллусом и дистифаллусом бывает «прямой и неподвижной» (тип I) или «косвенной и мобильной» (тип II). Во-вторых, дистифаллус либо не имеет (у *Phasia* Latreille, 1804, *Ocyptera*, *Strongygaster* Macquart, 1834]), либо имеет (у *Dexia* Meigen, 1826, *Echinomyia*, *Gonia* Meigen, 1803]) продольные вентральные микроструктуры. В-третьих, «задний парамер» (прегонит) бывает трех типов: тип А, лопаточный и сенсорный; тип Б, промежуточный; и типа С, ленточные и соединительные. «это повторяющееся появление похожих структур в разных группах подразумевает параллелизм между мужскими гениталиями этих групп». На основе строения этих признаков (Verbeke, 1962a) была предложена система Tachinidae, включающая шесть подсемейств: Phasiinae были охарактеризованы на основе дистифаллуса POS-типа, тогда как другие Tachinidae имеют дистифаллус DEG-типа; Echinomyiinae (т.е. Tachininae) и Eutachininae (т.е. Exoristinae) имеют связь типа I между базифаллусом и дистифаллусом; Dexiinae и Voriinae имеют связь типа II между базифаллусом и дистифаллусом; и Dufouriinae с трибами Macquartiini и Dufourini, первая со связью типа I между базифаллусом и дистифаллусом, а вторая со связью типа II, но обе трибы имеют прегонит (Verbeke, 1963).

Сочетание данных о строении женского постабдомена и мужского постабдомена - подтверждают концепцию Dexiinae где Dexiini, Voriini и Dufouriini были объединены, чтобы сформировать Dexiinae (Herting, 1957, 1960). Хотя эта классификация отличается от предложенной позже (Verbeke, 1962a, 1963), можно увидеть, что фаллос типа II и прегонит типа С точно определяют Dexiinae в понимании Herting (Herting, 1957, 1960). Такое понимание состава подсемейства встречается и в настоящее время (например, O'Hara and Wood 2004, Cerretti 2010). Однако более поздние классификации некоторых авторов (Crosskey, 1973, 1976, 1980b; Cantrell and Crosskey, 1989) существенно отличались от предложенной в следующих отношениях:

1) Tachinae включала, помимо Tachinae sensu Herting (1984), большую часть Voriini (Mesnil, 1966) трибы Campylochitini, Parerigonini, Phyllomyini, Thelairini, Voriini и Wagneriini. Подтриба Dexiomimopsina из Voriini была включена в Leskiini (Herting, 1984; Shima, 1987).

2) «Комплекс Goniini-Carceliini-Sturmiini-Eryciini» из Goniinae (т.е. Exoristinae) не был разделен на Goniini и Eryciini в соответствии со стратегиями откладки яиц (Crosskey, 1973; Mesnil, 1975). Для этого существовали две практические причины: репродуктивные особенности большинства изученных родов были неизвестны, и разделение переопределенных Goniini и Eryciini в ключе на основе внешней морфологии было бы невозможно, даже если бы тип яйцекладки каждого рода был известен (Crosskey, 1973).

3) Dufouriinae были признаны подсемейством с трибами Dufouriini и Imitomyiini.

4) Doleschallini были признаны трибой Dexiinae; ранее относимым к Voriini.

5) Oxyphyllomyiini признаны трибой Tachinae.

6) Thelairini of Tachinae включала *Zambesina* из Exoristini (Crosskey 1973).

7) Palpostomatini и Glaurocarini признаны трибами Tachinae; Mesnil (1966) относился к обеим как к подтрибе Exoristinae.

8) Neaerini и Siphonini были включены в Exoristinae; (Mesnil, 1966) рассматривал обе группы как подтрибы Tachinini.

9) Rondanioestrini были помещены в Tachinae; (Mesnil, 1966) относился к Ронданооэстрине как к подтрибе Phasiini.

Отношения проблемных таксонов сем. Tachinidae Tachinidae представлены в Таблице 1.

Первый современный исчерпывающий количественный морфологический анализ семейства, включающего около 500 видов, был проведен в 2014 году (Cerretti et al., 2014). Этот анализ реконструировал отношения между многими основными кладами, поставив под сомнение ранее предполагаемые монофилетические группы и предложив ряд новых отношений, включая:

(1) Полифилетическая Tachinae с одной линией (Myiophasiini + Palpostomatini), являющаяся сестринской остальной части Tachinidae.

(2) Dexiinae + Phasiinae - сестра Exoristinae + (большинство) Tachinae.

(3) Phasiinae, происходящие из Dexiinae.

(4) Exoristinae, происходящие из Tachinae. Отношения внутри Exoristinae и Tachinae были плохо определены и очень чувствительны к модельным предположениям.

Из открытых данных сети "интернет" следует отметить интерактивный онлайн-ресурс по тахинидам Европы (Tschorsnig et al., 2004, <http://www.faunaeur.org/>) в рамках проекта Fauna Europaea, который позволяет обеспечить доступ к данным о названиях и распространении наиболее изученных видов. Также был создан интерактивный ключ к родам тахинид Западной Палеарктики с использованием программы MOSCH (Cerretti et al., 2012). Хотя данные ресурсы ограничиваются в основном хорошо изученными банальными видами они могут быть полезны для неспециалиста.

В настоящее время в мире насчитывается около 8592 видов Tachinidae из них в палеарктике 2112 видов 416 родов, соответственно. Интересно, что наибольшее морфологическое разнообразие наблюдается у Phasiinae и Tachinae. Таксономия тахинид продолжает развиваться в том числе и

благодаря использованию генетических данных и их сравнительному анализу с морфологией, экологическими предпочтениями и другими признаками.

Таблица 1. проблемные таксоны семейства Tachinidae.

Taxon/ Authors	<i>Acemya</i> Rob.-Des.	<i>Campylocheta</i> Rondani	<i>Dufouria</i> Rob.-Des.	<i>Euthera</i> Loew	<i>Imitomyia</i> Townsend	<i>Microphthalma</i> Macquart	<i>Oxyphyllomyia</i> Villeneuve	<i>Palpostoma</i> Rob.-Des.
Herting (1960)	Exoristinae, Acemyiini	Dexiinae, Voriini	Dexiinae, Dufouriini	—	—	Microphthalmini	—	—
Verbeke (1962,1963)	Eutachininae ¹ , Acemyini	Voriinae, Campylocheta group	Dufouriinae, Dufouriini	Voriinae, Euthera group	Dufouriinae, Macquartiini ²	Echinomyiinae ¹ , Microphthalma group	—	Dufouriinae, Macquartiini ²
Sabrosky & Arnaud (1965)	Goniinae ³ , Acemyini	Tachininae, Campylochetini	—	Phasiinae, Eutherini	Phasiinae, Imitomyiini	Proseninae, Dexillini	—	[Phasiinae, Palpostomatini]
Mesnil (1966)⁴	Exoristini, Acemyina	Voriini, Campylochetina	Voriini, Dufouriina	Phasiini, Eutherina	Phasiini, Imitomyina	Tachinini, Microphthalmina	Voriini, Oxyphyllomyina	Exoristini, Palpostomatina
Guimarães (1971)	[Goniinae, Acemyini]	Tachininae, Campylochetini	—	Phasiinae, Eutherini	—	Proseninae, Dexillini	—	—
Crosskey (1973, 1976, 1980, 1984)	Goniinae, Acemyini	Tachininae, Campylochetini	[Dufouriinae , Dufouriini]	Phasiinae, Eutherini	Dufouriinae, Imitomyiini	Tachininae, Microphthalmini	Tachininae, Oxyphyllomyiini	Tachininae, Palpostomatini
Herting (1984), Herting & Dely- Draskovits (1993)	Exoristinae, Acemyini	Dexiinae, Voriini	Dexiinae, Dufouriini	Phasiinae, Eutherini	—	Tachininae, Microphthalmini	—	—
Cantrell & Crosskey (1989)	Goniinae, Acemyini]	Tachininae, Campylochetini	—	Phasiinae, Eutherini	—	Tachininae, Microphthalmini	—	Tachininae, Palpostomatini
Shima (1989)	—	—	—	Dexiinae	—	—	—	—
Ziegler (1998)	Exoristinae, Acemyini	Dexiinae, Voriini	Dexiinae, Voriini	Phasiinae, Eutherini	—	Tachininae, Microphthalmini	—	Tachininae, Palpostomatini

Richter (2004)	Exoristinae, Acemyini	Dexiinae, Voriini	Dexiinae, Dufouriini	Phasiinae, Eutherini	Phasiinae, Imitomiyiini	Microphthalmini	—	—
O'Hara & Wood (2004)	Tachininae, Acemyini	Dexiinae, Campylochetini	Dexiinae, Dufouriini	Dexiinae, Eutherini	Dexiinae, Imitomiyiini	Tachininae, Megaprosopini	—	Dexiinae, Palpostomatini
O'Hara и др.. (2009)	Tachininae, Acemyini	Dexiinae, Campylochetini	Dexiinae, Dufouriini	Dexiinae, Eutherini	Dexiinae, Imitomiyiini	[Tachininae, Megaprosopini]	Tachininae, Leskiini	Tachininae, Palpostomatini
Cerretti (2010)	Exoristinae, Acemyini	Dexiinae, Voriini	Dexiinae, Dufouriini	Dexiinae, Eutherini	[Dexiinae, Imitomiyiini]	Tachininae, Megaprosopini	—	—

Taxon/ Authors	<i>Rondanioestrus</i> Villeneuve	<i>Strongygaster</i> Macquart	<i>Thelaira</i> Rob.-Des.	Goniini	Neaerini	Siphonini	Voriini
Herting (1960)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	Goniini s. lat. ⁵	Echinomyiinae, Echinomyiini	Exoristinae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Verbeke (1962,1963)	Phasiinae, Strongygastrini ⁶	Phasiinae, Strongygastrini ⁷	Dexiinae, Thelairini	Goniini s. lat. ⁵	Echinomyiinae ¹ , Gymnocheta group	—	Voriinae
Sabrosky & Arnaud (1965)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Thelairini	Goniini (restricted) ⁶	Goniinae, Siphonini, Neaerina	Goniinae, Siphonini, Siphonina	Tachininae, Voriini
Mesnil (1966)⁴	Phasiini, Rondaniooestrina	Phasiini, Strongygastrina	Voriini, Thelairina	Goniini s. lat. ⁵	Tachinini, Neaerina	Tachinini, Siphonina	Voriini s. lat.
Guimarães (1971)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Thelairini	Goniini (restricted) ⁵	[Goniinae, included in Siphonini]	Goniinae, Siphonini	Tachininae, Voriini
Crosskey (1973, 1976, 1980, 1984)	Tachininae, Rondaniooestrini	—	Tachininae, Thelairini	Goniini (restricted) ⁵	Goniinae, Neaerini	Goniinae, Siphonini	Tachininae, Voriini
Herting (1984), Herting & Dely-Draskovits (1993)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Cantrell & Crosskey (1989)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	Goniini (restricted) ⁵	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Shima (1989)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	—	—	Dexiinae, Voriini

Ziegler (1998)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Richter (2004)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
O'Hara & Wood (2004)	—	Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
O'Hara et al., (2009)	—	Tachininae, Strongygastrini	Dexiinae, Thelairini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Cerretti (2010)	—	Tachininae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini	microtype Goniini	Tachininae, Neaerini	Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Cerretti (2014)		Phasiinae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini			Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Blascke et al., (2018)			Dexiinae, Voriini			Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini
Stireman et al., (2019)		Tachininae, Strongygastrini	Dexiinae, Voriini			Tachininae, Siphonini	Dexiinae, Voriini

1.2. Молекулярные исследования Tachinidae

Первые молекулярные исследования, посвященные тахинидам, появились в начале 21 века. Молекулярное систематическое исследование отношений внутри неоарктических членов подсемейства Exoristinae, проведенное с использованием 28S рДНК и EF-1 α , выявило несколько триб, включая Winthemiini, Exoristini и Blondeliini (Stireman, 2002a). Этот анализ подтвердил монофилию Tachinidae и Exoristinae, однако ни Tachininae, ни Phasiinae не были реконструированы как монофилетические. Следует отметить, что результаты лишь частично совпадали с данными, полученными на основе морфологии, особенно в том, что они не подтверждали монофилию Goniini. Переоценка тех же данных с использованием байесовского анализа (Stireman, 2005) так же не

дала убедительного консенсусного дерева, предполагающего, что выбранные гены могут не подходить для вывода о отношениях внутри Tachinidae. Впоследствии в той же группе по-разному использовали четыре гена (16S, 18S, 28S) в анализе палеарктических Exoristinae и смогли определить каждую из основных составляющих триб, включая микротип яйцекладки Goniini (Tachi, Shima, 2010). Результаты во многих отношениях были схожи с результатами Stireman (2002, 2005), хотя монофилия Goniini была поддержана. Однако в обоих этих исследованиях отношений между подсемействами и внутри подсемейств, отличных от Exoristinae, были представлены лишь несколькими экземплярами и плохо поддерживались. В другой работе исследовали девять областей генов, чтобы сделать вывод о родстве внутри Calyptratae и особенно Oestroida (Kutty et al., 2010). Согласно этому исследованию Tachinidae получались либо монофилетическими, либо нет, в зависимости от типа проведенного анализа, т.е. результат можно было трактовать двояко. Однако, использование широкого набора разнообразных локусов позволило получить довольно надежную реконструкцию отношений между подсемействами тахинид, что в значительной степени подтвердило результаты Cerretti (Cerretti et al., 2014) о том, что Polleniinae (подсемейство Calliphoridae, возведенное в семейство), являются сестринской кладой Tachinidae (Winkler et al., 2015). Была оценена филогенетическая полезность девяти генов, включая как традиционно используемые для филогенетического анализа гены (CO1 мтДНК, 28S рДНК), так и недавно разработанные гены, кодирующие ядерные белки (CAD, LGL, MCS, MAC). Филогенетические находки, основанные на ограниченном наборе таксонов, включают: тесную связь между Tachinidae и подсемейством калифорид Polleniinae, монофилию Tachinidae и подсемейства Exoristinae и Dexiinae, подсемейства Dexiinae + Phasiinae и Tachininae + Exoristinae и надежное филогенетическое размещение несколько загадочных родов

Strongygaster, *Euthera* и *Ceracia*. Более избирательный набор высокоинформативных генов был способен более точно идентифицировать области филогении, которые испытали быстрое излучение клонов, более точно отображая их филогенетический контекст.

Представители подсемейства Phasiinae являются одними из важных паразитоидов Heteroptera, на которых недавно провели первый молекулярный систематический анализ Phasiinae, включая 128 всемирных таксонов (80 родов) и ядерные данные, представляющие четыре гена: CAD, LGL, MAC и MCS (Blaschke et al., 2018). Это наиболее устойчивая молекулярная филогения Phasiinae, твердо устанавливающая состав Phasiinae и составляющих ее триб и признающая Dexiinae сестринской группой Phasiinae. Подсемейство определенных таксонов уверенно определено, включая Eutherini, Epigrimyini, *Litophasia* Girschner, 1887, в пределах Dexiinae, а также Strongygastrini и Parerigonini в пределах Phasiinae. Члены трибы Phasiini перераспределены: *Cistogaster* Latreille, *Clytiomya* Rondani, *Ectophasia* Townsend, *Eliozeta* Rondani и *Euclytia* Townsend переданы Gymnosomatini; *Opesia* Robineau-Desvoidy к Strongygastrini; и *Xysta* Meigen к Xystini. Точно так же члены Parerigonini рассматриваются как принадлежащие к Parerigonini (*Parerigone* Brauer, *Zambesomima* Walker), *Cylindromyiini* (*Australotachina* Curran, *Pygidimyia* Crosskey, *Neobrachelia* Townsend) или newtribe Zitini (*Zita* Curran, *Leverella* Baranov). *Penthosia* van der Wulp переносится из *Cylindromyiini* в Hermyini. Была идентифицирована единственная потенциально однозначная морфологическая синапоморфия Phasiinae, удлиненная медиальная пластинка гипандрия у самцов.

Похожие исследования были проведены и другими авторами по изучению филогении тахинид путем расширения выборки и анализа на семейство

Tachinidae в целом. (Stireman et al., 2019). На данный момент это самая надежная молекулярная филогения для большинства групп тахинид и включающая большую выборку из более чем 500 таксонов со всего мира. В ней использованы ядерных локуса (28S, CAD, MAC и MCS). Интересно, что группа Polleniidae, паразитирующая на дождевых червях, оказалась сестринской Tachinidae. В частности, такие трибы тахин как Macquartiini и Myiophasiini образуют сестринскую кладу для всех других тахинид, а клада Palpostomatini реконструируется как сестринская Dexiinae + Phasiinae.

1.3. Паразитические отношения Tachinidae

По оценкам различных авторов около 25% всех видов насекомых являются паразитоидами (Godfray, 1994), а поскольку сами насекомые составляют примерно 80% всех обнаруженных в настоящее время видов, паразитоиды могут составлять до 20% всего животного мира (Smith et al., 2007). При этом все тахиниды являются паразитами насекомых и некоторых других групп животных.

Изучение паразитоидного образа жизни тахинид показало, что личинки классифицируются как паразитоиды-коинобионты, т.е. их хозяева продолжают питаться и расти, пока они развиваются внутри (Askew and Shaw, 1986). Они питаются гемолимфой и тканями хозяина, переходя к жизненно важным органам лишь на последней стадии перед метаморфозом. По достижении конца личиночной стадии они выходят из тела хозяина, окукливаются, как правило свободно, насекомое хозяин практически всегда погибает (Cerretti et al., 2014; Stireman et al., 2006).

Приспособления к паразитизму внутри семейства настолько специфические, что для систематики тахинид использовались и данные о репродуктивных стратегиях самок. Так в состав Goniini включали виды с двумя

репродуктивными моделями (Herting, (1957)). В первом случае самки откладывают яйца на кормовые растения хозяев. Эти яйца вылупляются только после того, как произойдет их поедание потенциальным хозяином под воздействием ферментов кишечника. Биология этих видов была подробно изучена в результате более ранних исследований (Sasaki 1887, Townsend 1908, 1911; Pantel, 1910). Остальные Goniini (Herting, 1957) были в основном яйцеживородящими видами, за исключением нескольких живородящих (larviparous) видов, откладывающих личинок на хозяина. Такое различие экологических стратегий оставляет открытым ряд важных вопросов, связанных с разными стратегиями размножения. Например, появляется важный вопрос на что ориентируются самки при откладке яиц: на само кормовое растение (его форму, выделяемые им химические соединения, спектр отраженного от поверхности света или что то иное) или на стимулы, оставляемые на растении потенциальным хозяином такие как феромоны, гидрокарбонаты кутикулы, изменение химического состава растения при повреждении фитофагом или акустические и визуальные стимулы. Подобные данные могли бы быть использованы в следующих работах не только как дополнительные признаки для различения близких таксонов, но и в практических целях. Например, для разработки мер привлечения потенциальных энтомофагов на растение. В настоящее время ответы на эти вопросы во многом остаются неизвестными.

Тем не менее было показано, что во время определения местонахождения хозяина тахиниды реагируют на различные сенсорные стимулы (Godfray, 1994), например некоторые виды ориентируются на призывные песни самцов своих жертв. Однако вопрос какие именно стимулы при поиске и распознавании хозяина являются решающими остается открытым (Godfray, 1994; Vet et al.,1991). Паразитоиды, которые развили способность обнаруживать сигналы дальнего действия, такие как внутривидовые

коммуникационные сигналы (молекулы феромонов, брачные песни и т. д.), по сути, способны полностью отказаться от необходимости поиска среды обитания хозяина и сосредоточиваться на местонахождении хозяев. Например, тахиниды из трибе Ormini обладают развитыми тимпанальными органами, которые позволяют им ориентироваться на призывные песни насекомых-хозяев (Cade, 1975; Robert et al., 1996). Точно так же представители подсемейства Phasiinae используют производимые самцами половые феромоны своих хозяев в качестве кайромонов для поиска хозяина. Кайромоны - это химические вещества, выделяемые одним организмом, которые перехватываются другим организмом, обычно за счет источника (Aldrich et al., 1995; Aldrich et al., 2006). Сообщается, что многие тахиниды имеют несколько ассоциаций-хозяев, а некоторые виды являются широкими полифагами. Например, вид *Compsilura concinnata* способен использовать почти на 200 видов хозяев (Arnaud, 1978).

Интересно отметить, что эффективность поиска жертвы по ее видоспецифическим сигналам может быть такова, что приводит к быстрым формам естественного отбора. Так на нескольких видах гавайских сверчков, как местных, так и завезенных было показано, что при внедрении в биоценоз тахинид за довольно короткий срок в разных популяциях доля поющих самцов либо значительно снизилась, либо они исчезли вовсе и перешли на использование вибрационных сигналов для привлечения самки. При этом в популяциях, где сохранились поющие самцы их зараженность тахинами составляла до 98 % в то время как не поющие самцы практически не заражались паразитами .

Большая часть данных о поведении, экологии и истории эволюции тахинид, получена благодаря исследованиям, изучающим их возможное использование

для борьбы с вредителями (Grenier, 1988). Многие виды тахинид успешно использовались в качестве агентов биологической борьбы для сокращения популяций инвазивных насекомых. Первое использование тахинид для прикладной биологической борьбы относится к началу 20 века (DeVach, 1974). С тех пор для этой цели использовалось более 100 видов тахинид (Greathead, 1986; Grenier, 1988). Тахины использовались в том числе и для борьбы с такими видами опасных вредителей, как непарный шелкопряд, коричневохвостый мотылек, кокосовый мотылек, кукурузный червь (Grenier, 1988), озимый мотылек (Kimberling et al., 1986), кукурузный мотылек (Baker et al., 1949).

Подробно описаны ассоциации хозяев таксонов тахинид, обобщенные для большинства регионов: в Северной Америке (Arnaud, 1978), в Великобритании (Belshaw, 1993), в Австралии (Crosskey, 1973), в Восточном регионе (Crosskey, 1976), в Южной Америке (Guimaraes, 1977), в западной части Палеарктики (Herting, 1960) и в Японии (Shima, 1999). Самые строгие ассоциации между тахонидами и группами хозяев - это Phasiinae, ограниченные гетероптерными хозяевами и Rutiliini хозяевами-скарабеем. Другие широкие ассоциации включают Scarabaeidae в качестве хозяев Dexiini, Lepidoptera в качестве хозяев для большинства Tachinae и Exoristinae (а также Voriini из Dexiinae) и Orthoptera в качестве хозяев для Ormiini. Однако даже там, где возникают эти широкие ассоциации, часто бывает мало филогенетического сигнала при использовании хозяином на более тонких уровнях (Stireman, 2002b; Stireman and Singer, 2003).

Многие тахиниды атакуют экзофитных гусениц или других личинок голометаболических насекомых, которые экологически и морфологически сходны с гусеницами, таких как личинки пилильщиков и жуков-хризомелид (Eggleton and Belshaw, 1992). Кроме того, анализируя данные о хозяевах

палеарктических видов, Eggleton & Gaston (Eggleton, Gaston, 1992) и Belshaw (Belshaw, 1994) обнаружили сильную корреляцию между количеством тахинид и количеством хозяев, что свидетельствует о широко распространенной полифагии у тахинид. Tachinidae обладают рядом дополнительных признаков, которые могут позволить широкие диапазоны хозяина, в том числе внешних яйцекладок, не обнажить беззащитные стадии яйца на иммунную защиту хозяев, быстрое развитие личинок и яйцекладки на хозяин посещаемых подложек. Представление о том, что быстрое личиночное развитие тахинид может способствовать полифагии, подтверждается открытием, что виды, демонстрирующие синхронность развития с хозяевами, имеют значительно более узкие диапазоны хозяев, чем те, у которых эта синхронность отсутствует (Belshaw, 1994). В то же время было обнаружено, что фазиины используют исключительно Heteroptera в качестве хозяев, что делает их наиболее ограниченным по хозяевам подсемейством Tachinidae и они используют производимые самцами половые феромоны своих хозяев в качестве кайромонов для поиска хозяев (Aldrich et al., 1995; Aldrich et al., 2006).

Предыдущие исследования эволюционных ассоциаций тахинид и диапазонов их хозяев, предполагали, что они, в отличие от многих паразитоидов перепончатокрылых, не сильно ограничены физиологической пригодностью или защитными механизмами хозяина (Vinson and Iwantsch, 1980). Ряд авторов предполагает, что выбор видов-хозяев тахинид может быть более тесно связан с их экологией (например, использованием среды обитания), чем с их филогенетическим сходством (Belshaw, 1994; Crosskey, 1980; Eggleton and Gaston, 1992; Feener and Brown, 1997). Это наблюдение проистекает из очевидной экологической и эволюционной гибкости ассоциаций тахинид-хозяин и подтверждается сильным влиянием видов растений-хозяев на уровень паразитизма тахинидами в различных системах

(Felland, 1990; Iwao et al., 2001; Lill et al., 2002). Это можно объяснить использованием тахинидами относительно специфических сигналов для определения места обитания хозяина (Roland et al., 1995) и, оказавшись в соответствующей среде обитания, использованием относительно неизбирательных сигналов для определения местоположения.

Механизмы, с помощью которых большинство тахинид находят и выбирают хозяев, недостаточно изучены. Довольно скудная информация о видах, у которых взрослые особи не контактируют напрямую с хозяином. Доступная информация о небольшой доле изученных видов указывает на то, что тахиниды способны использовать широкий спектр обонятельных, зрительных, слуховых и тактильно-хемосенсорных сигналов для определения местонахождения своих хозяев. Несколько исследований показали, что поведение тахинид при откладывании яиц может быть вызвано в ответ на тактильно-хемосенсорные сигналы, связанные с кутикулой хозяина (Burks and Nettles, 1978; Elsey and Rabb, 1970), недавно поврежденными листьями хозяином. В этих случаях самки используют хемосенсоры на передних лапках (Mondor and Roland, 1998; Roth et al., 1978), которые могут функционировать аналогично хемосенсорам на длинных антеннах многих перепончатокрылых паразитоидов. Такое объяснение может объяснить «барабанный бой» лапок по хозяину, наблюдаемый у видов *Exorista* (Stireman . 2002b; Stireman and Singer, 2003).

Использование молекулярных маркеров для оценки специфичности агентов биологической борьбы с хозяином было новым подходом, который может оказаться полезным в следующих исследованиях, чтобы гарантировать выбор и высвобождение агентов, которые имеют минимальное влияние на нецелевые виды хозяев (Smith et al., 2007).

Основными хозяевами Phasiinae являются клопы, многие из которых являются важными экономически значимыми сельскохозяйственными вредителями, включая *Nezara viridula* Linnaeus, *Euschistus servus* Say и *Lygus lineolaris* Beauvois (Coquillett, 1897; Arnaud 1978). Есть данные, что фазиины также могут атаковать инвазивных вредителей таких как *Halyomorpha halys*, (Aldrich et al. 2006) и *Megacopta cribraria* (Golec et al. 2015). Некоторые авторы считают, что многие фазиины более чувствительны к сигналам своего хозяина, чем сами хозяева (Aldrich et al, 1989). Из-за своей отличительной способности использовать различные сигналы хозяев, фазиины имеют большие перспективы в качестве агентов биологической борьбы, но редко используются как таковые из-за их запутанной таксономии и трудной идентификации. Прогнозирующая и хорошо обоснованная таксономия Phasiinae обеспечит плодородную основу для будущих исследований в области биологического контроля, совместной эволюции межвидовых комплексов, феромонных аттрактантов и тритрофных экологических взаимодействий.

1.4. Методы мониторинга и контроля численности вредителей.

В настоящее время традиционные методы мониторинга и контроля численности вредителей становятся менее эффективными. При длительном применении инсектицидов насекомые могут вырабатывать к ним устойчивость и их приходится применять в более высоких концентрациях, что сказывается на качестве и безопасности продукции. Существует мнение, что продукция, произведенная с применением большого количества пестицидов может служить одной из причин возросшего количества онкологических заболеваний и аллергических реакций. В связи с этим во многих странах нарастает тенденция перехода к органическому земледелию и новым методам

мониторинга и контроля численности вредителей. Одним из таких методов является использование вибрационной коммуникации насекомых для их обнаружения или управления поведением (de Groot et al., 2010, Avosani et al., 2020).

В связи перемещением между странами больших партий сельскохозяйственной продукции, семенного и посадочного материала, возросшим числом транспортных перевозок, которые могут служить путем проникновения опасных карантинных вредителей (таких как гватемальская картофельная моль, коричнево-мраморный клоп, и другие карантинные виды) существующие методы досмотра и диагностики не всегда являются достаточными. В случаях с посадочным материалом, необработанной древесиной и т.д., вредители могут быть скрыты в твердых субстратах и их визуальное обнаружение затруднено либо, в некоторых случаях, невозможно. Для таких субстратов могут быть эффективны акустические методы мониторинга. При этом всегда есть опасность, что инвазивные виды могут оказать существенное влияние на экосистему и нанести непредсказуемый экономический ущерб. Так проникший на юг Италии опасный инвазивный вредитель *Halyomorpha halys* (Stål), повреждающий широкий спектр растительных культур, уже в 2017-18 годах уже был обнаружен на севере страны (Malek et al., 2019).

При этом многие виды, обычные для средней полосы России в странах Европы являются вредителями и могут наносить серьезный ущерб (Panizzi et al., 2000). Развитию сельского хозяйства в новых перспективных регионах могут препятствовать в том числе и высокие риски перехода таких видов с дикорастущих растений на новые сельскохозяйственные сорта. Иногда возникают ситуации, когда вид, ранее не рассматривавшийся как

потенциальный вредитель по различным причинам переходит на культурные растения и значительно снижает их продуктивность. Так при органическом производстве семян неожиданно стал вредить считавшийся до этого безопасным клоп *Scaphosoma fuscispinus*, снизив производство семян лука-порея на 50 %, что потребовало разработки мер контроля численности вредителя (Zollinger et al., 2021).

Этот комплекс причин определяет необходимость поиска и развития новых методов контроля численности вредителей (Panizzi et al., 2000).

Так на малом мучном хруще была изучена эффективность агрегационного феромона для привлечения в ловушки, пропитанные штаммами патогенных для насекомых микроорганизмов. Исследования показали, что феромон эффективно привлекал вредителей в ловушки и может быть рекомендован для улучшения их эффективности (Hassemer et al., 2020).

Однако насекомые могут вырабатывать устойчивость не только к инсектицидам, но и к патогенным микроорганизмам, в связи с чем необходимы дополнительные методики контроля численности. Одним из таких методов является использование коммуникационных сигналов насекомых, для контроля за их поведением. Акустический метод контроля по степени воздействия на окружающую среду является наиболее безопасным. Более того, появляется все больше данных о его перспективности и способности повышать эффективность таких традиционных методов, как клеевые и феромонные ловушки (Suckling et al., 2019).

Вибрационные методы борьбы с вредителями включают манипуляцию брачным поведением целевых видов. Разработка таких техник требует глубокого понимания процесса формирования пар и роли коммуникационных сигналов на каждом этапе взаимодействия особей (Avosani et al., 2021). Так на

Bactericera cockerelli (Hemiptera: Triozidae) было показано, что вибрационные сигналы являются необходимым условием успешного взаимодействия самцов и самок и могут быть использованы для контроля численности (Avosani et al., 2021).

Эффективность вибрационных методов борьбы с вредителями была показана и на других видах полужесткокрылых, использующих вибрационные сигналы. Так на *Philaenus spumarius*, важном переносчике бактерии *Xylella fastidiosa*, вызывающей заболевания винограда, оливковых деревьев и других растений было показано, что для успешного формирования пар обязательно установление вибрационного дуэта самца и самки (Avosani et al., 2020). Авторы предполагают, что дальнейшее изучение коммуникации этого вида позволит разработать акустические методы управления поведением.

Предположение, что анализ видоспецифичных вибрационных сигналов насекомых может быть использован не только для мониторинга распространения видов-вредителей, но и для нарушения их спаривания подтверждается и на других видах. Так, например, для *Diaphorina citri* Kuwayama, 1908, вредителя цитрусовых, был разработан прототип устройства, имитирующего вибрационные сигналы самок, который эффективно привлекал самцов в ловушки (Hartman, Rohde, etc., 2017).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Морфологический Анализ

Сбор живого материала был необходим для получения репрезентативной выборки достаточного количества видов из каждого подсемейства Tachinidae. Подробный список изученных и использованных для анализа таксонов представлен в Таблице 1 (Приложение).

Кроме того, проводился сбор живого материала в полевых условиях. Для получения живого материала использовались следующие методики сбора: ручной сбор при помощи энтомологического сачка, сбор в различные типы стационарных ловушек (ловушка Малеза, ловушки с фиксирующей жидкостью). Выведение мух из зараженных особей клопов, собранных на кормовых растениях.

Основные регионы сбора: Россия (Московская область) (Серпухов, 54.885697° N, 37.511053° E) (Всходы, 54.9745° N, 37.5444° E) (Данки, 54.915668, 37.568996) с июня по конец августа 2020 г.г., Египет (Ашмун, Монофия, 30.3059° N, 31.1021° E) октябрь - ноябрь 2020 г., Панама (17. Май, 2019, Nueva California (8°50'45.7"N,82°41'25.8"W) (Точки сбора описаны в Табл. 2).

Среди отобранных для получения репрезентативных образцов Tachinidae (всего было проанализировано 126 экземпляров) из четырех подсемейств (Dexiinae, Exoristinae, Phasinae, Tachininae) и 30 родов в 20 трибах, которые распределены следующим образом: три трибы Dexiinae (пять родов и семь видов), три трибы Exoristinae (пять родов и пять видов), пять триб Phasiinae (пять родов и семь видов) и девять триб Tachininae. Выбор внешних таксонов для сравнительного анализа базировался на основании данных предыдущих

исследований филогении двукрылых (Stireman, 2002a; Tachi and Shima, 2010; Cerretti et al., 2014; Stireman et al., 2019). Всего было использовано 42 таксона: 40 для внутрigrупповых сравнений и 2 в качестве аутгрруппы: Calliphoridae (один вид), Polleniidae (один вид) (Табл. 2).

Все образцы были сохранены в коллекции (Коллекция Эль Хашаша) для уточнения идентификации и дальнейшей работы с морфологическими признаками.

Морфологическая Идентификация собранных образцов из России производилась по определителю (Зими́на Л. С. et al. в 1970 г, Рихтер, В. А. В 2004 и Cerretti et al, 2012), и данным сети интернет - сайт

Таблица 2. Список таксонов, включенных в филогенетический анализ

Семейство	Подсемейство	Триба	Род	Число видов	Место сбора
Tachinidae	Dexiinae	Dexiini	<i>Estheria</i>	1 вид	Россия, Данки
Tachinidae	Dexiinae	Dufouriini	<i>Rondania</i>	2 вида	Россия, Данки
Tachinidae	Dexiinae	Voriini	<i>Athrycia</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Dexiinae	Voriini	<i>Thelaira</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Dexiinae	Voriini	<i>Voria</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Exoristinae	Blondelliini	<i>Admontia</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Exoristinae	Eryciini	<i>Bactromyia</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Exoristinae	Eryciini	<i>Prooppia</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Exoristinae	Eryciini	<i>Drino</i>	1 вид	Египет, Монофия
Tachinidae	Exoristinae	Goniini	<i>Elodia</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Phasiinae	Cylindromyiini	<i>Cylindromyia</i>	2 вида	Россия, Вскходы и Египет, Монофия
Tachinidae	Phasiinae	Gymnosomatini	<i>Gymnosoma</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Phasiinae	Gymnosomatini	<i>Ectophasia</i>	1 вид	Россия, Вскходы
Tachinidae	Phasiinae	Phasiini	<i>Phasia</i>	2 вида	Россия, Вскходы
Tachinidae	Phasiinae	Leucostomatini	<i>Leucostoma</i>	3 вида	Россия, Данки и Египет, Монофия
Tachinidae	Tachininae	Macquartini	<i>Macquartia</i>	2 вида	Россия, Египет
Tachinidae	Tachininae	Minthoini	<i>Mintho</i>	1 вид	Египет, Монофия
Tachinidae	Tachininae	Nemoraieini	<i>Nemoraea</i>	1 вид	Россия, Вскходы

Tachinidae	Tachininae	Siphonini	<i>Goniocera</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Tachininae	Siphonini	<i>Peribaea</i>	1 вид	Россия, Данки И Египет, Монофия
Tachinidae	Tachininae	Siphonini	<i>Siphona</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Tachininae	Siphonini	<i>Actia</i>	1 вид	Россия, Данки
Tachinidae	Tachininae	Loewiini	<i>Loewia</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Tachininae	Ernestini	<i>Synactia?</i>	1 вид	Россия, Данки
Tachinidae	Tachininae	Leskini	<i>Bithia</i>	2 вида	Россия, Серпухов
Tachinidae	Tachininae	Strongygastrini	<i>Strongygaster</i>	1 вид	Россия, Вскоды
Tachinidae	Tachininae	Tachinini	<i>Nowickia</i>	2 вида	Россия, Вскоды
Tachinidae	Tachininae	Tachinini	<i>Unidentified</i>	1 вид	Панама, Nueva California
Tachinidae	Tachininae	Megaprosopini	<i>Dexiosoma</i>	1 вид	Россия, Серпухов
Tachinidae	Tachininae	Megaprosopini	<i>Microphthalma</i>	2 вида	Египет, Монофия
Calliphoridae	Calliphorinae	---	<i>Calliphora</i>	1 вида	Россия, Серпухов
Polleniidae	Polleniinae	---	<i>Pollenia</i>	1 вида	Россия, Серпухов

http://www.tachinidae.eu/free/default_moschweb (для идентификации палеарктических родов Tachinidae). В дополнение к неопубликованной диссертации (Negm, F., 1987) для образцов из Египта.

Для сравнительного таксономического анализа на взрослых особях был отобран 121 морфологический признаков (S1, Приложение). Выбор признаков был основан на собственных данных и, в том числе, на предыдущих таксономических и филогенетических исследованиях в целях возможности сравнения результатов (Shima, 1996; Cerretti и др., 2012, 2014; Lopes и др., 2019). Признаки строения копулятивного аппарата самцов в основном основывались на списке, представленном в работе Tschorsnig (1985) (Это всестороннее исследование постабдомена самцов, проведенное Tschorsnig (1985), использующее сравнительный подход, описывающее структуры, составляющие постабдомен самцов, детализируя вариации в пределах семейства и обсуждая в конце каждой таксономической группы доказательства родства). Выбор остальных признаков основан на личных данных автора работы. Все признаки считались неупорядоченными (Fitch, 1971). Матрица данных (Табл. 3. Приложение) была построена с использованием Winclada

v.1.00.08 (Nixon, 2002). Анализ проводился с помощью программы TNT v.1.1 (Goloboff и др., 2003).

2.2. Молекулярный Анализ

Для молекулярного анализа использовали наибольшее количество последовательностей гена **COI** (мт ДНК) для видов тахинид, противоположных видам (родам), собранным нами в России и Египте (Табл. 2). Для анализа мы использовали 73 нуклеотидные последовательности, взятых из базы **NCBI**, номера последовательностей в базе данных представлены в Табл. 4 (Приложение). Мы использовали ген **COI**, чтобы оценить его пригодность как традиционного маркера для выявления филогенетических отношений в пределах семейства Tachinidae. Некоторыми авторами использовался только **COI** (Winkler et al, 2015). Выравнивание последовательностей и анализ выполняли с помощью программы **MEGAX** (Kumar et al., 2018).

2.3. Трофические связи (Tachinidae-Pentatomidae)

Живые образцы Pentatomidae были собраны методом кошения энтомологическим сачком и вручную на посадках сельскохозяйственных культур (сои и кукурузы). Для изучения трофических взаимоотношений (Tachinidae-Heteroptera) (паразит-хозяин) было собрано 54 экземпляра клопов из Египта (14 образца) и России (40 образцов). Список видов представлен в таблице 5 (Приложение).

Зараженных личинок клопов выращивали в лаборатории до момента выхода паразитоида. Для выкармливания использовали кормовое растение на котором были собраны насекомые. Каждую инфицированную особь Heteroptera мы помещали в небольшие контейнеры размером 15x15x15см с веточкой кормового растения и ежедневно проверяли. Кормовые растения по мере усыхания заменялись на свежие. Личинки мух окукливались за два месяца, а выход имаго в среднем происходил через 2 недели после окукливания. Клопов из которых были выведены паразитические двукрылые сохраняли в коллекции для дальнейшей идентификации.

Взрослых тахинид фиксировали в этилацетате и готовили к идентификации. Паразитические двукрылые были идентифицированы с использованием определителей в (Tschorsnig and Herting, 1994, Tschorsnig and Richter, 1998) а часть видов Heteroptera были идентифицированы Шестаковым Л. С.

Кроме того, было отмечено количество зараженных клопов и общее количество клопов каждого вида для расчета уровня паразитизма. (количество зараженных было разделено на общее количество собранных клопов для одного и того же вида)

2.4. Коммуникация и ориентация в системе паразит-хозяин

Для изучения коммуникации в системе паразит-хозяин (Tachinidae-Pentatomidae) использовали разработанную нами ранее методику записи и анализа коммуникационных сигналов насекомых и разработки искусственных стимулов. Методика описана в наших предыдущих работах: Shestakov, 2015; Шестаков, А. Эль Хашаш, 2020 г.; Шестаков, А. Эль Хашаш, 2021 г.

Регистрация сигналов. Для записи сигналов был использован лазерный виброметр PDV 100 (Polytec, Germany). Портативный лазерный виброметр PDV 100 разработан в том числе и для регистрации низкоамплитудных вибраций живых объектов. Его преимущества по сравнению с другими типами датчиков: минимальное влияние на объект, высокая защита от помех; возможность измерять механические колебания сложной формы на больших расстояниях от объекта измерения (до 100 м, в реальном применении - несколько метров); отсутствие искажения сигнала в зависимости от параметров внешней среды (в отличие от пьезоэлектрических датчиков); сравнительная компактность и автономность, небольшой вес для работы в полевых условиях.(Шестаков, А. Эль Хашаш, 2020 г.; Шестаков, А. Эль Хашаш, 2021 г.).

Однако, в некоторых условиях лазерный виброметр использовать затруднительно, например для записи сигналов в густом переплетении растений или при плохих погодных условиях в полевых условиях. В таких случаях для записи использовали головку звукоснимателя ГЗК-661. Большим плюсом пьезоэлемента является простота и скорость крепления датчика, т.е. он необходим прежде всего для записи качественных характеристик сигнала в естественных условиях. При этом лазерный виброметр нужен для анализа

количественных характеристик сигналов, что необходимо для дальнейшей разработки тестовых стимулов.

Частота дискретизации сигнала во всех случаях 44.1 кГц. Такая частота более чем достаточна, т.к. доминантная частота вибрационных сигналов в основном находится в районе 200 Гц.

Измерение амплитудно-временных параметров сигналов проводилось в программе CoolEdit (США, Syntrillium). Схема эксперимента представлена на Рис. 20.

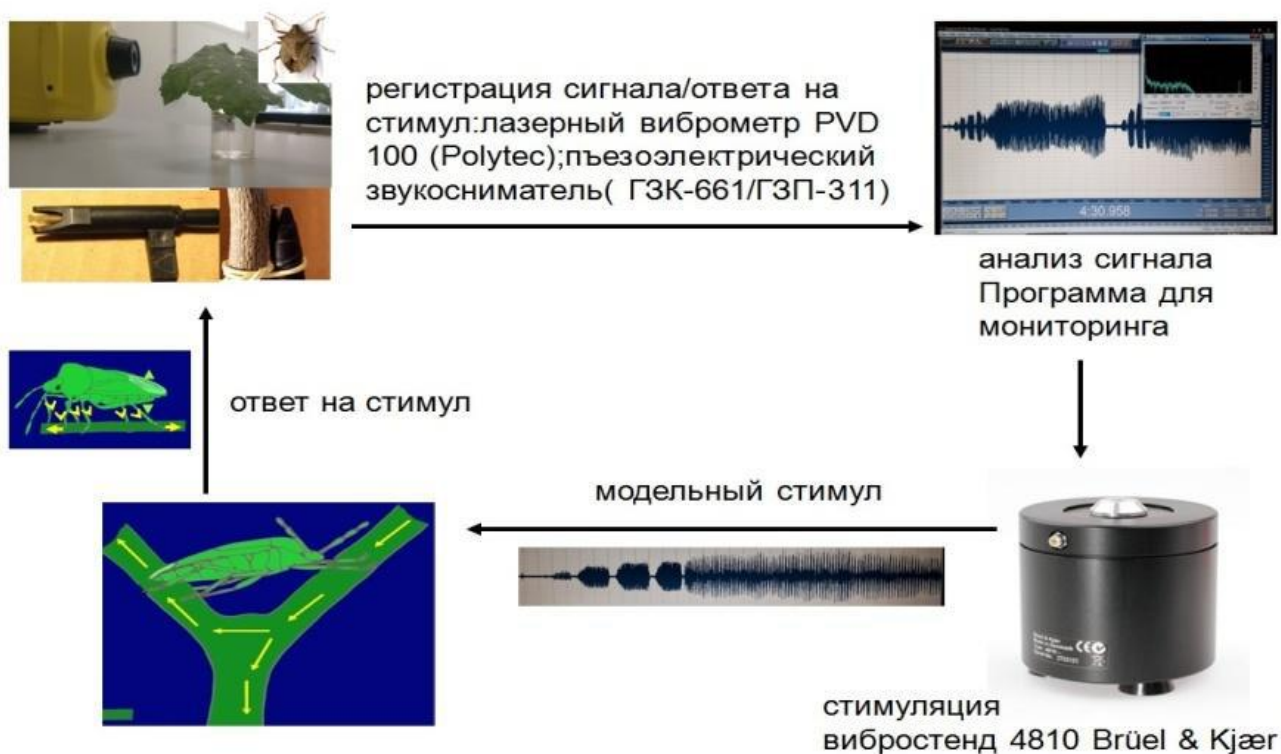


Рисунок 20 – Схема эксперимента по изучению влияния модельных стимулов на поведение насекомых.

Предъявление стимулов. Созданные на основе записанных сигналов стимулы предъявляли при помощи вибростенда 4810, (Bruel & Kjaer). Эта модель вибростенда может генерировать сложный сигнал в частотном диапазоне от 0 Гц до 18 кГц, что полностью покрывает частотный диапазон вибраций насекомых. В качестве стимулов были выбраны ранее зарегистрированные естественные сигналы насекомых, используемые ими в коммуникации. Существует мнение, что использование вибрационных стимулов более перспективно, чем акустических, т.к. они подаются непосредственно на растение и не оказывают раздражающего эффекта на другие объекты, находящиеся в окружающем пространстве. Наши новые данные говорят о том, что на практике вибрационные стимулы должны быть эффективны на широком спектре растений, за исключением разве что злаковых культур .

Видеотипирование поведения во время экспериментов проводилось на: видеокамеру Sony HDR-CX405 и системную камеру Sony Alpha Nex-3N + макрообъектив Sony SEL 30M35.

Для содержания культуры насекомых использовались террариумы Hagen EhoTerra 30x30x45см. В качестве грунта использовали обеззараженную в течении 5 минут при температуре 90 градусов кокосовую стружку, т.к. этот субстрат хорошо поддерживает уровень влажности и является нейтральным для насекомых. Температура во время содержания поддерживалась на уровне 24-26 градусов С.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Морфологический Анализ

Выбор таксонов, кодирование состояний признаков и терминология. Для кодирования состояний признаков были собраны образцы, принадлежащие к 30 родам тахинид (всего было изучено 40 видов). Эти таксоны представляют четыре признанных в настоящее время подсемейства тахинид (*Dexiinae*, *Exoristinae*, *Phasiinae*, *Tachininae*) и некоторые широко распространенные трибы (табл. 2).

Мухи рода *Calliphora* и поллениид рода *Pollenia* (табл. 2) были выбраны как внешние группы, поскольку анализ предыдущих исследований показывает близкое родство по крайней мере между некоторыми представителями *Polleniidae*, *Calliphoridae* и *Tachinidae* (Wood, 1987; Kutty et al., 2010). Эти экземпляры хранятся в моей частной коллекции. Все виды происходят из России и Египта (Палеарктический регион), а также один вид из Панамы (Неотропический регион) и включены для обеспечения представления имеющихся подсемейств и триб тахинид.

В ходе анализа *Tachinidae* (клада А) были реконструированы как монофилетический комплекс на основе четырех негомоплазных апоморфий (синапоморфий) (26: 0, ариста голая (рис. 2) ; 49: 0, анатергит голый (рис. 3 (А)); 58: 1, подскутуллум сильно выпуклый (рис. 3 (А)); 116: 1, расширение дорсального склерита дистифаллуса, продольные подразделения полностью слились в срединно-дорсальном направлении друг от друга в единую склеротизацию, дистально не раздвоенную) и четыре гомоплазных апоморфии (10: 3; 44: 1; 47: 1; 96: 1). Монофилия хорошо поддерживается значением бутстрапа и вероятностью повторной выборки 100.

Базальные таксоны. Клада В (*Loewia* + *Synactia* Villeneuve) реконструируется как сестринская группа клады С (все остальные представители семейства). Монофилия клады С слабо поддерживается одной негомплазной апоморфией (синапоморфией) (28: 1, длина пост-педицеллы (жгутика или flagellum) короче, чем в два раза длины ножки (*pedicellus*) (рис. 2 (В)) и тремя гомоплазическими апоморфиями (17: 1; 18: 0; 83: 1). Монофилия клады В плохо поддерживается четырьмя гомоплазическими апоморфиями (56: 0; 66: 1; 77: 1; 110: 1). Таксоны, составляющие эту кладу, были помещены в Tachininae несколькими авторами и здесь занимают самое базальное положение в филогении Tachinidae.

Клада С разделена на две клады: **кладу D** (Tachininae (часть) + (Exoristinae + (Dexiinae + Phasiinae))) и кладу E, оставшуюся Tachininae. четырьмя гомоплазическими апоморфиями (16: 0; 25: 0; 80: 1; 114: 1). **Клада G** (Exoristinae + (Dexiinae + Phasiinae)), которая плохо поддерживается пятью гомоплазическими апоморфиями (14: 1; 64: 2; 71: 1; 96: 0; 117: 0), делится на два субклада: **кладу I** (Exoristinae) и **клады H** (Dexiinae + Phasiinae). клады H (Dexiinae + Phasiinae) поддерживаются двумя синапоморфиями (102: 1, прегонитовая форма плоская (похожая на ремешок (рис. 8)); 112: 1, дорсальное соединение между базифаллусом и дистифаллусом перепончатое (рис. 8)) и пятью гомоплазическими апоморфиями (12: 3; 104: 1; 107: 1; 111: 1; 113: 1).

Подсемейство Dexiinae. **Клада J** (подсемейство Dexiinae), представленная ее тремя трибами (Dexiini, Dufouriini и Voriini), является парафилетической, причем кладу J (Dexiini и Voriini) поддерживается двумя гомоплазическими апоморфиями (16: 1; 67: 1) и разделена на две клады первая - это род *Estheria* Robineau-Desvoidy, который представляет племя Dexiini как наследник клады M (племя Voriini) (*Voria* Robineau-Desvoidy и *Athrycia* Robineau-Desvoidy), которое хорошо

поддерживается пятью гомоплазическими апоморфиями (49: 1; 51: 2; 54: 0). ; 78: 0; 93: 1). А род *Voria* отделен от *Athrycia* 13 гомоплазическими апоморфиями (5: 0; 7: 0; 8: 1; 13: 2; 18: 1; 21: 1; 47: 0; 61: 0; 62: 1; 67: 3). ; 70: 1; 73: 1; 95: 0), в то время как клады *Athrycia* поддерживаются четырьмя гомоплазическими апоморфиями (43: 2; 60: 1; 69: 1; 83: 0). В то время как Dexiini (здесь *Estheria* Robineau-Desvoidy) поддерживается или разделен тремя синапоморфиями (96:1, медиальная часть сурстилуса в форме уха; 99:1 граница между гипандрием и гипандриальной аподемой очень ясна; 117:1, наличие гранулятной поверхности акрофалуса) и три гомоплазматических апоморфии (76:0; 79:2; 84:0).

Voriini представлены здесь как парафилетическая группа (как в Cerreti 2014), где *Thelaira* Robineau-Desvoidy занимает место сестры с кладой L (*Rondania* Robineau-Desvoidy + *Strongygaster* Macquart + Phasiinae) и поддерживается 8 гомоплазическими апоморфиями (10: 1). ; 17: 0; 18: 1; 35: 1; 45: 1; 51: 0; 61: 0; 83: 0).

Dufouriini sensu Herting (1984) (*Chetoptilia* Rondani, *Dufouria* Robineau-Desvoidy, *Rondania* Robineau-Desvoidy, *Pandelleia* Villeneuve, *Microsoma* Macquart, *Eugymnopeza* Townsend, *Freraea* Robineau-Robineau-Rondanvoidy), которые представлены здесь двумя видами *Rondania* Robineau-Desvoidy представителей паразитоиды взрослых жуков являются парафилетическими (как у Cerreti и др. 2014) и позиционируются как сестры по отношению к кладе N (*Strongygaster* Macquart + Phasiinae) и поддерживаются двумя синапоморфиями (негомоплазные апоморфии) (13: 0, Орбитальная пластинка без щетинок; 91 : 1, отсутствие медиобазального перепончатого «окна» на 5 стерните и 14 гомоплазных апоморфий (14: 2; 24: 4; 39: 2; 41: 2; 43: 0; 44: 0; 56: 0; 79: 2; 64: 0; 66: 0; 69: 2; 70: 3; 76: 0; 114: 0). Как в Cerreti и др. 2014, который

сообщил, что (группа *Rondania*), поддерживаемая одной негомоплазной апоморфией (самка тергит шестой длинный и трубчатый), занимает позицию сестринской группы (*liophasia* + *Imitomia* + *Strongygaster* + Phasiinae), которая, в свою очередь, поддерживаются гомоплазическими апоморфиями.

Strongygaster Macquart представляют собой довольно базальную фазовую линию (как у Cerreti и др. 2014). У этого таксона довольно большой спектр хозяев, который включает взрослых Formicidae (*S. globula* (Meigen); см. Herting, 1960), Heteroptera и множество взрослых жесткокрылых (*S. triangulifera* (Loew) (Reeves & O'Hara, 2004 г.).

Девять апоморфных состояний признака поддерживают монофилию клады N (Phasiinae - *Strongygaster*): четыре гомоплазных (102: 0; 104: 0; 111: 0; 112: 0) и пять негомоплазных (92: 1, заднемедиальная щель (расщелина) на 5 стерните отсутствует; 94: 1, форма стернита 6 симметричная; 99:1, медиальная пластинка гипандрия удлинена; 101:1, наличие задней склеротизированной связи между прегонитом и гипандрием; 106:1, прегонитом и постгонитом, по крайней мере частично сплавленными).

Подсемейство Phasiinae. Монофилия клады O (Phasiinae sensu O'Hara & Wood, 2004), представители которой все являются паразитоидами Heteroptera, довольно хорошо подтверждается одной негомоплазной апоморфией (90: 1, прокалывающая яйцеклад (Рис. 6)) и шестью гомоплазионными апоморфией (21: 2; 36: 0; 38: 0; 76: 1; 80: 0; 114: 1). Кладу O делят на две клады, кладу P (phasiini + Gymnosomatini) и кладу R (Cylindromyiini + Leucostomatini). Внутри клады P триба Phasiini sensu Tschorsnig (1985), представленная здесь двумя видами, принадлежащими к *Phasia* Latreille, не является монофилетической (также в Cerreti и др. 2014).

Gymnosomatini (клад Q), включая *Ectophasia* Townsend и *Gymnosoma* Meigen, являются монофилетическими и поддерживаются семью гомоплазическими апоморфиями (24: 0; 52: 1; 64: 1; 66: 1; 71: 0; 94: 0; 96: 1) и одна негомоплазическая апоморфия (119: 1, семявыносящий проток развился в три хорошо склеротизированных протока). В то время как клада R слабо поддерживается тремя гомоплазиями (17: 1; 43: 1; 66: 2), и разделена на кладу S и кладу T.

Триба Cyliindromyiini (клада S) поддерживается пятью гомоплазическими апоморфиями (39: 3; 60: 1; 67: 3; 69: 0; 79: 1; 86: 1) и двумя негомоплазическими апоморфиями (57: 1, постметакоксовая область склеротизирована; 88: 1, 7-й тергит и 7-й стернит слиты). *Cyliindromyia* Meigen - репрезентативный род Cyliindromyiini двух видов: один из России (*Cyliindromyia sp1*) и другой из Египта (*Cyliindromyia sp2*), первый отличается от второго негомоплазией (81:3, Маргинальные сеточки на тергите 4 присутствуют по бокам и отсутствуют медиально) и гомоплазными (12: 1; 26: 1; 41: 3; 52: 1; 71: 0; 80: 5) апоморфией.

Монофилия Leucostomatini (клады T) хорошо поддерживается пятью гомоплазными (18: 0; 38: 1; 45: 2; 82: 0; 96: 1) и тремя негомоплазными (9: 2, Глазные щетинки наклонены назад; 85:1, наличие задних обхватывающих долей тергита 6 (Рис. 7.); 87:2, стернит 7 треснул заднемедиально до конца) апоморфией. Клада T (Leucostomatini) представлена здесь тремя видами в одном роде (*Leucostoma* Meigen). Египетский вид (*Leucostoma sp2*, *Leucostoma sp3*) отделен от российского вида двумя гомоплазическими апоморфиями (56: 1; 66: 1) и *Leucostoma sp3*, отличающийся от других одним гомоплазным (10: 3) и одним негомоплазным (87: стернит 7 треснул заднемедиально более или менее до середины пути) апоморфией.

Монофилетические Exoristinae. Монофилия Exoristinae (клада I) хорошо поддерживается двумя гомоплазическими апоморфиями (21: 1; 30: 0), которые делятся на две клады рода *Elodia* (Goniini), который является сестрой клады U (Eryciini) (*Bactromyia* + *Prooppia*). Триба Goniini, представленная *Elodia* Robineau-Desvoidy, отличается 9 гомоплазическими апоморфиями (11: 1; 18: 2; 20: 1; 22: 1; 44: 0; 67: 1; 76: 0; 79: 2; 93: 1.) и одной негомоплазной (45: 3, четыре катэпистернальных щетинки) апоморфий. В Clade U (Eryciini) *Drino* Robineau-Desvoidy - сестра с Clade Uu (*Bactromyia* Brauer & Bergenstamm, *Prooppia* Townsend). Род *Drino* отделен от клады Uu четырьмя гомоплазическими апоморфиями (34: 0; 55: 0; 61: 1; 83: 0). Clade Uu (*Bactromyia* Brauer & Bergenstamm, *Prooppia* Townsend) хорошо поддерживается шестью гомоплазическими апоморфиями (1: 1; 17: 0; 18: 1; 19: 0; 26: 1; 60: 1). Бактромии распознаются двумя гомоплазическими (44: 0; 70: 3) и негомоплазными (83: 4, дискальные щетинки на 5-м тергите расположены в два ряда) апоморфиями, а *Prooppia* - шестью гомоплазическими апоморфиями (20: 1; 21: 0; 29: 1; 64: 1; 69: 1; 71: 0).

Подсемейство Tachininae. Подсемейство Tachininae все еще является проблемной группой и не собрано как монофилетическая, а здесь появилось как пара- и полифилетическая группа. Clade F (Tachininae (часть)), состоящий из триб **Leskiini, Macquartini, Minthoini и Siphonini**, сильно поддерживается четырьмя гомоплазическими апоморфиями (26: 1; 46: 1; 55: 0; 66: 0). Клада V разделяется на трибу Macquartini (кладу AA) и кладу W ((*Admontia sp* + *Mintho sp*) + (*Bithia sp2* + Siphonini)).

Клада V хорошо поддерживается четырьмя состояниями характера гомоплазии (5: 0; 19: 0; 31: 1; 36: 0). Здесь триба Macquartini (*Macquartia sp1* и *Macquartia sp2*) расположена внутри подсемейства Tachininae, в отличие от

некоторых предыдущих исследований, которые поместили его в базальную линию для всех оставшихся представителей семейства Tachinidae. Clade AA поддерживается семью апоморфиями гомоплазий (1: 1; 10: 2; 23: 2; 25: 1; 51: 0; 66: 1; 69: 1). Кладу W поддерживают три состояния характера homoplasious (14: 1; 27: 1; 28: 0) и делят на кладу AB (*Admontia sp* + *Mintho sp*) и кладу X (*Bithia sp2* + кладу Y (Siphonini)). Род *Admontia* Brauer & Bergenstamm странным образом помещен в Tachininae как сестра *Mintho sp* и их клады AB, сильно поддерживаемой одним негомоплазным (18: 3, ряд щетинок на лицевом гребне более чем на 2/3 относительно длины лица). ridge) и три гомоплазных (17: 0; 48: 1; 96: 0) апоморфий. Монофилия трибы **Leskiini** не восстановлена, где *Bithia sp1* позиционируется как базальная линия клады V, в то время как вид *Bithia sp2* размещается как наследник клады Y (Siphonini).

Триба Siphonini хорошо поддерживается как монофилетическая группа двумя гомоплазическими апоморфиями (71: 1; 104: 1) и одной негомоплазной апоморфией (103: 1, передняя часть перепончатого прегонита). Род *Siphona* Meigen занимает место в качестве базовой линии остальных Siphonini (Clade Z) и отличается от других четырьмя однородными состояниями характера (7: 0; 38: 2; 108: 1; 110: 1). Clade Z (*Goniocera* Brauer & Bergenstamm + (*Actia* Robineau-Desvoidy + *Peripaea* Robineau-Desvoidy) поддерживал восемь гомоплазных апоморфий (21: 1; 30: 0; 31: 2; 37: 1; 44: 1; 62: 1; 64: 5; 113: 1). *Actia* и *Peripaea* слабо собраны как сестры в одну кладу одной гомоплазной (82: 1) и одной негомоплазной (63: 1, вена R (радиус) 1 с щетинками на вентральной поверхности) апоморфиями.

Клада E (оставшиеся Tachininae) поддерживается пятью гомоплазическими апоморфиями (7: 2; 13: 4; 35: 1; 50: 2; 73: 1) и разделяется на два подклада: кладу AC (Megaprosopini) и кладу AD (*Nemoraea* Robineau-Desvoidy +

Tachinini). Род *Nemoraea* является представителем племени Nemoraeni, которое помещено в кладу AD в качестве сестры племени Tachinini, эта кладка поддерживается шестью гомопластичными (10: 1; 21: 2; 27: 1; 31: 4; 42: 0; 71: 1) и один негомопластный (44: 3, проэпистернум с четырьмя сильными щетинками (Рис. 3 (A)) апоморфии; в то время как *Nemoraea* распознается семью гомоплазиями (1: 1; 15: 1; 16: 0; 25: 0; 37: 0; 49: 1; 80: 1) и одной негомопластной (83: 2, тергит 5 с дискальными щетинками). распределены в один ряд и отсутствуют в центре (Рис. 5)) апоморфии. Триба Tachinini (клады AE) собраны и прочно поддерживаются как монофилетическая группа двумя гомоплазионными (13: 2; 47: 2) и двумя негомопластными (39: 4, четыре предшовных дорсоцентральных щетинки (Рис. 3 (B); 75: 1, со щетинками на заднебоковом крае задние тазики) апоморфии. Панамский вид (*Tachinini sp*) позиционируется как сестра роду *Nowickia* Wachtl, первый отличается от второго на 14 гомоплазий (17: 0; 19: 3; 22: 1; 24: 2; 26: 1; 33: 2; 35: 0; 38: 1; 44: 0; 45: 1; 54: 0; 76: 0; 79: 2; 84: 0) и две негомопластные (74: 1, со щетинками на постеродорсальном крае задних тазиков; 80: 3, тергит 3 с однопарными щетинками и тергит 4 без дискальных щетинок) апоморфии. Род *Nowickia* Wachtl (в предварительном контрольном списке Tachinidae (Diptera) мира, помещенный *Nowickia* в качестве подрода в Genus *Tachina* Meigen) здесь представлен двумя видами, этот род поддерживается шестью гомоплазиями (7: 0; 10: 2; 25: 1; 28: 2; 40: 2; 73: 0) и один негомопластный (70: 0, длина шестого реберного сектора (cs6) больше, чем cs4) апоморфии.

Монофилия клады AC (Megaprosopini) хорошо поддерживается тремя гомопластическими апоморфиями (19: 3; 26: 3; 110: 1). Паразитирующая на жуках триба Megaprosopini представлена здесь двумя родами: первый *Dexiosoma* Rondani стал сестрой другого рода *Microphthalma* Macquart, который включает два вида. Представители Megaprosopini впервые зарегистрированы

нами на территории Египта (род *Microphthalma* Macquart), в местности «Ашмун, Монофия» и подтвержденным двумя гомоплазическими апоморфиями (40: 2; 44: 2). *Dexiosoma* Rondani отличается одиннадцатью гомоплазиями (4: 1; 10: 2; 12: 3; 24: 3; 28: 0; 31: 1; 33: 1; 38: 0; 68: 1; 77: 1; 96: 0.) и одной негомоплазмой (8: 2, глазковые щетинки отсутствуют) апоморфии.

Наш анализ морфологических признаков в целом подтверждает группировку подсемейств ((**Dexiinae** + **Phasiinae**) + **Exoristinae**) + **Tachininae**), при этом только Exoristinae и Phasiinae, реконструированные как монофилетические группы, подтверждают отношения между подсемействами, указанные в предыдущих морфологических (Cerretti et al., 2014) и молекулярных (Winkler et al., 2015; Blaschke et al., 2018; Stireman et al., 2019) реконструкциях. Dexiinae реконструируются как парафилетическая группа по отношению к Phasiinae, что подтверждает выводы других авторов, сделанные на основе анализа морфологических данных (Cerretti et al., 2014) и показывает отличие от молекулярной филогении Stireman et al., 2019, где группа получилась монофилетической.

Показанные нами филогенетические отношения между родами и трибами Phasiinae подтверждают выводы предыдущих работ Blaschke et al., 2018 и Stireman et al., 2019, о монофилетическом происхождении Phasiinae.

Tachinidae. Tachininae реконструируются как парафилетическая как парафилетическая сестринская группа группы (Dexiinae + Phasiinae) + Exoristinae). Exoristinae реконструируются как монофилетическая линия.

Однако, текущий анализ не позволяет нам полностью проверить монофилию Tachinidae или определить их сестринскую группу, учитывая включение относительно небольшого числа таксонов внешней группы. При этом монофилия Tachinidae здесь подтверждается восемью синапоморфными

состояниями признака (Рис. 1). Удивительно, но некоторые недавние филогенетические реконструкции калиптрата Diptera, использующие митохондриальные и ядерные гены, но включающие лишь несколько видов тахинид, не сильно подтверждают монофилию Tachinidae (Kutty et al., 2010).

Исследования других авторов, направленные на выяснение филогенетических взаимоотношений между всеми двукрылыми (McAlpine, 1989 и другие) или внутри эстроидных калиптрат, в частности (Pape, 1992; Rognes, 1997; Kutty et al., 2010) дали противоположные результаты в восстановлении отношений между семьями эстроидов. Таким образом, сестринская группа Tachinidae была идентифицирована как Rhinophoridae Wood (1987), McAlpine (1989) и Sarcophagidae от Pape, 1992 г. и Rognes, 1997 г. с использованием вывода на основе морфологии, в то время как в последнее время молекулярные данные, похоже, сходятся на некоторых членах Calliphoridae s.l. [Kutty et al., 2010 (Polleniinae)] как возможную сестру Tachinidae. В Cerretti et al. 2014 анализирует, что Calliphoridae последовательно реконструируются как парафилетические (также Rognes, 1997) и, как уже было предположено Pape and Arnaud, 2001. Дополнительные исследования с использованием как морфологических, так и молекулярных данных и более широкого спектра для окончательного установления сестринской группы тахинид и понимания развития паразитоидного образа жизни в пределах эстроидной линии потребуются отбор таксонов как тахинид, так и чужеродных эстроидных групп.

Phasiinae и dexiinae. Наш анализ в целом поддерживает подсемейство, объединяющее Dexiinae + Phasiinae (рис. 1) (как впервые было предложено Shima, 1989), при этом только Exoristinae и Phasiinae реконструированы как монофилетические линии. Это контрастирует со взглядами Mesnil, 1966 и

Herting, 1966, согласно которым тахиниды были сгруппированы в Tachininae + Dexiinae и Exoristinae + Phasiinae на основании их яйцекладки и типа яиц. Интересно, что Dexiinae, которые ранее считались хорошо установленным монофилетическим комплексом, реконструируются здесь как парафилетические по отношению к Phasiinae.

Следуя традиционному определению Dexiinae (Tschorsnig, 1985; Wood, 1987; Shima, 1989; Tschorsnig and Richter, 1998), у всех видов подсемейства выделяется ленточный прегонит (102: 1), а базифаллус и дистифаллус соединены между собой. под прямым углом (113: 1) через мембранное соединение (112: 1).

В частности, состояния 112: 1 и 113: 1, характеризующие фаллос дексинового типа, реконструируются как аутапоморфная поддержка клады Dexiinae + Phasiinae. Интересно, что наши результаты подтверждают родство между Dufouriini (*Rondania* Robineau-Desvoidy) и Phasiinae, установленное Verbeke (1962a,b, 1963) и Tschorsnig (1985)(Рис. 1).

Наш анализ подтверждает принадлежность *Strongygaster* к подсемейству Phasiinae, что согласуется с предыдущим предположением Herting, 1984 и анализом Cerretti et al., 2014 и Blascke et al., 2018. Все Phasiinae, за исключением *Strongygaster*, являются паразитоидами настоящих клопов, а все остальные Tachinidae являются паразитоидами других членистоногих. Мы подтвердили предположение, что признаки мужских гениталий играют решающую роль в определении филогенетических отношений по сравнению с признаками женских гениталий, что подтверждает гипотезу Shima, 1989 и Cerretti et al., 2014.

Взрослые особи небольшого рода *Strongygastrini* напоминают по морфологии *Phasia* Latreille, поэтому большинство авторов помещали этот род

в группу Phasiinae (например, Herting, 1960; Verbeke, 1962a, b; Mesnil, 1966; Herting, 1984; Tschorsnig, 1985), что в целом подтверждает и наш анализ. Однако, в отличие от других Phasiinae, виды *Strongygaster* не являются паразитоидами настоящих клопов и являются яйцекладущими. Shima (1989) и Cerretti et al. (2014). Поэтому ряд авторов (O'Hara, Wood, 2004; Cerretti, 2010) не поддерживают гипотезу о их близости к фазиям и относят род *Strongygaster* в подсемейство Tachininae. Таким образом морфологические и экологические признаки не позволяют однозначно решить проблему взаимоотношения таксонов внутри семейства.

Другим примером сложной группы является род *Thelaira*, предварительно отнесенный Crosskey, 1973 г. к подсемейству Tachininae, затем помещенный в Dexiinae (Cerretti et al., 2014; Stireman et al., 2019) в составе Voriini, а в нашем исследовании он оказался сестринским Phasiinae (Рис. 1). *Thelaira* относилась к трибе Voriini в некоторых предыдущих исследованиях (Blascke et al., 2018; Cerretti et al., 2014; Stireman et al., 2019), тогда как наш анализ позиционировал этот род вне трибы Voriini.

Exoristinae. Exoristinae хорошо поддерживается и реконструируется как монофилетическая группа. Примечательно, что недавний количественный филогенетический анализ Exoristinae с использованием молекулярных данные также доказал монофилию подсемейства (Stireman, 2002a). В другом более всестороннем анализе (Tachi, Shima, 2010) показали, что группа Exoristinae монофилетическая и сестринская Tachininae, аналогично результатам, полученным Cerretti et al., 2014 г. Совпадение этих результатов показывает, что кажущийся лабильным морфологический признак щетинкования простернума (30: 0), используемый систематиками для определения групп, обусловлен филогенетически. Количественный филогенетический анализ семейства от

Cerretti et al., 2014 г., филогенетические отношения внутри Exoristinae в значительной степени не решены, и только Exoristini и Goniini реконструированы как монофилетические во всех анализах. Хотя Exoristinae - самое разнообразное подсемейство Tachinidae с точки зрения количества описанных видов, они также являются наиболее морфологически однородным подсемейством. Большая часть существующих вариаций, по-видимому, в высшей степени гомопластична, с похожими состояниями признаков, повторяющимися снова и снова.

Stireman et al., 2019 г. реконструировали монофилетическое подсемейство Exoristinae и в значительной степени поддержали существующие племенные подразделения. Blondeliini и eryciine / goniine были собраны в одну линию. Несколько авторов предположили, что Eryciini, вероятно, являются парафилетическими (например, Stireman, 2002a; Tachi and Shima, 2010, Stireman et al., 2019), и наши результаты не подтверждают эту точку зрения, но это может быть из-за отсутствия таксонов, используемых в этом исследовании, поэтому необходимы дополнительные исследования с большим количеством таксонов, чтобы получить четкое представление о Exoristinae и всех Tachinidae в целом.

Сложность филогении Tachininae. Принято считать, что Tachininae - это подсемейство тахинид с наиболее слабой поддержкой (Tschorsnig, 1985), состоящее из множества морфологически гетерогенных таксонов. Это подтверждается наш анализ, в котором подсемейство разделяется на ряд пара- и полифилетических линий. Клада В (*Loew + Synactia*) отделена от Tachininae (рис. 1), где обнаружена как сестринская всем остальным тахинидам. *Loewia* в этой кладе, рассматриваются в составе Loewiini (O' Hara and Wood, 2004).

Наш анализ показал, что почти все признанные в настоящее время трибы Tachininae реконструированы как пара- или полифилетические, как уже предполагалось несколькими авторами (Tschorsnig 1985; Cerretti et al., 2014). Только некоторые из них (Siphonini, Megaprosopini, Tachinini s.s.), получили поддержку как представители монофилетических групп. Так Siphonini хорошо поддерживается, подтверждая выводы Anderson, 1996; O'Hara, 1989 and Cerretti et al., 2014 г. на основе строения перепончатой передней части прегонита. По нашим данным поддержка Tachinini (Tachinini sp из Панамы, *Tachina* Meigen (подрод *Nowickia* Wachtl) относительно сильна, поддерживая Mesnil, 1966 г. и большинство последующих авторов (*но не* Guimaraes, 1971) в определении этой клады как Tachininae с задней (здесь заднебоковой).) край щетинки заднего тазика (75: 1). Megaprosopini (*Dexiosoma* Rondani и *Microphthalma* Macquart) сильно поддерживается в качестве монофилетических групп отсутствия эпифаллуса и вибрисс отдаленно вставлен над нижним краем лицевого. Leskiini (*Bithia* sp1 и *Bithia* sp2) не обнаружены, в отличие от анализа Stireman et al. (2019) были монофилетическими, за исключением *Ginglymyia*, которая слабо присоединяется к Graphogastrini + *Eulasiona*, в то время как были реконструированы как парафилетические в морфологическом анализе Cerretti et al. (2014). *Mintho* это соединяется с клады *Bithia* Sp2 + Siphonini и парафилетичность minthoines был также найден в филогенетического анализа морфологии (Cerretti et al., 2014). Stireman et al., 2019 г. реконструировали отношения между линиями Mintho-leskiine с умеренно хорошей поддержкой, предполагая быструю диверсификацию линий, а Leskiini не были надежно разрешены.

Stireman et al., 2019 г. собрал разнообразный набор триб, включая Siphonini, Tachinini, Megaprosopini, Loewiini, Ernestiini, Nemoraeni, группу Tachinini в линии Tachininae. В то время как в нашем исследовании Tachinini,

Megarprosopini, Nemoraeni собраны в одну группу, где Loewiini (*Loewia*), Ernestiini (*Synactia*) являются базальными линиями, а Siphonini - монофилетической группой, сестринской *Mintho*, leskiini и Macquartini.

В результате анализа морфологических признаков впервые в Египте нами зарегистрирована триба Megarprosopini, род *Microphthalma*, по виду *Microphthalma europaea* Egger, 1966 (Diptera: Tachinidae: Tachininae).

Таксономическое Положение:

Семейство: Tachinidae.

Подсемейство: Tachininae.

Триба: Megarprosopini

Род: *Microphthalma* Macquart, 1844 г.

Microphthalma Macquart, 1844 α : 84 [также 1844 β : 241].

Microphthalmia. Неправильное последующее написание *Microphthalma* Macquart, 1844 (Adams in Williston 1908 α : 376).

Mocrophthalma. Неправильное последующее написание *Microphthalma* Macquart, 1844 (Aldrich 1926 ϵ : 3).

Amesia Robineau-Desvoidy, 1863 β : 363 363 (младший омоним Амезии Дункан, 1841).

Perua Townsend, 1912 δ : 364.

Eumicrophthalma Townsend, 1915 ϵ : 97.

Amesioclea Villeneuve, 1936 α : 1.

Распространение рода: центральная и южная Европа, Закавказье, Средняя Азия, южная Сибирь (O'Hara and Henderson, 2020).

Род диагноза:

Ариста перистая; антенна (усик) короче высоты щеки; скулы с тонкими черными щетинками на большей части его длины; сублицевые щетинки скрещены, вибриссовидные; вибрисса, возникающая высоко над уровнем нижнего края лица; высота щеки равна половине вертикального диаметра фаситочный глаза и более; внутренняя передняя поверхность передних тазиков (коксы) полностью или преимущественно покрыта прижатыми щетинками; первые постшовные надкрыльные щетинки, иногда волосковидные; ноги преимущественно черные; скутум с четырьмя парами постшовных дорсоцентральных щетинок, двумя-тремя парами предшовных акростихальных щетинок; 2 катэпистернальные щетинки; изгиб М с длинным выходом за пределы изгиба не менее чем в два раза длиннее поперечной жилки r-m; брюшной синтергит 1 + 2 без срединных краевых щетинок, его срединное вдавление простирается назад до заднего края этого сегмента; 3-й и 4-й тергиты брюшка без срединных дискальных щетинок; постпронотум с 4 щетинками; тергиты брюшка частично срослись дорсально.

***Microphthalma europaе* Egger, 1860.**

Распространение: Палеарктика: Средняя Азия (Туркменистан), Европа (Восточная Европа (Чехия, Венгрия, Молдова, Польша, Румыния, Словакия, Украина), Южная Европа (Болгария, Хорватия, Греция, Италия, Мальта, Португалия, Сербия, Словения, Испания, Турция), Западная Европа (Австрия, Франция, Швейцария)), Ближний Восток (Иран, Саудовская Аравия), Северная Африка (Алжир), Россия (Западная Россия, Западная Сибирь), Закавказье. **Восточный:** Индия. Неправильно идентифицирован.

Вид диагноза: (рис. 10, 11)

Волоски на щеках черные (рис. 10 (А) и 11. (В)); ноги черные с желтыми голенями (рис. 10 (D)); с 4 плечевыми (постпронотальными) щетинками рис. 10 (В) и 11. (А), 3 акростихальными (acr) щетинками перед швом, 4 дорсоцентральными (dc) щетинками за швом (рисунок) и короткой преалярной щетиной (рис. 10 (С) и 11. (А)). (Tschorsnig and Herting, 1994).

Исследованные материалы. Монофия (Египет) (2 самца и 2 самки), 1-14 ноября. (Хранится в частной коллекции Эль Хашаша).

Хозяева: различные Scarabaeidae (например, роды *Amphimallon*, *Cetonia*, *Melolontha*, *Oryctes*, *Polyphylla*) (Tschorsnig and Herting, 1994; Tschorsnig, 2017).

Считается естественным врагом *Amphimallon majale*, *Anisoplia austriaca*, *Cetonia aurata*, *Heteronychus arator* и *Melolontha melolontha*.

3.2. Молекулярный анализ

Для анализа было взято 73 нуклеотидных последовательности (Табл. 4). Филогенетические деревья, полученные разными методами (ML и NJ). В обоих анализах были использованы методы максимального правдоподобия (Maximum Likelihood (ML)) (рис. 12) и присоединения соседей (Neighbor joining (NJ)) (рис. 13) с использованием гена COI было выявлено, что все подсемейства являются поли-парафилетическими, за исключением Phasiinae, монофилетической клады, кроме *Cylindromyia* и вид *Gymnosoma nudifrons*, не включенных в эту кладу.

В отличие от всех предыдущих филогенетических исследований, мы обнаружили, что часть Phasiinae является сестринской группой с Tachininae (часть).

При анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood (ML)) наблюдалось разделение Tachinidae на две большие клады:

1- Первая клада включает Tachininae (Siphonini + Nemoraeni + Macquartini + Tachinini) и Phasiinae (Phasiini + Gymnosomatini + (Leucostomatini + *Proopia crassiseta*)).

2- Вторая клада включает подсемейства (оставшиеся Tachininae, Dexiinae и Exoristinae) в дополнение к роду *Cylindromyia* и виду *Gymnosoma nudifrons*.

Первая клада разделена на две группы:

1- Первая: Siphonini ((*Peribaea* + *Goniocera*) + *Siphona*)

2- Вторая: Phasiinae ((*Leucostoma* + *Proopia crassiseta*) + *Ectophasia* + *Phasia*) + (Tachininae (часть) (Tachinini (*Nowickia*) + *Macquartia* + (*Nomeraea* + *Peribaea tibialis*)).

- Siphonini ((*Peribaea* + *Goniocera*) + *Siphona*) представляют собой монофилетическую группу, за исключением *Actia cinerea* и *Peribaea tibialis*, где первый вид сгруппировался с родами Exoristinae (*Bacteromyia* и *Admontia*) и Dexinae, а второй вид - сестрой *Nemoraea pellucida*.

Phasiinae делятся на две группы:

1. Первая состоит из рода *Leucostoma* (Leucostomatini) + Exoristinae вида *Proopia crassiseta* (Erycini), происходящего из Phasiinae.

3- Ко второму относятся *Ectophasia crassipennis* (Gymnosomatini) + род *Phasia* (Phasini).

- **Phasiinae** представляют здесь 5 родов (4 трибы), 3 трибы (Phasiini, Leucostomatini и Gymnosomatini по роду *Ectophasia*), объединенных в монофилетическую группу. В то время как *Cylindromyia* (Cylindromyiini) помещена в качестве сестры с (*Synactia* и *Loewia*), а сестра *Gymnosoma* с Exoristinae (*Admontia* и *Elodia*). Род *Phasia* (Phasini), *Leucostoma* (Leucostomatini) и *Cylindromyia* (Cylindromyiini) восстановлены (реконструированы) как монофилетические группы.

Tachininae (часть) включает:

1 - Род *Nemoraea* (Nemoraeni) + Siphonini вида *Peribaea tibialis*.

2- Род *Nowickia* (Tachinini) + *Macquartia* (Macquartini)

- Роды *Macquartia* и *Nowickia* (кроме *N. americana*) слабо поддерживаются как сестры (29%), и этот кластер считается сестрой (*Nemoraea pellucida* + *Peribaea tibialis*).

Вторая переменная клады делится на две группы:

1- Первая группа включает в себя две сборки:

A- *Strongegaster* (Strongegasterini) + ((*Gymnosoma nudifrons* (Phasiinae) + *Admontia blanda*) + *Admontia egeerioides*) + *Elodia amulatoria*) последние три являются Exoristinae.

B- Tachininae (часть) (*Mintho* (Minthoini)) + (*Bithia* (Leskini)), где *Estheria petiolata* (Dexiinae) и *Voria erasmocoronadoi* (Dexiinae) являются сестрами *Bithia*.

- *Gymnosoma nudifrons* (Phasiinae) (этот вид является сестринским *Admontia blanda*) происходит из двух родов *Admontia* и *Elodia*, и оба (*Gymnosoma nudifrons*, *Admontia* и *Elodia*) сгруппированы как сестринские группы по отношению к *Strongegaster* (Strongegasterini). Strongegasterini помещены в нестабильное подсемейство, где морфологически в нашем исследовании он был помещен как сестринский Phasiinae, как и в Cerretti et al. 2014 г., в то время как у Stireman et al. 2019 г. был расположен в Tachininae.

- *Mintho rufiventris* (Tachininae) является сестринским кластеру [*Voria erasmocoronadoi* (Voriini) + (*Estheria petiolata* (Dexiini) + *Bithia*)].

2- Вторая группа состоит из:

- [*Cylindromyia* (Phasiinae) + (*Loewia* (Loewini) + *Synactia* (Ernestini))], последние две принадлежат Tachininae), и этот кластер является сестринским следующего комплекса (остальная часть второй группы):

- Два вида *Theitaria* (voriini, Dexiinae) как сестринские следующим двум кладам, которые включают:

А- Первая: *Thelaria americana*, сестра [(*Voria sp.* + *Athrycia cineria*) (voriini, Dexiinae) + [(*Bacteromyia aurulenta* + *Admontia grandiconis* (две Exoristinae)) + (*Nowickia markini* + *Actia cinerea*)]].

В- Вторая: [*Microphthalma europea* + (*Microphthalma* (остальные виды) + *Dexiosoma*)] эта клада принадлежит трибе Megaprosopini (Tachininae).

- *Cylindromyia* (Cylindromyini) - сестринская р. *Loewia* и *Synactia*, (подсемейству Tachininae), и этот комплекс является сестринской группой для таксонов Dexiinae, Exoristinae и Tachininae.

- Таксоны трибы Voriini (сестра *Thelaria americana* (*Voria sp.* + *Athrycia cineria*)) сгруппированы в одну группу с двумя видами Exoristinae (*Bacteromyia aurulenta* (Eryciini) + *Admontia grandiconis* (Blondeinllinae)) и видами Tachininae (*grandiconis* (Blondellini)). (*Nowickia markini* (Tachinini) + *Actia cinerea* (Siphonini)).

- Несмотря на то, что Voriini сгруппированы в одну кладу (первая клада), но это не монофилетическая группа (градуированная), где *Thelaria solivaga* и *Thelaria nigripes* являются сестрой с оставшимися таксонами voriini, Exoristinae и Tachininae, а *Voria erasmocoronadoi* помещены в другую кладу.

- Триба Megaprosopini умеренно поддерживается (72%) как монофилетическая и здесь представлена двумя родами *Microphthalma* и *Dexiosoma*, где *Microphthalma europea* является сестрой с *Microphthalma* (остальные виды) + *Dexiosoma caninum*, где *Microphthalma* не входит в кластер монофилетической группы.

- В методе анализа присоединения соседей (Neighbor joining (NJ)) (рис.13) было обнаружено, что кластер [Siphonini + (*Mintho rufiventris* + (*Admontia* + *Gymnosoma nudifrons*))] является сестринским для всех оставшихся Tachinidae.

Strongygaster + (*Thealaria* и *Elodia*) сгруппированы как сестра с Phasiinae, и оба сгруппированы как сестринская группа со следующей переменной кладой:

[Tachininae (Ernitini, Loewiini, Megaprosopini, *Actia cinerea* и *Nowickia markini*)], [Exoristinae (*Bacteromyia* and *aurulenta Admontia grandicornis*)], [Dexiinae (*Athrycia cinerea*, *Thealaria americana* и *Voria sp.*)] И [род *Cylindromyia*]. Эта большая группа находится в качестве сестры с оставшимися Tachininae, откуда в ней произошли два вида Dexiinae (*Estheria petiolata* и *Voria erasmocoronadoi*).

3.3. Трофические Связи Tachinidae- Pentatomidae

В нашем исследовании мы изучали паразитизм тахинид на некоторых хозяевах клопов-щитников в Рязанской области (Россия) и провинции Монофия (Египет) на примере трех видов полужесткокрылых: *Nezara viridula*, *Dolycoris baccarum* и *Aelia acuminata*.

Для образцов из Рязанской области (Россия) и Монофии (Египет) нами выявлены паразитохозяинные связи Tachinidae (фазиин) с полужесткокрылыми из семейства Pentatomidae (Heteroptera). Полученные данные расположены в Табл. 6.

Наши результаты показывают, что пять видов Tachinidae имеют трофические связи с тремя видами-хозяевами, принадлежащими семейству Pentatomidae. Первый, *Aelia acuminata*, поражается *Cylindromyia sp.* и *Gymnosoma sp.* Второй *Dolycoris baccarum* - *Ectophasia sp.* и *Cylindromyia intermedia*, оба являются хозяевами из России. А в Египте третий по численности вредитель *Nezara viridula* заразился *Trichopoda pennipes*.

В целом, в нашем исследовании уровня паразитизма тахинид на этих вредителях различен и колеблется от 5,26% до 14% (Табл. 6.). Так у паразитоида

Cylindromyia intermedia (Meigen, 1824) выявлен уровень паразитизма 14% на хозяине *Dolycoris baccarum* (Linnaeus, 1758), что больше, чем на том же вредителе вида *Ectophasia* sp. что зафиксировал уровень паразитизма на 9,52%. Для расчета уровня паразитизма количество зараженных особей было разделено на общее количество собранных клопов для одного и того же вида. В то время как в случае *Gymnosoma* sp и *Cylindromyia* sp. зарегистрирован наименьший уровень паразитизма 5,26% на хозяине *Aelia acuminata* (Linnaeus, 1758). А вот в отношении третьего хозяина *Nezara viridula* установлено, что уровень паразитизма на нем составляет 7,14% для паразитоида *Trichopoda pennipes* (Fabricius, 1781).

3.4. Анализ вибрационных сигналов

Был проведен анализ вибрационных сигналов нескольких видов клопов с целью проверки возможности их использования для модификации поведения в системе хищник-жертва и перспектив применения в разработке методов контроля численности.

Наши более ранние работы показали, что **самцы *P. rufipes* L.** издают два основных типа вибрационных сигналов - **конкурентные** (Рис.16.1-2) и **призывные** (Рис.16.3-4). У **самок** обнаружен сигнал **протеста** (Рис. 18.1-3), издаваемый в **ответ** на попытку нежелательной **копуляции**.

Конкурентные сигналы самцов состоят из серии непродолжительных пульсов. Они издаются при встрече двух и более самцов и прямом физическом контакте. Во время производства сигнала насекомое приподнимается над субстратом и покачивается в сторону соперника, насекомые могут сцепляться

передними лапами и пытаться сбросить друг - друга с растения. После на растении всегда остается один самец, или самец и самка.

Призывные сигналы издаются как одиночно, так и в смешанных по полу группах и не сопровождаются агонистическим поведением. Подробно характеристики вибрационных сигналов описаны в предыдущей работе (Shestakov, 2015; Л.С. Шестаков, А. Эль Хашаш, 2020 г.; Л.С. Шестаков, А. Эль Хашаш, 2021 г.).

Для стимуляции были использованы и призывные (N=16) и конкурентные (N=15) сигналы. Оценивали два основных поведенческих **ответа самок тахин на стимул** - латентный период от начала применения стимула до старта активного движения в сторону потенциальной жертвы (источника сигнала), % успешных подходов к источнику стимула. **Контроль** - отсутствие стимула (N=15).

Латентные периоды в эксперименте (наличие стимула) и в контроле (отсутствие стимула) достоверно различались (U -критерий Манна-Уитни ; $p < 0,05$). При подаче стимула на растение мухи переходили из состояния покоя в состояние активного перемещения по растению. В контроле насекомые в основном сидели на растении, либо перемещались на незначительные расстояния. При этом процент положительных ответов на стимулы был значительно выше чем в контроле (U -критерий Манна-Уитни ; $p < 0,05$). Латентный период до начала активности в отсутствии стимула, наоборот, был значительно больше (U -критерий Манна-Уитни ; $p < 0,05$) (Рис.17.)

Достоверных различий в количестве подходов к источнику стимула при трансляции призывного и конкурентного сигнала не выявлено. Однако,

заметна тенденция увеличения количества подходов при проигрывании призывного сигнала (62 и 48 % соответственно).

4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Филогентические исследования Tachinidae

Tachininae - важная группа паразитоидов на личиночной стадии, все хозяева которых принадлежат к членистоногим, в основном к насекомым, включая важных насекомых-вредителей в сельском и лесном хозяйстве. Благодаря нашему исследованию морфологический анализ показал, что в Египте было зарегистрировано 73 вида тахинид, принадлежащих к 42 родам, 15 трибам и 4 подсемействам (Steyskal and El-Bialy, 1967; Fathy Negm, 1989) (неопубликованная докторская диссертация); Elhawagry, 2018). Кроме того, эффективность анализа морфологических признаков позволила нам выявить новый для Египта вид - *Microphthalma europea* (Tachininae: Megaprosopini). Представители этого вида, рода и трибы описаны для Египта впервые.

Долгое время считалось, что тахиниды представляют собой монофилетическую группу, эти выводы были основаны на анализе морфологии личинок и взрослых особей (Cerretti et al., 2014; Herting, 1960; Wood, 1987), и недавние молекулярные анализы в целом подтвердили эту точку зрения (например, Tachi and Shima, 2010; Winkler et al., 2015; Blaschke et al., 2018 и Stireman et al., 2019); в отличие от (Kutty et al., 2010).

Основное разделение подсемейств в недавних исследованиях на группировку **Phasiinae + Dexiinae** и **Exoristinae + Tachininae** было подтверждено как с использованием морфологических данных в Cerretti et al. (2014), так и с использованием молекулярных данных Winkler et al., 2015;

Blaschke et al., 2018 и Stireman et al., 2019 г. Наш анализ молекулярных признаков показывает, что все подсемейства являются полипарафилетическими. Исключение составляют Phasiinae, сгруппированные как монофилетическая группа, что согласуется с морфологическим результатом Cerretti et al., 2014 г. и молекулярным результатом Winkler et al., 2015; Blaschke et al., 2018 и Stireman et al., 2019 г. Исключительное размещение *Cylindromyia* (рис. 12), которая позиционируется как сестринская таксонов Tachininae со слабой поддержкой (17% ML; 20% NJ) и согласуется с Winkler et al., 2015 в вне этого рода от Phasiinae. *Cylindromyini* морфологически хорошо выделяются, но предположение, что они могут не быть фазийными, или что Phasiinae могут не быть монофилетическими, является новым (Winkler et al., 2015). Но после использования большей выборки таксонов в Cerretti et al., 2014 г., Blaschke et al., 2018 и Stireman et al., 2019 выявили монофилию Phasiinae с *Cylindromyini*.

Потенциальным решением было бы разделить подсемейство Phasiinae по этим статистическим признакам и создать монофилетическое подсемейство Phasiinae и новое монофилетическое подсемейство *Cylindromyinae*. Однако *Cylindromyini* имеет много общих черт с *Dexiinae*, и несколько *dexiines* исторически относились к *Cylindromyini* (особенно *Epigrimyia* и *Beskia*). Прежде чем *Cylindromyini* можно будет повысить до статуса подсемейства, необходимо укрепить статус *Dexiinae* и его связь с Phasiinae (магистерская работа Blaschke, 2013).

- Мы поместили загадочный род *Strongygaster* (сгруппированный с *Thelaria* и *Elodia*) с очень слабой степенью уверенности в качестве сестринской группы Phasiinae (анализ NJ) и возник в пределах Tachininae и Exoristinae (анализ ML), где он был ранее помещен Herting (1984) и другими. (см. Blaschke, 2013; Stireman et al., 2019).

Однако несколько недавних исследований (Cerretti, 2010; O'Hara and Wood, 2004; Stireman et al., 2019) считали Strongygastrini родственником Tachininae, *Strongygaster* внешне похож на *Phasia* и некоторых других фазий, с большими глазами и уменьшенной хетотаксией (щетина уменьшается), но биология (яйцеводство, хозяева в четырех отрядах насекомых в дополнение к Hemiptera) не соответствует типичным Phasiinae, и фаллическая редукция увеличивает путаницу отношений. Размещение *Strongygaster* в пределах Phasiinae также подтверждено морфологическим и молекулярно-филогенетическим анализами (Cerretti et al., 2014; Blaschke et al., 2018) соответственно, что соответствует нашему морфологическому исследованию (рис. 1).

Связи между Dexiinae являются одними из самых плохо обоснованных в нашем анализе. При анализе менее информативного гена COI несколько включенных в ML анализе таксонов dexiinae сгруппированы в кластер как сестры друг другу и с другими таксонами Tachininae и Exoristinae, но не в монофилетическую кладу. В дополнение к *Estheria petiolata* и *Voria erasmocoronadoi* сгруппированы как сестры из этого клады. В то время как в NJ анализе они широко разбросаны по дереву, и в обоих случаях отношения между ними (таксоны Dexiinae) неясны. Этот результат о взаимоотношениях Dexiinae также наблюдался Winkler et al., 2015 г. с использованием того же маркера COI, но с очень небольшим количеством таксонов Tachinidae. Однако в Stireman et al., 2019 г. Dexiinae представляли собой хорошо поддерживаемую монофилетическую Dexiinae, отношения между трибами внутри подсемейства были более неопределенными.

- **Монофилия подсемейства Exoristinae** подтверждается всеми шестью основными филогенетическими анализами Tachinidae (Stireman, 2002a; Tachi, Shima, 2010; Cerretti et al., 2014; Blaschke et al., 2018; Stireman et al, 2019), и это также поддерживается здесь (в нашем морфологическом дереве), но не

поддерживается в нашем молекулярном анализе, где таксоны Exoristinae разбросаны по дереву. Где *Prooppia* в пределах Phasiinae, тогда как эта *Bacteromyia aurulenta* и *Admontia grandicornis* происходят из таксонов тахининов и дексиинов. *Admontia* (оставшиеся виды) и *Elodia ambulatoria* - сестры *Strongygaster*.

- **Tachininae** - наиболее морфологически неоднородное подсемейство Tachinidae, лишенное четких морфологических синапоморфий (Mesnil, 1966). В недавнем морфологическом анализе Cerretti et al., (2014) обнаружили, что Tachininae полифилетичны, с кладами Myiophasiini + Palpostomatini, Macquartini и Ormiini, а у молекулярных (Stireman et al., 2019) Myiophasiini + Macquartini (ни один из которых здесь не представлен, кроме Macquartia) помещен в основу Tachinidae, и подсемейство является парафилетическим по отношению к Exoristinae, как в нашем исследовании, Tachininae - парафилетическая группа, разбросанная по дереву. Где некоторые Tachininae (Tachinini, Macquartini, Nemoraeni и Siphonini) являются сестрами клады Phasiinae. В то время как **Ernestini** и **Loewini** - сестры **Cylindromyini**.

А **Megaprosopini** - сестринская группа *Actia cinerea* и *Nowickia markini* с таксонами Dexiinae. А также сестры **Mithionini** и **Leskini** с **Dexiinae** и **Exoristinae**.

Монофилия Siphonini была подтверждена в предыдущих исследованиях (Cerretti et al., 2014; Stireman et al., 2019) и согласна с нашим исследованием, но в нашем анализе есть исключение, когда *Actia* и *Peribia tibialis* выходят из этой трибы.

- В нашем морфологическом и молекулярном анализе отношения некоторых таксонов Tachininae примерно такие же, как следующие:

Macquartia (Macquartini) является сестрой *Nowickia* (Tachinini), и обе они сгруппированы с *Nemoraea* (Nemoraeni).

Морфологически *Loewia* и *Synactia* расположены в основании дерева, в отличие от молекулярного анализа, но с теми же отношениями (они сгруппированы как сестринские).

В дополнение к монофилии **Megaprosopini** (*Microphthalma* и *Dexiosoma*) умеренно поддерживаются в обоих анализах. В дополнение к **Mintho-leskiine** сгруппированы в ML (COI) и морфологическом анализе, но он рассредоточен (разделен) в анализе NJ.

Можно сделать вывод, что для разрешения некоторых сомнительных таксонов (особенно высшие таксоны) потребуется дополнительная выборка таксонов и использование информативных маркеров (генов) как CAD, LGL, MAC и MCS наблюдалась их способность разрешать узлы в филогении быстро эволюционирующие линии.

Однако мы использовали несколько таксонов для рода *ech* и каждой трибы, но заметили, что использование гена COI не позволяет восстановить (выявить) подсемейства как монофилетические и выявить его проблемы. Между тем, тот же маркер (COI) показал, что большинство родов и триб являются монофилетическими группами:

Трибы: Siphonini, Megaprosopini, Strongygasterini, Leucostomatini, Macquartini, Tachinini (*Nowickia*), Phasiini, Cyldromyini.

Роды: *Macquartia*, *Nowickia*, *Siphona*, *Peribaea*_, *Leucostoma*, *Cyldromyia*, *Phasia*, *Microphthalma*, *Strongygaster*, *Admontia*_, *Bithia*, *Leowia*.

4.2. Трофические связи Tachinidae - Pentatomidae

Для изученных в нашей работе видов выявлены следующие трофические связи:

Aelia acuminata (L.) На посевах сои в Рязанской области активно заражаются *Cylindromyia* sp., также в (Аксененко Е.В., 2013) были обнаружены паразиты *Cylindromyia bicolor* и *Cylindromyia auriceps* на том же хозяине. Кроме того, от того же хозяина (*Aelia acuminata*) мы извлекли *Gymnosoma* sp.. Ранее, *Gymnosoma desertorum* (Rohdendorf, 1947) наблюдалась на *Aelia acuminata* L. (Аксененко Е.В., 2013) в районе Центрально-Черноземной зоны России.

Dolycoris baccarum Linnaeus - на посевах сои в Рязанской области чаще всего заражается *Cylindromyia intermedia* (Meigen, 1824). Наши данные согласуются с результатами других авторов (Аксененко Е.В., Гапонов С.П. 2012, Каменкова К.В., 1956), сообщивших, что *Cylindromyia intermedia* паразитирует на *Dolycoris baccarum* в Краснодарском крае (Россия) и Воронежской области (Россия) соответственно. На том же хозяине (*Dolycoris baccarum*) мы экстрагировали паразита *Ectophasia* sp. Также Аксененко Е.В., 2013 наблюдал *Ectophasia crassipennis* на этом вредителе (*Dolycoris baccarum*) в зоне Центрально-Черноземного региона.

- *Nezara viridula* на посевах кукурузы заражается в основном *Trichopoda pennipes* (Fabricius, 1781) (El-Hawagry M.S.A. et al. 2020). Следует отметить тот факт, что первая регистрация в Египте (*Trichopoda pennipes*) на этом хозяине была по El-Hawagry M.S.A. et al. 2020 и наше исследование подтверждает их обнаружение в Египте. Т.е можно говорить о внедрении этого вида в экосистему.

N. viridula во многих странах является важным вредителем посевов сои и многих других культур. Потенциальную опасность этот вид представляет в основном в странах с мягким климатом и на юге России, но по мере развития растениеводства имеется большая вероятность проникновения в новые регионы. В данном случае одним из важных моментов, препятствующим

возникновению вспышек численности вредителя на новых местообитаниях является наличие потенциальных хищников и паразитов из числа видов-полифагов, способных нивелировать его массовое размножение на этапе вселения.

В нашем исследовании средний уровень паразитизма видов Tachinidae на полужесткокрылых составляет 8,23%, что говорит о необходимости дополнительных исследований для использования Tachinidae в программах биологической борьбы.

Исследованы паразитарно-хозяйные отношения фазий (Phasiinae:Tachinidae) с полужесткокрылыми сем. Pentatomidae. Почти для всех видов паразитов, эти результаты подтверждают их способность предотвращать массовое размножение вредителей на сельскохозяйственных культурах (Каменкова К. В., 1956; Аксёненко Е. В., Гапонов С. П. 2012; Аксененко Е. В., 2013; El-Hawagry M. S. A. et al. 2020).

Как правило паразитические виды-полифаги уже присутствуют в естественных биоценозах и могут быть эффективным барьером для проникновения опасных карантинных вредителей в новые, не характерные для них, станции с посадочным материалом. А при проникновении - сдерживать массовое размножение и развитие вспышек численности. Поэтому изучение трофических связей и видового состава паразитоидов насекомых вредителей имеет не только теоретический, но и важный практический аспект для построения дальнейших прогнозов по динамике численности насекомых.

Наши результаты показывают, что уровень паразитизма тахинид на клопах в этом исследовании был относительно низким (8,23%). Наши данные согласуются с некоторыми другими исследованиями где средний уровень

паразитизма, о котором сообщалось здесь, аналогичен среднему уровню как например в исследовании для штата Огайо (США) (Duncan, Matthew W. 2017).

Следовательно, роль Tachinidae, как потенциального барьера и регулятора численности клопов-щитников нуждается в дальнейшем изучении. Особый интерес представляет сравнение видового состава паразитов клопов фауны России и государств с которыми идет большой товарооборот сельскохозяйственной продукцией растениеводства и посадочным материалом - вероятными источниками проникновения карантинных видов.

4.3. Анализ вибрационных сигналов

Значительные отличия в латентных периодах в контроле и при стимуляции показывают, что коммуникационные сигналы клопов могут иметь значение для привлечения не только потенциального полового партнера или при агонистических внутривидовых взаимодействиях, но и при межвидовых взаимодействиях хищника и жертвы.

В нашей предыдущей работе показано, что искусственное предъявление дизруптивных сигналов самки *P. rufipes* эффективно препятствует копуляции уже сложившихся пар, чем эффективно снижает численность насекомых-вредителей на растении (Шестаков, 2020). Эти данные хорошо согласуются с результатами, полученными зарубежными коллегами на представителях других групп насекомых. К примеру, на некоторых видах листоблошек показано, что проигрывание дизруптивных сигналов самцов снижает численность насекомых на посадках винограда (Nieri, Mazzoni, 2018, Avosani, 2020). Предполагается, что этот эффект связан с невозможностью успешной

внутривидовой коммуникации и нарушением поиска и распознавания самцов и самок из-за помех, создаваемых транслируемым стимулом. Таким образом применение вибрационных стимулов может эффективно менять поведение некоторых видов насекомых на растении (Djemai et al., 2001, de Groot et al., 2010). Предполагается, что растение перестает быть комфортным субстратом для насекомых в виду невозможности успешной коммуникации на нем.

Применение привлекающих стимулов так же может быть весьма эффективным. Многие животные могут использовать один и тот же тип сигнала в разных поведенческих ситуациях, т.е. сигнал может быть полифункциональным. Так сигнал агрессии используемый при агонистических взаимодействиях самцов, теоретически, может нести находящимся рядом самкам информацию о видовой принадлежности самцов и их готовности к спариванию.

В нашем эксперименте все типы сигналов эффективно привлекали потенциального хищника (мух тахин) к источнику стимула по сравнению с контролем. Таким образом вибрационные сигналы могут использоваться не только как дополнительный фактор привлечения вредных насекомых в различные типы ловушек : клеевые, феромонные, но и для привлечения на растение потенциальных энтомофагов, которые будут создавать барьер для заражения растения вредителями. Наши данные подтверждают выводы других авторов, что сигналы жертвы могут привлекать на растение потенциальных хищников и паразитов (Virant-Doberlet et al., 2019). Использование искусственных сигналов вредителей могло бы заранее привлекать на растение поедающих их хищников и, тем самым, предотвращать массовые вспышки численности .

Мы считаем, что в условиях перехода к безопасному органическому земледелию новые безопасные методы контроля могли бы стать хорошей альтернативой пестицидам или дополнительным инструментом, наряду с феромонными, механическими ловушками и бактериальными препаратами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По морфологическим данным показано, что Tachinidae являются монофилитической группой для большинства подсемейств. Молекулярный анализ по гену COI показывает, что все подсемейства Tachinidae являются полипарафилетическими, за исключением Phasiinae. Различия в молекулярных и морфологических данных говорят о необходимости использовать дополнительные маркеры.
2. На основе сравнительного анализа таксономического состава Tachinidae паразитирующих на клопах-щитниках на территории России и Египта показано, что часть видов может встречаться в обоих регионах.
3. Обнаруженные на клопах-щитниках местные виды Tachinidae в основном являются видами-полифагами, способными поражать широкий спектр хозяев и, теоретически, они могут быть препятствием для внедрения в биоценоз инвазивных видов.
4. Стимулы, созданные на основе вибрационных сигналов клопов эффективно привлекают Tachinidae.
5. Вибрационные сигналы могут использоваться не только как дополнительный фактор привлечения вредных насекомых в различные типы

ловушек, но и для привлечения на растение потенциальных энтомофагов, которые будут создавать барьер для заражения растения вредителями

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит коллектив агробиотехнического департамента АТИ за большую помощь и поддержку в решении технических и административных вопросов, необходимых для проведения исследований, а так же за поддержку и ценные советы. Автор выражает признательность научному руководителю за консультации, предоставленные материалы и оборудование, а так же помощь на всех этапах работы.

ПУБЛИКАЦИИ

По теме диссертации опубликованы списки Scopus и ВАК.

Статьи в изданиях из списка ВАК

- 1- Elhashash, A. "Phylogenetic Analysis of the Parasitoid Flies (Tachinidae, Diptera) based on Morphological Data." Теоретические и прикладные проблемы АПК, 2021, №4 (50). С. 44-47.
- 2- Arafa Elhashash. Molecular Analysis of Parasitoid Flies Tachinidae. RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries. 2022; 17(1): С 49-62.

Статьи в изданиях, индексируемых Scopus и Web of Science

- 1- Elhashash Arafa и Lev Shestakov. Overview of Tachinid Parasitoids Classification (Tachinidae, Diptera). Research on Crops 21 (2): С. 415-423 (2020).

- 2- El-Hashash AE, Badrawy HBM, Ibrahim AM-E. A review of tangle- veined flies (Nemestrinidae, Diptera) in Egypt. ZooKeys. (2021). 1071: 11-42. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1071.70743>

иные публикации

- 1- Шестаков Л. С. и Эль Хашаш А. Роль Акустических И Вибрационных Сигналов Во Взаимоотношениях Паразитических Двукрылых Сем. Tachinidae И Клопов-Щитниковенсорные. Системы, 2020, Том 34, № 1, С. 14–18.
- 2- Шестаков Л. С. И Эль Хашаш А. Перспективы Использования Данных О Вибрационной Коммуникации Для Разработки Безопасных Методов Контроля Численности Насекомых. Сенсорные Системы, 2021, Том 35, № 1, С. 39–43.

Материалы научных конференций

- 1- Elhashash A.E. and Shestakov L. S. *Outline of Classification of Tachinidae*: Сборник статей. Том 1 Международная научная конференция молодых учёных и специалистов, посвящённая 160-летию В.А. Михельсона, Москва, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, Июнь, 2020 г.– с. **18-20**.
- 2- El-Hashash A.E. and Badrawy H.B.M. *A Review of the Egyptian Species of the Genus Nemestrinus Latreille (Diptera, Nemestrinidae)*. Сборник Материалов XI Всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием). Воронеж, 24–29 августа 2020 г. С. **281-281**.
- 3- Elhashash A.E. *Taxonomic Structure of Family Tachinidae in Light Wiegth Molecular Studies*. Международной научной конференции, посвященной 155-летию РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, ВЫПУСК 293 (ЧАСТЬ IV), Москва 2021. 4 декабря 2020 г. С. 63-65.
- 4- Elhashash Arafa и Lev Shestakov. *Cladistic Analysis Based On Morphological Data of Parasitoid Tachinid Flies (Tachinidae, Diptera)*. XIII Международная научно-практическая конференция молодых ученых «Инновационные процессы в сельском хозяйстве». Москва, РУДН. 22-23 Апреля 2021 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксёненко Е. В. Двукрылые подсемейства Phasiinae (Diptera, Tachinidae) юго-востока Центрального Черноземья // Авторская диссертация. 2013. 24 с.; Санкт-Петербург.
- Аксёненко Е. В., Гапонов С. П. Изученность фауны и экологии фазиин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) Воронежской области // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 2012. №10.
- Каменкова К. В. Фазииды (Diptera, Phasiidae) паразиты клопов семейства Pentatomidae в Краснодарском крае Предкавказья // Энтомологическое обозрение. 1956. 35: 324–333.
- Рихтер В.А. Семейство Tachinidae - тахины // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. VI, ч. 3. С. 148-398.
- Зимин Л.С, Зиновьева КБ., Штакельберг А.А. Семейство Tachinidae (Larvaevoridae) - тахины // Определитель насекомых европейской части СССР. Двукрылые, блохи. Ч. 2. - Л.: Наука, 1970. - С. 678-798.
- Andersen S. The Siphonini (Diptera: Tachinidae) of Europe. // Fauna Entomologica Scandinavica. 1996. 33: 146 pp.
- Aldrich J.R., Lusby W.R., Marron B.E., Nicolaou K.C., Hoffmann M.P. and L.T. Wilson. Pheromone blends of green stink bugs and possible parasitoid selection // Naturwissenschaften. 1989. 76: 173-175.
- Aldrich J.R., Rosi M.C. And Bin F. Behavioral correlates for minor volatile

- compounds from stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae) // *J. Chem. Ecol.* 1995. 21: 1907-1920.
- Aldrich J.R., Khrimian A., Zhang A. And Shearer P.W. Bug pheromones (Hemiptera, Heteroptera) and tachinid fly host-finding // *Zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue*. 2006. Serie 5: 1-17.
- Arnaud P.H. The entomological publications of Charles Henry Tyler Townsend [1863–1944]; with lists of his new generic and specific names // *Microentomology*. 1958. 23: 1–63.
- Arnaud P.H. Jr. A Host-Parasite Catalog of North American Tachinidae (Diptera) // *USDA Misc. Publ.* 1978. 1319. 860 p.
- Askew, R.R. and Shaw, M.R. Parasitoid communities: Their size, structure, and development. In Waage, J.K. and Greathead, D. (eds.), *Insect Parasitoids* // Academic Press, London. 1986. pp.225-264.
- Avosani S., Daher E., Franceschi P., Ciolli M., Verrastro V., Mazzoni V. Vibrational communication and mating behavior of the meadow spittlebug *Philaenus spumarius* // *Entomologia Generalis*. 2020. Volume 40 Number 3: p. 307 – 321. DOI: 10.1127/entomologia/2020/0983
- Avosani S., Sullivan T. E., Ciolli M., Mazzoni V. and David Maxwell Suckling., Can Vibrational Playbacks Disrupt Mating or Influence Other Relevant Behaviours in *Bactericera cockerelli* (Triozidae: Hemiptera)? // *Insects*. 2020. V. 11, P. 299. DOI: 10.3390/insects11050299
- Baker, W. A., Bradley, W. G. and Clark, C. A. Biological control of the European corn borer in the United States // *Techn. Bull. U. S. D. A.* 1949. 983: 1–185.
- Belshaw R. Tachinid flies. Diptera: Tachinidae. Handbooks for the identification of British Insects, 10, Part 4a (i) // Royal Entomological Society of London, London. 1993.169 pp.
- Belshaw R. Life history characteristics of Tachinidae (Diptera) and their

- effect on polyphagy. 1994. pp. 145–62
- Bezzi M, and Stein P. Cyclorrapha Aschiza. Cyclorrapha Schizophora: Schizometopa. Pp. 1–747. In: Becker T, Bezzi M, Kertész K, Stein P (Eds) Katalog der paläarktischen Dipteren // Band III. Budapest. 1907. 828 pp.
- Blaschke D. Molecular Systematics of the Subfamily Phasiinae (Diptera: Tachinidae) // University of Tennessee, Knoxville Trace: Tennessee Research and Creative Exchange. Master thesis. 2013. 125 p.
- Blaschke D., Stireman O., O'hara J., Cerretti P. and Moulton J. Molecular phylogenetics and piercer evolution in the bug-killing flies (Diptera: Tachinidae: Phasiinae) // Systematic Entomology. 2018. V. 43: 218-238.
- Burks M.L. and Nettles WC J.r. Eucelatoria sp.: effects of cuticular extracts from *Heliothis virescens* and other factors on oviposition // Environ. Entomol. 1978. 7: 897–900.
- Cade W. H. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song // Science. 1975. 190, 1312-1313.
- Cantrell B.K. and Crosskey R. W. Family Tachinidae. In: Evenhuis NL (Ed) Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian regions // Bishop Museum Press, EJ Brill. 1989. 733–784.
- Cerretti P. I tachinidi della fauna italiana (Diptera Tachinidae) con chiave interattiva dei generi ovest-paleartici // Cierre Edizioni, Verona. 2010. Volume I, 573 pp. Volume II, 339 pp.
- Cerretti P., Tschorsnig H-P., Lopresti M. and Di Giovanni F. MOSCHweb — a matrix-based interactive key to the genera of the Palaeartic Tachinidae (Insecta, Diptera) // ZooKeys. 2012. 205: 5–18. doi: 10.3897/zookeys. 205.3409.
- Cerretti P. O., O'Hara J. E., Wood D. M., Shima H., Inclan D. J. and Stireman III J. O. Signal through the noise? Phylogeny of the Tachinidae (Diptera) as inferred from morphological evidence // Systematic Entomology. 2014. Vol. 39. p. 335–

353.

Cokl A. Stink bug interaction with host plants during communication // *J Ins Physiol* .2008. 54:1113-1124

Coquillett D.W. Revision of the Tachinidae of America north of Mexico. A family of parasitic two-winged insects // United States Department of Agriculture. Division of Entomology. 1897. Technical Series 7: 156 pp.

Crosskey R.W. A conspectus of the Tachinidae (Diptera) of Australia, including keys to the supraspecific taxa and taxonomic and host catalogues // *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement*. 1973. 21: 221 pp.

Crosskey R.W. A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental Region // *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement*. 1976. 26: 357 pp.

Crosskey R.W. Family Tachinidae. Pp. 822–882. In: Crosskey RW (Ed) *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region* // British Museum (Natural History), London. 1980. 1437 pp.

Curran C.H. The families and genera of North American Diptera // Ballou Press, New York. 1934. 512 pp. + 2 pls.

DE BACH, P. *Biological control by natural enemies* // Cambridge University Press. 1974. 323 p.

de Groot M., Cokl A., Virant-Doberlet M. Effects of heterospecific and conspecific vibrational signal overlap and signal-to-noise ratio on male responsiveness in *Nezara viridula* (L.) // *J. Exp. Biol* .2010. V.213: P.3213-3222

Djemai, I., Casas, J., and Magal, C. Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations // *Proc. R. Soc. B*. 2001. V. 268: P. 2403–2408. DOI: 10.1098/rsbp.2001.1811

Duncan, Matthew. "Determinants of host use in tachinid parasitoids (Diptera:

- Tachinidae) of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) in Southwest Ohio." // Master's thesis, Wright State University. 2017. http://rave.ohiolink.edu/etdc/view?acc_num=wright1495723449203563
- Eggleton P. and Belshaw R. Insect parasitoids: an evolutionary overview // *Philos. Trans. R. Soc. London B. Biol. Sci.* 1992. 337:1–20
- Eggleton P. and Gaston K.J. Tachinid host ranges: a reappraisal (Diptera: Tachinidae) // *Entomol. Gaz.* 1992. 43:139–43.
- El-Hawagry S.M. Catalogue of the Tachinidae of Egypt (Diptera: Oestroidea) // *Egyptian Journal of Biological Pest Control.* 2018. 28:46
- El-Hawagry M. S. A. Ebrahim, A. M. E. and Nada M. S. E. First detection of the Nearctic parasitoid species *Trichopoda pennipes* (Fabricius) (Diptera: Tachinidae) in Egypt // *Egypt J Biol Pest Control.* 2020. 30, p. 12. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-0211-z>.
- Elsy K.D. and Rabb R.L. Biology of *Voria ruralis* (Diptera: Tachinidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1970. 63: 216–22
- Feener D.H. and Brown B.V. Diptera as parasitoids // *Annu. Rev. Entomol.* 1997. 42: 73–97.
- Felland C.M. Habitat-specific parasitism of the Stalk Borer (Lepidoptera: Noctuidae) in Northern Ohio // *Environ. Entomol.* 1990. 7:162–66.
- Fitch, W.M. Toward Defining Course of Evolution: Minimum Change for a Specific Tree Topology // *Systematic Zoology.* 1971. 20, 406-416. <http://dx.doi.org/10.2307/2412116>.
- Girschner E. Beitrag zur Systematik der Musciden // *Berliner Entomologische Zeitschrift.* 1893. 38: 297–312.
- Godfray, H.C.J. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology* // Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 1994. 473 pp.
- Golec A., Xing, Yang, L. and Joseph E. Kudzu-deprived First-generation Megacocta

- cribraria (F.) (Heteroptera: Plataspidae) Are Capable of Developing on Alternative Legume Species // Journal of Agricultural and Urban Entomology. 2015. 31: 52-61. DOI - 10.3954/JAUE15-08.1
- GREATHEAD, D. J. Parasitoids in classical biological control. In: Insect parasitoids, Ed. by WAAGE and GREATHEAD // Academic Press, London. 1986. 289–318.
- Grenier, S. Applied biological control with Tachinid flies (Diptera, Tachinidae): A review // Anz. Schadlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz. 1988. 61: 49–56. <https://doi.org/10.1007/BF01906254>
- Goloboff P., Farris, J. and Nixon, K.. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. 2003. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Guimarães J.H. Family Tachinidae (Larvaevoridae) // A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. 1971. 104: 333 pp.
- Guimarães J.H. Host-parasite and parasite-host catalogue of South American Tachinidae (Diptera) // Arq. Zool. Sao Paulo. 1977. 28:1–131.
- Hartman E., Rohde B., Lujo S., Dixon M., McNeill S., Mankin R. W. Behavioral responses of male *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) to mating communication signals from vibration traps in citrus (Sapindales: Rutaceae) trees // Florida Entomologist. 2017. V. 100. P. 767–771. DOI:10.1653/024.100.0425
- Hassemer M., Lopes R., Borges M., Alves L., Withall D., Piccet J., Laumann R., Birkett M., Blassioli-Moraes M. Development of an attract-and-infect device for biological control of lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in poultry houses // Biol.Control. 2020. V 149. 104326 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104326>
- Herting B. Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der gruppe // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 1957. 45: 429–461.

- Herting B. Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae) // Monographien zur angewandten Entomologie. 1960. 16: 188 pp.
- Herting B. Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae). IX // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1966. 146: 1–12.
- Herting B. Catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1984. Serie A (Biologie) 369: 228 pp.
- Iwao K., Nakamura S. and Ohsaki N. Plant-based host preference and larval competition of the tachinid parasitoid // *Epicampona succincta*. *Popul. Ecol.* 2001. 43:149–55
- KIMBERLING, D. N., MILLER, J. C. and PENROSE, R. L. Distribution and parasitism of winter moth, *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae), in western Oregon // *Environ. Entomol.* 1986.15: 1042–1046.
- Kutty S.N., Pape T., Wiegmann B.M. and Meier R. Molecular phylogeny of the Calyptratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's fly // *Systematic Entomology*. 2010. 35: 614–635.
- Kumar S., Stecher G., Li M, Knyaz C. and Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // *Molecular Biology Evolution*. 2018. 1;35(6):1547-1549. doi: 10.1093/molbev/msy096. PMID: 29722887; PMCID: PMC5967553.
- Lill J.T., Marquis R.J. and Ricklefs R.E. Host plants influence parasitism of forest caterpillars // *Nature*. 2002. 417:170–73
- Madison W.P. and Knowles L.L. Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting // *Systematic biology*. 2006. 55: 21-30
- Malek R., Zapponi L., Eriksson A., Ciolli M., Mazzoni , Anfora G. and Tattoni C.. Monitoring 2.0: Update on the *Halyomorpha halys* Invasion of Trentino // *ISPRS Int. J. Geo-Inf.* 2019. V.8: P.564; DOI:10.3390/ijgi8120564

- Malloch J.R. A new character for differentiating the families of Muscoidea (Dipt.) // Entomological News. 1923. 34: 57–58.
- McAlpine J.F. Phylogeny and classification of the Muscomorpha. Pp. 1397–1518. In: McAlpine JF, Wood DM (Eds) Manual of Nearctic Diptera. Volume 3 // Agriculture Canada Monograph. 1989. 32: vi + 1333–1581.
- Mesnil L.P. Essai sur les tachinaires (Larvaevoridae) // Monographies publiées par les Stations et Laboratoires de Recherches Agronomiques. 1939. 7: 67 + v pp.
- Mesnil L.P. Larvaevorinae (Tachininae) // Die Fliegen der palaearktischen Region. 1944, 64g. 10: 1–48 + pls. I–II.
- Mesnil L.P. Larvaevorinae (Tachininae) // Die Fliegen der palaearktischen Region. 1966, 64g. 10 (Lieferung 263): 881–928.
- Mesnil L.P. Larvaevorinae (Tachininae) // Die Fliegen der palaearktischen Region. 1975, 64g. 10 (Lieferung 309): 1305–1384.
- Mondor E.B. and Roland J. Host searching and oviposition by *Leschenaultia exul*, a tachinid parasitoid of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* // J. Insect Behav. 1998. 11:583–9.
- Negm, F. Unpublished Ph.D. thesis reviewed the taxonomy of Egyptian Tachinidae (Plant Protection Institute, Ministry of Agriculture). 1987. 200 p.
- Nieri R., Mazzoni V. Open-field vibrational mating disruption: the effect on leafhopper pests and their predators // IOBC-WPRS Working Group "Integrated Protection in Viticulture". 2018. V.139: P. 31-34
- Nixon K. C. WinClada, version 1.00.08 // Published by the author, Ithaca, NY. 2002. 734:745.
- O'Hara J.E. Systematics of the genus group taxa of the Siphonini (Diptera: Tachinidae) // Quaestiones Entomologicae. 1989. 25: 1–229.
- O'Hara J.E. World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence.

Version 7.0. PDF document. 2012. 75 pp.
http://www.nadsdiptera.org/Tach/Genera/Gentach_ver7.pdf [accessed 3
February 2013]

O'Hara J. E. and Henderson S. J. world genera of the tachinidae (diptera) and their regional occurrence // Tachinid Times. Version 11. PDF document. 2020. 90 pp.

O'Hara J.E. and Wood D.M. Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico // Memoirs on Entomology. 2004. 18: iv + 410 pp.

Osten-Sacken C.R. An essay of comparative chaetotaxy, or the arrangement of characteristic bristles of Diptera // Mittheilungen des Münchener Entomologischen Vereins. 1881. 5: 121–138.

Osten-Sacken C.R. An essay of comparative chaetotaxy, or the arrangement of characteristic bristles of Diptera // Transactions of the Entomological Society of London. 1884: 497–517.

Panizzi A. R., McPherson J. E., James D. G., Javahery M., McPherson R.M. Economic importance of stink bugs (Pentatomidae) . In: Schaefer CW, Panizzi AR (eds) Heteroptera of Economic Importance // CRC Press, Boca Raton, Florida. 2000. P. 421-474.

Pantel J. Recherches sur les diptères a larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique // La Cellule. 1910. 26: 25–216 + 5 pls.

Pape T. Phylogeny of the Tachinidae family-group // Tijdschrift voor Entomologie. 1992. 135: 43–86.

Pape T. and Arnaud P.H. Bezzimyia: a genus of native New World Rhinophoridae (Insecta, Diptera) // Zoologica Scripta. 2001. 30: 257–297.

Powell G., The biology and control of an emerging shield bug pest, *Pentatoma rufipes* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) // Agricultural and Forest Entomology. 2020. DOI: 10.1111/afe.12408

- Reeves, W. and O'Hara, J. First report of *Strongygaster triangulifera* (Diptera: Tachinidae) as a parasitoid of a cantharid beetle, *Chauliognathus pennsylvanicus* (Coleoptera: Cantharidae) // *The Canadian Entomologist*. 2004. 136(5), 661-662. doi:10.4039/n04-015
- Robert D., Edgecomb R.S., Read M.P. and Hoy R.R. Tympanal hearing in tachinid Xies (Diptera, Tachinidae, Ormiini): the comparative morphology of an innovation // *Cell Tissue Res*. 1996. 284:435–448
- Robineau-Desvoidy J.B. Essai sur les myodaires // Mémoires présentés par divers Savans a l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. Sciences Mathématiques et Physiques, Sér. 1830. 2, 2: 813 pp.
- Robineau-Desvoidy J.B. Histoire naturelle des diptères des environs de Paris. Oeuvre posthume du Dr Robineau-Desvoidy publiée par les soins de sa famille, sous la direction de M. H. Monceaux. V Masson et fils // Paris; F Wagner, Leipzig; and Williams & Norgate, London. 1863. Tome premier, xvi + 1143 pp. Tome second, 920 pp.
- Rognes K. The Calliphoridae (blowflies) (Diptera: Oestroidea) are not a monophyletic group // *Cladistics*. 1997. 13: 27–66.
- Roland J., Denford K.E. and Jimenez L. Borneol as an attractant for *Cyzenis albicans*, a tachinid parasitoid of the winter moth, *Operopthera brumata* L. (Lepidoptera: Geometridae) // *Can. Entomol.* 1995. 127:413–21
- Rondani C. Descrizione di due generi nuovi di insetti dettiri. Memoria duodecima per servire alla dittirologia italiana // *Nouvi Ann. Sci. Nat. Bologna*. 1845. (2) 3: 25-36.
- Roth J.P., King E.G. and Thompson A.C. Host location behavior by the tachinid, *Lixophaga diatraeae* // *Environ. Entomol.* 1978. 7:794–98
- Sasaki C. On the life-history of *Ugimya sericaria*, Rondani // *Journal of the College of Science, Imperial University, Japan*. 1887. 1: 1–46 + 6 pls.

- Shestakov L. S., A comparative analysis of vibrational signals in 16 sympatric bug species (Pentatomidae, Heteroptera) // Entomological Review. 2015. Vol. 95, No. 3: P. 310–325
- Shima H. A revision of the genus *Dexiomimops* Townsend (Diptera, Tachinidae) // Sieboldia. 1987: 83–96.
- Shima H. Parasitic way of life in tachinid flies // Insectarium. 1989. 26: 4–9, 46–51, 88–94, 120–126.
- Shima H. Host-parasite catalog of Japanese Tachinidae (Diptera) // Makunagi/Acta Dipterol. Suppl. 1999. 1. 108 pp.
- Smith M., Wood M., Janzen H., Hallwachs W. and Paul D. N. Hebert. DNA barcodes affirm that 16 species of apparently generalist tropical parasitoid flies (Diptera, Tachinidae) are not all generalists // PNAS. 2007. 104 (12): 4967-4972. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700050104>
- Steyskal G.C. and El-Bialy S. A list of Egyptian Diptera with a bibliography and key to families // Min. Agric. Tech. Bull. 1967. 3:12–18
- Stireman J.O. III. Phylogenetic relationships of tachinid flies in subfamily Exoristinae (Tachinidae: Diptera) based on 28S rDNA and elongation factor-1 α // Systematic Entomology. 2002a. 27: 409–435.
- Stireman J.O. III. Host location and acceptance in a polyphagous tachinid parasitoid // Entomol. Exp. Appl. 2002b. 103:23– 34.
- Stireman J.O. III. Phylogenetic reconstruction of Exoristinae using molecular data: a Bayesian re-analysis // The Tachinid Times. 2005. 18: 4–6.
- Stireman J.O. III. and Singer M.S. What determines host range in parasitoids? An analysis of a tachinid parasitoid community // Oecologia. 2003. 135:629– 38.
- Stireman III J. O., O’Hara J. E. and Wood, D. M. Tachinidae: evolution, behavior, and ecology // Annual Review Entomology. 2006. 51, pp. 525–555.
- Stireman J.O. III, Cerretti P., O’Hara J.E., Blaschke J.D. and Moulton J.K. Molecular

- phylogeny and evolution of world Tachinidae (Diptera) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2019. 139: 106358. [22 December 2018 (online version), final version published in vol. 139 (October 2019 issue)]
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.002>
- Suckling D. M., Mazzoni V., Gerardo Roselli, Mary Claire Levy, Claudio Ioriatti, Lloyd Damien Stringer, Valeria Zeni, Marco Deromedi and Gianfranco Anfora .Trapping Brown Marmorated Stink Bugs: “The Nazgûl” Lure and Kill Nets // *Insects*. 2019. V.10: P. 433. DOI:10.3390/insects10120433
- Tachi T. and Shima H. Molecular phylogeny of the subfamily Exoristinae (Diptera, Tachinidae), with discussions on the evolutionary history of female oviposition strategy // *Systematic Entomology*. 2010. 35: 148–163.
- Townsend C.H.T. Record of results from rearings and dissections of Tachinidae // *United States Department of Agriculture. Division of Entomology*. 1908. 12: iv + 95– 118.
- Townsend C.H.T. Announcement of further results secured in the study of muscoid flies // *Annals of the Entomological Society of America*. 1911. 4: 127–152.
- Townsend C.H.T. Manual of myiology in twelve parts. Part II. Muscoid classification and habits // Privately published by Charles Townsend & Filhos, Itaquaquecetuba, São Paulo. 1935. 289 pp. + 9 pls.
- Tschorsnig H.P. Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*. 1985. Serie A (Biologie) 383: 1–137.
- Tschorsnig H.P. Preliminary host catalogue of Palaearctic Tachinidae (Diptera).
 Version 1.0. PDF document. 2017. 480 pp. http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/CatPalHosts/Cat_Pal_tach_hosts_Ver1.pdf [accessed 13/03/2019]
- Tschorsnig H.P. and Herting B. Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae)

- Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1994. Serie A (Biologie) 506: 1–170.
- Tschorsnig H.P. and Richter V.A. Family Tachinidae. In: Papp L, Darvas B (Eds) Contributions to a manual of Palaearctic Diptera (with special reference to flies of economic importance). Volume 3. Higher Brachycera // Science Herald, Budapest. 1998. 691–827.
- Tschorsnig H.P., Richter V.A., Cerretti P., Zeegers T., Bergström C., Vaňhara J., Van de Weyer G., Bystrowski C., Raper C., Ziegler J. and Hubenov Z. Fauna Europaea: Tachinidae // Pape T, Beuk P (Eds) Fauna Europaea: Diptera, Brachycera. 2004. Available at: <http://www.faunaeur.org/>
- Verbeke J. Contribution a l'étude des Tachinidae africains (Diptera). Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952–1954) // Résultats scientifiques. 1962a. 3 (4), 77–187 + 25 pls.
- Verbeke J. Tachinidae I (Diptera Brachycera) // Exploration du Parc National de la Garamba. Mission H. de Saeger. 1962b. 27: 1–76.
- Verbeke J. The structure of the male genitalia in Tachinidae (Diptera) and their taxonomic value // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1963. 114: 1–5.
- Villeneuve J. Contribution a la classification des Tachinariae paléarctiques // Ve Congrès International d'Entomologie, Paris. 1933. 2: 243–255.
- Vinson S.B. and Iwantsch G.F. Host regulation by insect parasitoids // Q. Rev. Biol. 1980. 55:143–65
- Vet, L. E. M., Wackers, F. L., and Dicke, M. How to hunt for hiding hosts: The reliability/detectability problem for foraging parasitoids // Neth. J. Zool. 1991. 41: 202–213.
- Virant-Doberlet M., Kuhelj A., Polajnar J., Šturm R. Predator-Prey Interactions and Eavesdropping in Vibrational Communication Networks // Front. in Ecol. and

Evol. 2019. V. 7: P.1-15

Winkler, I.S., Blaschke, J.D., Davis, D.J., Stireman, J.O. III, O'Hara, J.E., Cerretti, P. and Moulton, J.K. Explosive radiation or uninformative genes? Origin and early diversification of tachinid flies (Diptera: Tachinidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. 88, 38–54.

Wood D.M. A revision of the New World Exoristini (Diptera: Tachinidae). I. Phorocera subgenus Pseudotachinomyia // *Canadian Entomologist*. 1972. 104: 471–503.

Wood D.M. A taxonomic conspectus of the Blondeliini of North and Central America and the West Indies (Diptera: Tachinidae) // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1985. 132: 130 pp.

Wood D.M. Tachinidae. In: McAlpine JF, Peterson BV, Shewell GE, Teskey HJ, Vockeroth JR, Wood DM (Eds) *Manual of Nearctic Diptera. Volume 2* // *Agriculture Canada Monograph*. 1987. 28: 1193–1269.

Zollinger F., Chablais R., Crovadore J., Cochard B, Hänzi M., Bovigny P. and Lefort F. Microbiological Control Of *Carpocoris fuscispinus* (Hemiptera: Pentatomidae), A Pest Of Onion And Leek Seed Crops // *AGROFOR International Journal*. 2021. Vol. 6, Issue No. 1: 65-72. DOI - 10.7251/AGRENG2101065Z

ПРИЛОЖЕНИЕ

(S1) Морфологические признаки и состояния признаков, используемые в филогенетическом анализе:

ГОЛОВА: (Рис. 2 (А, В, С))

1. Глаза: (0) голые; (1) волосатая.
2. Наружные вертикальные щетинки самца: (0) присутствуют и хорошо развиты; (1) отсутствуют или неотличимы от постокулярных щетинок.
3. Наклон наружных вертикальных щетинок самцов (если есть): (0) выступающие (**направлен вперед (проклинат)**); (1) латероклинат.
4. Наружные вертикальные щетинки самки: (0) есть, хорошо развиты; (1) отсутствуют или неотличимы от постокулярных щетинок.
5. Наклон наружных вертикальных щетинок самки (если есть): (0) наклонные (**наклонился вниз (реклинат)**); (1) латероклинат.
6. Наклон внутренних вертикальных щетинок: (0) наклонные; (1) посредственный.
7. Внутренние вертикальные щетинки: (0) параллельные; (1) сходящиеся; (2) скрещены.
8. Длина глазковых щетинок: (0) хорошо развитые, не менее половины длины лобных щетинок вблизи глазкового треугольника; (1) короткие и волосковидные, менее половины длины лобных щетинок, близких к глазковому треугольнику; (2) отсутствует.
9. Наклон глазковых щетинок: (0) выступающие; (1) латероклинат; (2) откинуться назад.
10. Нижняя фронтальная щетинка: (0) достигает не более чем места прикрепления усиков; 1 – доходит до верхнего края цветоножки; (2) достигает расстояния между верхним и нижним краем цветоножки; 3 – доходит до нижней края цветоножки; (4) доходящие до середины фациального гребня или ниже.
11. Орбитальные проклинные щетинки (или латероклинные), самец: (0) отсутствует; (1) присутствуют (две щетинки).

12. Проклинирующие (или латероклинативные) Орбитальные щетинки, самка: (0) отсутствует; (1) один; (2) два; (3) три; (4) полный ряд из четырех или более.
- 13. Орбитальная пластина, щетинки:** (0) отсутствующий; (1) несколько мелких щетинок; (2) множество длинных щетинок, похожих на волосы; (3) богатые длинные щетинки, похожие на волосы, с рядным посредственным щетинкем; (4) множество мелкие короткие щетинки, похожие на волоски; (5) богатые тонкие короткие щетинки, похожие на волосы, с рядным посредственным щетинкем.
- 14. Верхние изогнутые глазничные щетинки:** (0) одна; (1) две; (2) неотличимы от лобных щетинок, ближайших к вершине.
- 15. Парафациальные щетинки ниже нижней лобной щетинки:** (0) полностью голые; (1) несколько коротких, тонких лежащих щетинок на верхней половине; (2) несколько коротких, тонких лежащих щетинок на нижней половине; (3) короткие, тонкие, лежащие щетинки на большей части длины; (4) по крайней мере одна сильная проклинанная или среднеклиновидная щетинка.
- 16. Щетинки на средней части парафациалий:** (0) отсутствуют; (1) присутствует.
- 17. Форма лицевого валика (голова сбоку):** (0) равномерно вогнутая; (1) более или менее прямые (кроме непосредственно над вибриссами, где они обычно слегка вогнуты).
- 18. Ряд щетинок на лицевом валике (относительно длины лицевого гребня):** 0 — не более чем на нижней $1/5$; 1 — на нижних $1/4-2/5$; 2 — на нижних $1/2-3/5$; (3) более чем на $2/3$.
- 19. Место прикрепления вибрисс:** (0) на уровне нижнего края лица; 1 — ниже нижнего края лица; (2) чуть выше нижнего края лица (3) далеко выше нижнего края лица.
- 20. Лицевой киль:** (0) отсутствует или слабо выражен; (1) присутствует и сильно выделяется.
- 21. Нижний край лица:** (0) в профиль не виден; 1 — слабо заметен в профиль; 2) сильно выступающие и хорошо заметные в профиль, заходящие за вибриссный угол.
- 22. Расширение щеки:** (0) присутствует, хорошо развито (по крайней мере, в половину высоты щеки); (1) присутствует, но слабо развит; (2) отсутствует.

23. Щетинки на вентральной половине затылка (включая постщеки): 0 — большей частью светлые; (1) в основном черные с несколькими светлыми щетинками вдоль задне-вентрального края головы; (2) все черное.
24. Щетинки на дорсальной половине затылка: (0) без черных щетинок из черных щетинок за заглазничным рядом; 1) несколько черных щетинок черных щетинок позади заглазничного ряда; 2) один ряд черных щетинок позади заглазничного ряда; (3) два ряда черных щетинок позади заглазничного ряда; (4) более двух рядов черных щетинок за постглазным рядом.
25. Длина антенны (относительно высоты щеки): (0) заметно больше высоты щеки; (1) примерно равна высоте щеки; 2) короче высоты щеки.
26. Опушение аристы: (0) голая; (1) аристы микропузырчатые; (2) аристы опушенные, самые длинные волосы короче диаметра основания аристы; (3) перистые, самые длинные волосы заметно длиннее базального диаметра аристы.
27. Длина второго аристомера: (0) очень короткая, длина менее чем в два раза превышает ширину; 1) удлинённая, ее длина более чем в два раза превышает ширину.
28. Длина цветоножки (postpedicel): (0) длиннее или равна в два раза длине цветоножки; (1) короче, чем в два раза длиннее цветоножки; (2) равна или короче длины цветоножки.
29. Дорсоапикальный кончик пост-ножки (цветоножки или постпедицеля) (postpedicel): (0) более или менее закругленный или самое большее усеченный; (1) остроконечный.

ВЗРОСЛЫЙ: ГРУДЬ 1 (исключая крыло и ноги) (Рис. 3 (А, В))

30. Передне-стернум (Prosternum): (0) по крайней мере с одной парой сеточек на боковом краю; (1) голый.
31. Количество постпронотальных щетинок: 0 – одна; (1) два; (2) три; (3) четыре; (4) пять или более.
32. Расположение постпронотальных щетинок, если их три: (0) расположены в ряд; (1) формирование треугольника.
33. Постпронотальная часть, количество внутренних щетинок: (0) ноль; (1) один; (2) два; (3) три.

34. Постпронотальная часть, три наружные щетинки (если постпронотальных щетинок более трех): (0) расположены в линию; (1) образуют треугольник.
35. Постпронотальная часть, три задние щетинки (если постпронотальных щетинок более трех): (0) расположены в линию; (1) образуют треугольник.
36. Щиток (**Scutum**), предшовная область, количество темных продольных полос: (0) ноль или не видны; (1) четыре (2) больше четырех.
37. Щиток (**Scutum**), предлежащая область, форма самой внешней полосы (если имеется): (0) почти прямая; (1) треугольная.
38. Количество предпршовных акростихальных щетинок (**acrostichal setae**): (0) нет; (1) один; (2) два; (3) три.
39. Количество предшовных дорсоцентральных щетинок: 0 – нет; (1) один; (2) два; (3) три; (4) четыре.
40. Количество постшовных дорсоцентральных щетинок (**postsutural dorsocentral setae**): 0 – одна; (1) два или три; (2) четыре.
41. Количество и положение постшовных внутрикрыловидных щетинок (**postsutural intra-alar setae**): (0) три, более или менее равномерно расставленные; (1) две, разделенные расстоянием, равным не более чем расстоянию между самой передней щетинкой и поперечным швом; (2) две, разделенные расстоянием, превышающим расстояние между самой передней щетинкой и швом; (3) один; (4) нет; (5) четыре.
42. Первая постшовная надкрыловидная щетинка: (0) длиннее и сильнее первой постшовной внутрикрыловидной щетинки; 1) короче и слабее первой постшовной внутрикрыловидной щетинки или отсутствует.
43. Посталарный каллюс, длина наибольшей щетинки: (0) не заходит за вершину щитка; 1 – заходит за вершину щитка и перед вершиной синтергита 1+2; (2) выходя за пределы синтергита 1+2.
44. Прозэпистернум, число сильных щетинок: (0) одна; (1) два; (2) три; (3) четыре или более.
45. Катэпистерн, количество щетинок: (0) одна; (1) два; (2) три; (3) четыре.

- 46. Положение катепистернальных щетинок, если их три:** (0) расположены в ряд; 1) расположены треугольником и базально-вентрально на одной линии с передней щетинкой; 2) расположены треугольником и базально-вентрально на середине расстояния между двумя дорсальными щетинками.
- 47. Анэпимерон:** (0) отсутствует или одна щетинка лишь слабо дифференцирована от общих эпимерных щетинок; 1) одна щетинка, не менее чем в 1.5 раза длиннее общих эпимерных щетинок; 2) две щетинки, каждая не менее чем в 1.5 раза длиннее обычных эпимерных щетинок.
- 48. Катепимерон:** (0) голый; (1) максимум три щетинки ограничены передней областью; 2) щетинковидные, щетинки широко распространены.
- 49. Анатергит:** (0) голый; (1) с небольшим пучком слабых щетинок.
- 50. Скутуллума (scutellum), длина базальной щетинки щитика.:** (0) до вершины щитика; 1 – заходит за вершину щитка до вершины синтергита 1+2; (2) длиннее синтергита 1+2.
- 51. Количество латеральных скутеллярных щетинок:** (0) нет или одна слабая волосовидная; 1 – один, хорошо развитый; (2) два или более.
- 52. Апикальные скутеллярные щетинки:** (0) имеются; (1) отсутствует.
- 53. Наклон апикальных скутеллярных щетинок (если они есть):** (0) на одной линии со скутеллумом или лишь слегка приподняты; (1) стоячие более чем на 30° к поверхности щитка.
- 54. Конвергенция апикальных скутеллярных щетинок (если они есть):** (0) параллельные или расходящиеся; (1) сходящиеся или пересекающиеся.
- 55. Длина апикальной скутеллярной щетинки по отношению к длине субапикальной скутеллярной щетинки:** (0) короче половины; (1) половина или более.
- 56. Передние и задние заднегрудные дыхальцевые лопасти:** (0) примерно одинакового размера; 1) неодинакового размера (задний отчетливо больше) и оба лепестка закрывают дыхальце наподобие жаберной крышки.
- 57. Постметакоксовая область:** (0) мембранозная; (1) склеротизованный.

58.Подщитик (Subscutellum): (0) не выпуклый или очень слабо выпуклый; (1) сильно выпуклая. (0) not or very slightly convex; (1) strongly convex.

ВЗРОСЛЫЙ: ГРУДЬ 1 (КРЫЛО) (Рис. 4)

59.Кривизна заднелатерального края нижней чашечки: 0 — нормальная; (1) сильно выпуклая.

60.Вентральные щетинки на втором костальном секторе (cs2): 0 – отсутствуют; (1) присутствует.

61.Костальный шип: (0) не дифференцируется от других реберных щетинок; 1) явно короче поперечной жилки r-m (радиально-медиальная); 2) такой же длины или немного длиннее поперечной жилки r-m; 3) исключительно длинная, в два раза длиннее поперечной жилки r-m или длиннее.

62.Дорсальные щетинки на жилке R (радиус) 1: (0) отсутствуют; (1) присутствует.

63.Вентральные щетинки на жилке R (радиус) 1: 0 – отсутствуют; (1) присутствует.

64. Дорсальные щетинки на жилке R4+5: 0 – отсутствуют; 1 – несколько (1–5) приурочены к основанию; (2) присутствует от основания примерно до середины поперечной жилки r-m; 3) присутствуют от основания до примерно поперечной жилки r-m; 4 – присутствуют от основания до короткого края поперечной жилки r-m; 5) присутствуют от основания до отдаленного края поперечной жилки r-m (близко к краю крыла).

65.Дорсальные щетинки на жилке CuA1 (кубитальный анальный): (0) отсутствуют; (1) присутствует.

66. Изгиб вены М (средней) формы: (0) изгиб слегка закругленный (т.е. не угловой); (1) изгиб М под углом более 90° ; (2) изгиб, образующий прямой угол или, реже, острый угол.
67. Заглушка и продолжение вены М: (0) изгиб без заглушки ни продолжения; (1) мембрана крыла, изогнутая на расстоянии, удаленном от изгиба (выглядит почти как продолжение М под определенными углами); (2) сгиб с заглушкой (= приложение М2) заметно короче, чем поперечная жилка $ar-m$; (3) сгиб с заглушкой (= приложение М2) примерно такой же длины, как поперечная жилка $r-m$; (4) сгиб с заглушкой (= приложение М2) заметно длиннее, чем поперечная жилка $r-m$.
68. Расстояние между верхушками вен R_{2+3} и R_{4+5} : (0) короче или равно половине расстояния между вершинами вен R_{2+3} и R_1 (рис. 2а); (1) больше половины расстояния между вершинами вен R_{2+3} и R_1 .
69. Расстояние между веной $dm-cu$ и изгибом вены М (относительно участка вены М между поперечными венами $r-m$ и $dm-cu$): (0) короче или равно половине расстояния между венами $r-m$ и $dm-cu$; (1) больше половины расстояния между венами $r-m$ и $dm-cu$; (2) равно или больше расстояния между венами $r-m$ и $dm-cu$.
70. Длина шестого костального сектора (cs_6): (0) длиннее cs_4 ; (1) примерно такой же длины, как cs_4 ; (2) короче cs_4 ; (3) отсутствует (М или черешок R_{4+5} , достигающий края крыла на кончике крыла).
71. Поперечная жилка $dm-cu$: 0 – сильно волнистая; (1) более или менее прямые или слегка волнистые.
72. Наклон поперечная жилка $dm-cu$: (0) не наклонный или слегка наклонный; (1) исключительно наклонный.

ВЗРОСЛЫЙ: ГРУДЬ 2 НОГИ:

73.Покрытие прижатых сеточек на передне-вентральной поверхности передней тазик (кокса): (0) отсутствует; (1) присутствует.

74.Щетинки на заднедорсальном краю задней тазик (кокса): (0) отсутствуют; (1) присутствуют.

75.Щетинки на заднелатеральном краю задней тазик (кокса): (0) отсутствуют; (1) присутствуют.

БРЮШКО: (Рис. 5)

76.Дорсальное соединение между брюшными тергитами: (0) не сросшееся; (1) сросшееся.

77.Заднее расширение срединной впадины на синтергите 1+2: (0) достигает заднего края синтергита 1+2; (1) ограничено проксимальными $2/3-7/8$ синтергита; (2) ограничено проксимальными $1/2$ синтергита; (3) менее половины синтергита.

78.Синтергит 1+2, сильные маргинальные срединные щетинки: (0) отсутствуют; (1) одна пара; (2) полный ряд.

79.Тергит 3, сильные маргинальные щетинки: (0) отсутствуют; (1) одна средняя пара; (2) полный ряд (два или более пар).

80.Тергиты 3 и 4, сильные дисковые щетинки: (0) отсутствуют; (1) Тергиты 3 и 4 с одной парой; (2) Тергиты 3 и 4 с двумя парами; (3) Тергит 3 с одной парой и тергит 4 без дисковых щетинок; (4) Тергит 4 с одной парой и тергит 3 без дисковых щетинок; (5) Тергит 3 с двумя парами и тергит 4 с одной парой или наоборот.

81.Маргинальные щетинки на тергите 4: (0) отсутствуют; (1) одна средняя пара; (2) полный ряд; (3) ряд и отсутствуют медиально.

82.Тергит 5, дисковые щетинки: (0) отсутствуют; (1) присутствуют.

83.Тергит 5, распространение дисковых щетинок (если они присутствуют): (0) широко распределены, случайным образом; (1) в

одном ряду; (2) в одном ряду, отсутствуют в центре; (3) в средней части одна пара; (4) в два ряда.

84. Стернит 4: (0) полностью покрыт краями тергита 4; (1) частично или полностью обнажен.

ВЗРОСЛЫЙ: САМКА ЗАДНИЙ ЖИВОТ (Рис. 6, 7)

85. Задние обхватывающие доли тергита 6: (0) отсутствуют; (1) присутствуют.

86. Форма тергита 6: (0) не трубчатый; (1) длинный и трубчатый.

87. Форма стернита 7: (0) без трещин; (1) трещина кзади более или менее до середины; (2) трещина кзади до конца.

88. Слияние между тергитом 7 и стернитом 7: (0) отсутствует; (1) присутствует.

89. Форма стернита 8: (0) не похожая на пирсинг; (1) похожая на пирсинг.

90. Форма яйцеклада: (0) телескопическая; (1) похожая на пирсинг.

ВЗРОСЛЫЙ: САМЦОВЫЕ ЗАДНИЙ БРЮШНОЙ (post abdomen) И ГЕНИТАЛИИ: (Рис. 8, 9)

91. Медиобазальное мембранозное “окно” на стерните 5: (0) присутствует; (1) отсутствует.

92. Заднемедиальная расщелина на стерните 5: (0) присутствует; (1) отсутствует.

93. Правое боковое соединение между грудиной 6 и сегментом 7+8: (0) перепончатое, не перекрывающееся; (1) перекрывающееся или сросшееся.

94. Форма стернита 6: (0) асимметричная; (1) симметричная.

95. Латеральная доля эпандрия: (0) отсутствует; (1) присутствует.

96. Медиальный шов между церками (cerci): (0) присутствует; (1) отсутствует (т.е. церки полностью срослись).

97. Форма медиальной стороны (сурстилус) surstylus (если дифференцирована): (0) не в форме уха; (1) в форме уха.

98. Насос для сперматозоидов: (0) присутствует; (1) отсутствует.

99. Медиальная пластинка гипандрия: (0) не удлиненная; (1) удлиненная.

100. Граница между гипандрием и гипандриальной аподемой: (0) нормальная (нечеткая); (1) очень отчетливая.

101. Задняя склеротизированная связь между прегонитом и гипандрием: (0) отсутствует; (1) присутствует.
102. Форма прегонита: (0) лопастевидная или крючковидная; (1) плоская (похожая на ремешок).
103. Передняя часть прегонита: (0) склеротизированная; (1) перепончатая.
104. Сенсорные ямки на прегоните: (0) присутствуют; (1) отсутствуют.
105. Соединение между прегонитом и постгонитом: (0) сочлененное, не сплавленное; (1) по крайней мере, частично сплавленный.
106. Заднемедиальное соединение между прегонитами (позади базифаллуса): (0) отсутствует; (1) присутствует.
107. Промежуточный: (0) присутствует; (1) не дифференцирован.
108. Базальные отростки базифаллуса: (0) отсутствуют; (1) присутствуют.
109. Положение эпифаллуса (если имеется) на базифаллусе: (0) дорсобазальный; (1) дорсомедиальный; (2) дорсоапикальный.
110. Эпифаллус: (0) присутствует; (1) отсутствует.
111. Направление эпифаллуса: (0) не параллельно базифаллусу; (1) параллельно базифаллусу.
112. Дорсальное соединение между базифаллом и дистифаллом: (0) склеротизированное; (1) перепончатое.
113. Угол между базифаллусом и дистифаллусом: (0) образует угол, превышающий 90°; (1) образует прямой угол.
114. Медиовентральный гребень дистифаллуса: (0) присутствует; (1) отсутствует.
115. Вентральные склериты дистифаллуса: (0) сильные; (1) слабые или отсутствуют.
116. Расширение дорсального склерита дистифаллуса, продольное разделение: (0) разделено на два гемисклерита или, по крайней мере, частично не сросшихся медиально друг от друга и не сливающихся с эдеагальной стенкой; (1) полностью сросшихся в середине спины друг от друга в единую склерозацию, дистально не развоенную.
117. Расширение дорсального склерита дистифаллуса (при слиянии в единый склерит): (0) нормально развито; (1) не развито; (2) очень длинное и узкое.
118. Гранулированная поверхность акрофаллуса: (0) отсутствует; (1) присутствует.

- 119.** Проток спермы: (0) нормально развит в виде одного протока; (1) развит в три хорошо склеротизированных протока.
- 120.** Развитие фаллуса: (0) нормальное (т.е. заметно длиннее, чем у постгонита); (1) рудиментарное (т.е. чрезвычайно укороченное, а базифаллус и дистифаллус почти неразличимы).
- 121.** Фаллос очень простой, гладкий и трубчатый, без склеритов и дифференцированных чешуек: (0) отсутствует; (1) присутствует.

Таблица 3. Матрица данных

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	
Actia sp	0	?	?	0	0	0	0	0	0	1	?	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0	1	?	?	1	1	3	3	2	0	1	1	1	2	
Admontia sp	0	1	?	?	?	0	?	0	0	3	1	?	1	1	1	1	0	3	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	?	1	_	_	0	?	3	2	1	0	1	1	0	2	
Athrycia sp1	0	_	_	0	_	_	_	0	0	0	_	3	1	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	1	_	_	3	1	0	1	?	3	3	1	0	1	2	1	2	
Athrycia sp2	0	_	_	0	1	1	1	0	1	3	_	3	1	1	4	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	1	0	1	3	_	2	_	1	2	0	3	3	1	0	1	2	1	2	
Bithia sp1	0	_	_	0	1	0	1	0	1	3	?	2	4	0	1	0	1	0	2	0	2	1	0	4	0	1	0	1	0	1	3	0	2	_	_	1	1	2	3	1	0	0	1	1	2	
Bithia sp2	0	0	1	_	_	0	1	0	0	3	1	_	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	_	1	_	_	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	2
Bactromyia sp	1	_	?	0	0	0	1	0	0	4	?	2	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	3	_	3	1	0	1	_	3	3	2	0	0	1	0	2	
Cylindromyia sp1	0	_	?	1	_	0	?	0	_	1	?	1	0	1	0	0	1	1	2	1	2	0	0	_	0	1	0	1	0	1	1	?	1	_	_	0	_	0	3	1	3	1	1	0	0	
Cylindromyia sp2	0	_	_	1	_	_	_	0	0	1	?	3	0	2	0	0	1	1	0	1	1	0	0	_	0	0	0	1	0	1	1	?	0	_	_	0	_	0	3	1	2	1	1	0	1	
Drino sp	0	_	_	0	0	0	0	0	0	4	_	2	5	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	_	0	0	0	0	0	0	3	?	3	0	0	1	_	3	3	2	0	0	2	1	2	
Dexiosoma sp	0	_	_	1	1	0	2	2	2	_	3	4	0	3	1	1	0	3	0	0	2	0	3	_	3	?	0	0	1	1	?	1	_	_	1	1	0	3	1	0	1	2	1	2		
Ectophasia sp	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	_	3	2	2	0	0	2	2	0	2	0	0	2	0	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	2	1	3	1	0	0	1
Elodia sp	0	0	1	?	?	0	0	0	0	4	1	?	3	1	0	0	1	2	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3	?	3	0	1	3	3	1	0	1	1	0	3	0	3	
Estheria sp	0	?	?	0	1	0	?	0	0	4	?	3	1	1	3	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	1	3	?	3	1	0	1	1	3	3	1	0	1	?	1	2	
Goniocera sp	0	0	1	?	?	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	?	?	_	1	1	3	3	2	0	?	1	1	2
Gymnosoma sp	0	?	?	1	?	1	1	0	1	1	?	4	1	2	1	0	1	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	?	_	?	_	0	?	0	0	0	4	?	0	0	0
Leucostoma sp1	0	_	?	0	0	0	0	0	2	2	?	2	2	1	0	0	1	0	2	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	3	?	1	1	1	0	?	1	2	1	2	1	1	0	2	
Leucostoma sp2	0	?	?	0	1	0	0	0	2	2	?	3	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	_	_	0	?	1	2	1	2	1	1	0	2	
Leucostoma sp3	0	?	_	0	1	0	0	0	2	3	?	3	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	_	_	0	?	1	1	2	1	1	0	2		
Loewia sp	0	?	_	0	1	1	1	0	0	2	?	4	5	0	3	1	0	1	0	0	0	0	1	4	2	1	?	2	0	0	3	_	3	?	0	0	?	2	3	2	0	?	0	1	1	
Macquartia sp1	1	_	_	0	0	0	1	0	0	2	?	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	4	1	1	0	1	0	1	1	_	1	_	2	0	1	3	1	1	1	?	0	2	
Macquartia sp2	1	?	1	?	?	0	?	0	1	2	1	?	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	4	1	1	?	1	0	1	2	0	2	_	_	0	_	3	3	1	0	?	?	1	2
Microphthalma sp1	0	?	_	0	1	1	2	0	0	3	?	2	4	0	3	1	1	0	3	0	0	1	0	1	2	3	0	1	0	1	3	?	3	0	1	1	1	3	3	2	0	1	1	2	1	
Microphthalma sp2	0	?	?	0	1	0	1	0	0	3	?	2	4	0	3	1	1	0	3	0	0	1	0	0	2	3	0	1	0	1	3	?	3	0	1	1	1	3	3	2	0	1	1	2	2	
Mintho sp	0	?	?	0	0	0	?	1	?	?	?	1	1	1	4	1	0	3	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	?	1	1	?	1	?	?	0	?	1	2	1	4	1	_	2	1	
Normaea sp	1	?	?	0	1	0	2	0	0	1	?	2	4	0	1	0	1	0	2	?	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	4	?	3	1	1	2	0	3	3	1	0	0	2	3	2	
Nowickia sp1	0	?	_	0	0	0	0	0	0	2	_	4	2	0	3	1	1	0	2	1	2	0	0	1	0	1	2	0	1	4	?	3	1	1	1	1	3	4	2	0	0	2	3	3		
Nowickia sp2	0	?	_	0	0	0	0	0	0	2	_	4	2	0	3	1	1	0	2	1	2	0	0	1	0	1	2	0	1	4	?	3	1	1	2	1	3	4	2	0	0	1	3	2		
Peribaea sp	0	?	_	0	0	0	1	0	1	3	_	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	4	?	3	1	0	1	0	3	3	2	0	1	1	1	2	
Phasia sp1	0	1	_	_	_	_	_	0	0	0	_	2	2	1	0	0	2	3	0	2	0	0	4	2	1	0	1	0	1	0	?	0	?	?	?	0	_	0	1	0	3	_	0	0	0	
Phasia sp2	0	_	_	1	1	1	0	0	3	_	0	2	2	0	0	0	2	2	1	2	0	1	4	0	0	0	1	0	1	1	_	0	?	?	0	_	0	2	0	3	_	0	0	0		
Prooppia sp	1	0	1	?	?	0	0	0	4	0	_	2	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	3	_	3	1	0	1	1	3	3	2	0	0	2	1	2		
Rondania sp1	0	0	1	?	?	1	1	0	0	0	1	_	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	1	4	1	0	0	0	0	1	2	_	2	_	?	1	0	1	2	1	2	1	0	0	0	
Rondania sp2	0	1	?	?	_	_	?	0	0	1	0	?	0	2	0	0	0	1	2	1	0	0	0	4	1	0	1	1	0	1	1	?	0	_	_	0	?	2	2	1	2	1	0	1	1	
Siphona sp	0	?	?	0	0	0	0	0	0	3	?	2	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	_	1	_	_	0	?	2	2	2	0	_	?	0	2	
Strongygaster sp	0	1	_	_	_	0	1	0	0	0	_	0	2	1	0	0	1	2	1	0	0	1	3	0	0	0	1	0	1	2	0	1	_	_	1	1	3	2	1	2	1	0	0	1		
Synactia sp	0	_	?	0	1	0	2	0	1	3	_	2	1	1	0	0	0	2	2	1	0	0	2	4	1	0	0	0	0	1	1	?	0	_	?	0	?	3	3	1	0	0	1	1	2	
Thelaria sp	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3	?	0	0	1	4	?	3	0	1	1	0	3	3	1	0	1	1	1	1	
Voria sp	0	?	_	0	0	0	0	1	1	2	?	3	2	1	4	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	3	?	3	1	0	1	0	3	3	1	0	1	1	1	1	2	
Tachininae sp Panama	0	0	1	?	_	0	2	0	0	1	0	_	2	0	3	1	0	0	3	1	2	1	0	2	2	1	1	1	0	1	4	?	2	1	0	1	1	1	4	1	0	0	2	0	1	
Calliphora sp	0	?	?	0	1	0	1	0	0	1	?	2	2	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0	2	1	3	0	0	0	0	3	?	3	1	0	1	1	2	3	1	1	?	2	0	1	
Pollenia sp	0	?	?	0	0	0	1	0	0	1	?	2	3	0	3	1	0	1	2	1	0	0	0	3	2	3	0	0	0	1	2	0	1	?	?	0	?	2	2	1	2	1	0	0	1	

	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	
Actia sp	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	5	1	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	0	2	1	1	4	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Admontia sp	?	?	1	0	1	1	1	?	_	_	0	0	1	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	_	_	?	_	_	_	
Athyrcia sp1	_	1	0	1	2	2	0	1	0	?	1	0	1	0	1	2	0	0	?	0	2	1	0	1	2	?	1	0	0	0	1	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0	
Athyrcia sp2	3	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	?	0	2	1	0	1	?	?	1	0	0	0	1	0	0	1	5	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	
Bithia sp1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	3	1	0	5	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	?	0	0	
Bithia sp2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	2	1	2	0	2	0	_	1	?	?	?	?	?	?		
Bactromyia sp	?	1	0	0	2	1	0	1	1	?	0	1	0	1	2	0	0	0	0	2	0	?	0	3	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	1	4	1	0	0	0	0	0	0		
Cylindromyia sp1	?	0	0	0	?	0	1	?	?	?	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	2	0	0	0	0	1	2	1	1	5	3	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
Cylindromyia sp2	?	0	0	0	1	0	0	0	1	?	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	0	2	1	3	1	0	1	0	1	0	1		
Drino sp	?	1	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	2	1	0	0	0	?	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
Dexiosoma sp	3	1	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	2	4	1	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	
Ectophasia sp	?	0	0	1	1	0	1	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	2	3	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	
Elodia sp	3	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	2	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	2	1	2	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	
Estheria sp	3	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	5	0	2	1	0	2	2	1	1	0	0	1	0	0	1	2	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0		
Gonicera sp	3	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	5	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	
Gymmosoma sp	?	0	0	1	0	0	1	?	?	?	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	1	1	1	
Leucostoma sp1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	2	0	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	2	0	2	0	?	1	1	0	2	0	1	1	1	
Leucostoma sp2	3	1	0	0	1	?	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	3	1	0	0	0	1	2	1	2	0	2	0	?	1	1	0	2	0	1	1	1	
Leucostoma sp3	3	1	0	0	1	?	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	3	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Loewia sp	?	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Macquartia sp1	3	0	1	0	?	0	0	?	?	?	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	1	2	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0		
Macquartia sp2	1	1	0	1	?	0	0	?	?	?	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	
Microphthalma sp1	?	2	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	3	0	0	2	0	2	4	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	
Microphthalma sp2	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	3	0	0	1	0	2	4	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Mintho sp	_	1	1	0	_	0	0	?	?	_	1	0	1	0	0	?	1	0	4	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	3	1	0	0	0	?	0	0	
Normaea sp	3	1	0	1	2	2	0	_	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	4	0	0	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	
Nowickia sp1	?	2	1	0	2	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	?	0	?	
Nowickia sp2	3	2	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
Peribaea sp	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	5	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	2	1	3	1	0	0	0	0	0	0	
Phasia sp1	?	1	0	1	1	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	1	1	
Phasia sp2	?	1	0	0	1	0	0	0	1	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	1	2	0	2	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	
Prooppia sp	3	1	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	5	2	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	
Rondania sp1	_	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	2	0	2	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Rondania sp2	_	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Siphona sp	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	2	2	2	0	2	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	
Strongygaster sp	?	0	0	0	1	0	0	?	?	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	2	1	2	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Synactia sp	0	1	0	0	1	2	1	?	?	?	0	0	1	0	1	2	0	0	2	0	1	0	0	0	3	1	0	0	0	1	1	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Thelaria sp	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	2	0	2	0	0	0	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Voria sp	3	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	3	0	2	3	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Tachininae sp Panama	_	2	2	0	2	2	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	2	3	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
Calliphora sp	_	0	2	1	1	2	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Pollenia sp	_	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	2	0	2	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	

	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	
Actia sp	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Admontia sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
Athrycia sp1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Athrycia sp2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Bithia sp1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Bithia sp2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Bactromyia sp	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Cylindromyia sp1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	
Cylindromyia sp2	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	
Drino sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Dexiosoma sp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	
Ectophasia sp	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	
Elodia sp	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Estheria sp	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0/1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	
Goniocera sp	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Gymnosoma sp	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	
Leucostoma sp1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?
Leucostoma sp2	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?
Leucostoma sp3	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?
Loewia sp	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	0/1	0	0	0	0	1	1	0/1	0	0	0	0	
Macquartia sp1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Macquartia sp2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Microphthalma sp1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	
Microphthalma sp2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	
Mintho sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Normaea sp	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	
Nowickia sp1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Nowickia sp2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Peribaea sp	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Phasia sp1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	
Phasia sp2	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	
Prooppia sp	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Rondania sp1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Rondania sp2	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Siphona sp	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0/1	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	
Strongygaster sp	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	
Synactia sp	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Thealaria sp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Voria sp	0	0	1	0	0/1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
Tachininae sp Panama	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Calliphora sp	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Pollenia sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	?	0	0	0	0	

Таблица 4. Нуклеотидные последовательности, собранные в NCBI и проанализированные в этом исследовании.

Вид	Регистрационный номер	Количество пар оснований	Ссылка на сайт (URL)
<i>Estheria petiolata</i>	KX844428	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844428.1/
<i>Rondania nr. dimidiata</i>	KX843735	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843735
<i>Athrycia cinerea</i>	KR395891	585 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR395891
<i>Thelaira nigripes</i>	KX844342	622 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844342
<i>Thelaira americana</i>	HM417100	654 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM417100
<i>Thelaira solivaga</i>	KX844207	620 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844207
<i>Voria erasmocoronadoi</i>	MF325369	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF325369
<i>Voria</i> sp.	KR386101	579 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR386101
<i>Admontia degeerioides</i>	JN302070	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JN302070
<i>Admontia grandicornis</i>	KR621021	555 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR621021
<i>Bactromyia aurulenta</i>	MG475545	516 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MG475545
<i>Prooppia crassiseta</i>	HQ581756	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ581756
<i>Drino</i> sp.	HM882180	521 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM882180
<i>Elodia ambulatoria</i>	KX844551	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844551
<i>Cylindromyia bicolor</i>	MN868900	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MN868900
<i>Cylindromyia rufipes</i>	MN868879	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MN868879
<i>Cylindromyia intermedia</i>	MK660720	312 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MK660720
<i>Cylindromyia fumipennis</i>	HQ945071	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ945071
<i>Gymnosoma nudifrons</i>	KP044778	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KP044778
<i>Ectophasia crassipennis</i>	MN868783	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MN868783

Вид	Регистрационный номер	Количество пар оснований	Ссылка на сайт (URL)
<i>Phasia aurulans</i>	JN310367	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JN310367
<i>Phasia mesnili</i>	KX844068	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844068
<i>Phasia pusilla</i>	MN868790	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MN868790
<i>Phasia punctigera</i>	HM417303	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM417303
<i>Phasia aurulans</i>	KM571524	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM571524
<i>Phasia obesa</i>	JN310368	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JN310368
<i>Leucostoma</i> sp.	KP047351	593 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KP047351
<i>Leucostoma simplex</i>	KX843880	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843880
<i>Leucostoma tetraptera</i>	KX843764	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843764
<i>Leucostoma gravipes</i>	KR520627	629 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR520627
<i>Leucostoma meridianum</i>	KX843930	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843930
<i>Macquartia nudigena</i>	KX844477	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844477
<i>Macquartia dispar</i>	JN298651	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JN298651
<i>Macquartia tessellum</i>	KY846615	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KY846615
<i>Macquartia viridana</i>	KX844333	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844333
<i>Mintho rufiventris</i>	KX843818	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843818
<i>Nemoraea pellucida</i>	KX844529	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844529
<i>Peribaea setinervis</i>	KY421538	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KY421538
<i>Peribaea hertingi</i>	KX844508	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844508
<i>Peribaea setinervis</i>	KX844049	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844049
<i>Peribaea tibialis</i>	KX843900	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843900

Вид	Регистрационный номер	Количество пар оснований	Ссылка на сайт (URL)
<i>Siphona grandistylum</i>	KX844528	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844528.1/
<i>Siphona hokkaidensis</i>	HM431957	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM431957
<i>Siphona sonorensis</i>	JF871072	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JF871072
<i>Siphona plusiae</i>	HM417418	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM417418
<i>Actia nr. cinerea</i>	JF271139	657 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JF271139
<i>Actia interrupta</i>	KR395397	588 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR395397
<i>Actia diffidens</i>	KR394266	549 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR394266
<i>Loewia</i> sp.	KR393520	562 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR393520
<i>Loewia foeda</i>	KR667561	589 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KR667561
<i>Loewia erecta</i>	KX844484	630 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844484
<i>Loewia brevifrons</i>	KX844315	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844315
<i>Loewia adjuncta</i>	KX843701	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843701
<i>Synactia parvula</i>	KX844364	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844364
<i>Bithia modesta</i>	MG968012	532 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MG968012
<i>Bithia acanthophora</i>	KX844149	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844149
<i>Bithia spreata</i>	KX843739	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843739
<i>Strongygaster celer</i>	KP046934	635 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KP046934
<i>Strongygaster</i> sp.	JF867537	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JF867537
<i>Strongygaster triangulifera</i>	HM412619	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HM412619
<i>Nowickia alpina</i>	KX843975	590 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX843975
<i>Nowickia ferox</i>	KX844164	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844164

Вид	Регистрационный номер	Количество пар оснований	Ссылка на сайт (URL)
<i>Nowickia marklini</i>	MF836056	588 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/MF836056
<i>Nowickia</i> sp.	KM571428	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KM571428
<i>Dexiosoma caninum</i>	JN310385	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/JN310385
<i>Microphthalma obsoleta</i>	HQ945084	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ945084
<i>Microphthalma disjuncta</i>	HQ583135	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/HQ583135
<i>Microphthalma europaea</i>	KX844102	658 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/KX844102
<i>Calliphora vomitoria</i> (<i>outgroup</i>)	AY536643	414 bp	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/AY536643

Таблица 5. Номера и места сбора зараженных Pentatomidae

Вид	Количество	Место	Когда	в каких посевах
<i>Nezara viridula</i>	14	Египет (Монофия) 30.3059° N, 31.1021° E	Июль	кукуруза
<i>Dolycoris baccarum</i>	21	Россия (Рязанская область) 54.6095° N, 39.7126° E	Июнь и Август	соя
<i>Aelia acuminata</i>	19	Россия (Рязанская область) 54.6095° N, 39.7126° E	Июнь и Август	соя

Таблица 6. Паразито-хозяйинные связи фазиин .

Паразитоид	Хозяин	Время сбора	Сх.культура	Место	степень заражения
<i>Trichopoda pennipes</i> (Fabricius, 1781)	<i>Nezara viridula</i> (Linnaeus, 1758)	Июль	кукуруза	Египет (Монофия)	7.14%
<i>Cylindromyia</i> sp.	<i>Aelia acuminata</i> (Linnaeus, 1758)	Июнь	соя	Россия (Рязанская область)	5.26%
<i>Gymnosoma</i> sp.	<i>A. acuminata</i> ,	Август	соя	Россия (Рязанская область)	5.26%
<i>Cylindromyia intermedia</i> (Meigen, 1824)	<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	Август	соя	Россия (Рязанская область)	14%
<i>Ectophasia</i> sp.	<i>Dolycoris baccarum</i>	Июнь	соя	Россия (Рязанская область)	9.52%

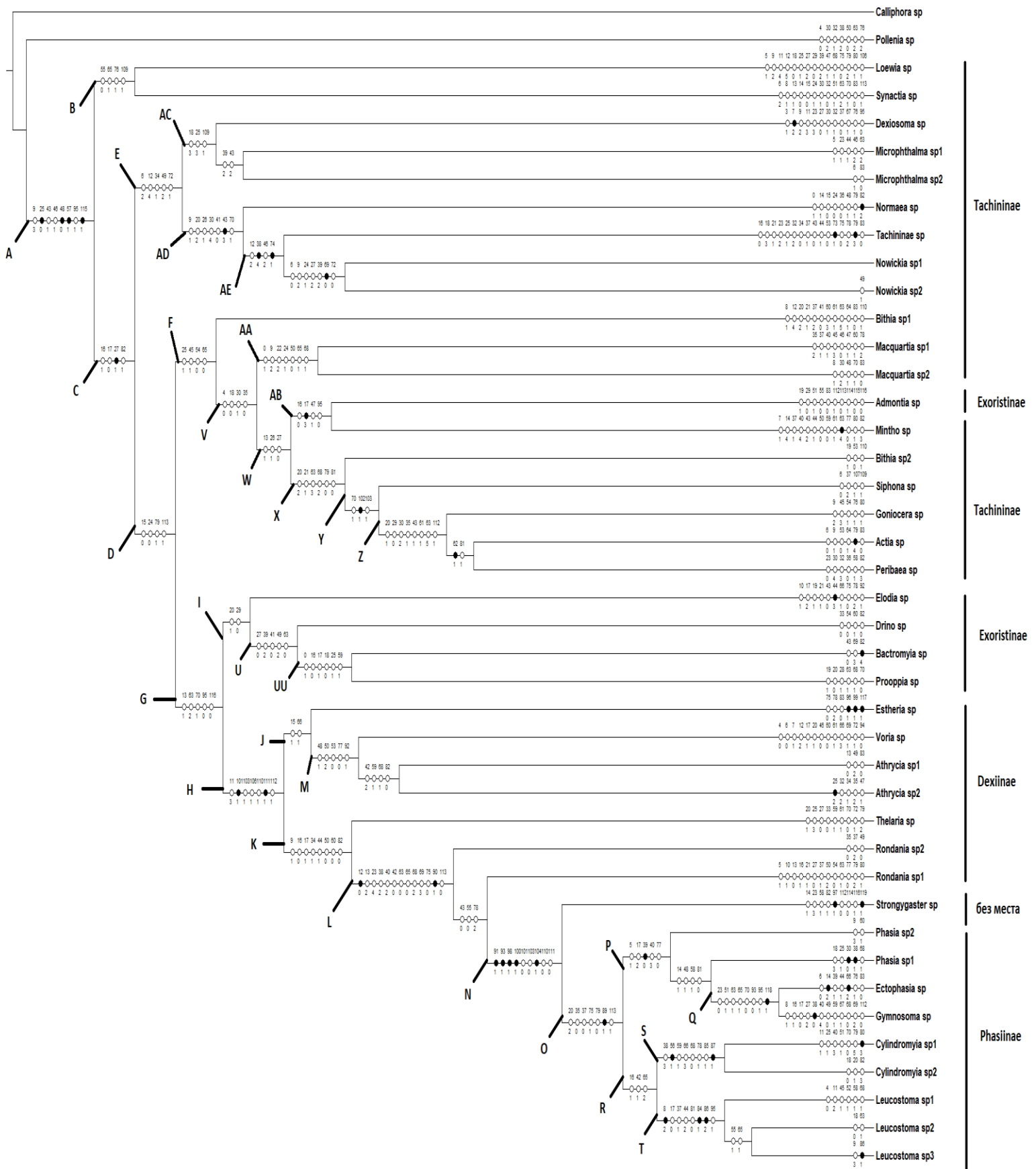


Рисунок 1 - Кладограмма, построенная с помощью метода МР (Maximum Parsimony). В качестве внешней группы взяты *Pollenia sp.* и *Calliphora sp.* На ветвях – белые круги гомоплазические признаки, а черные круги аутопоморфные признаки.

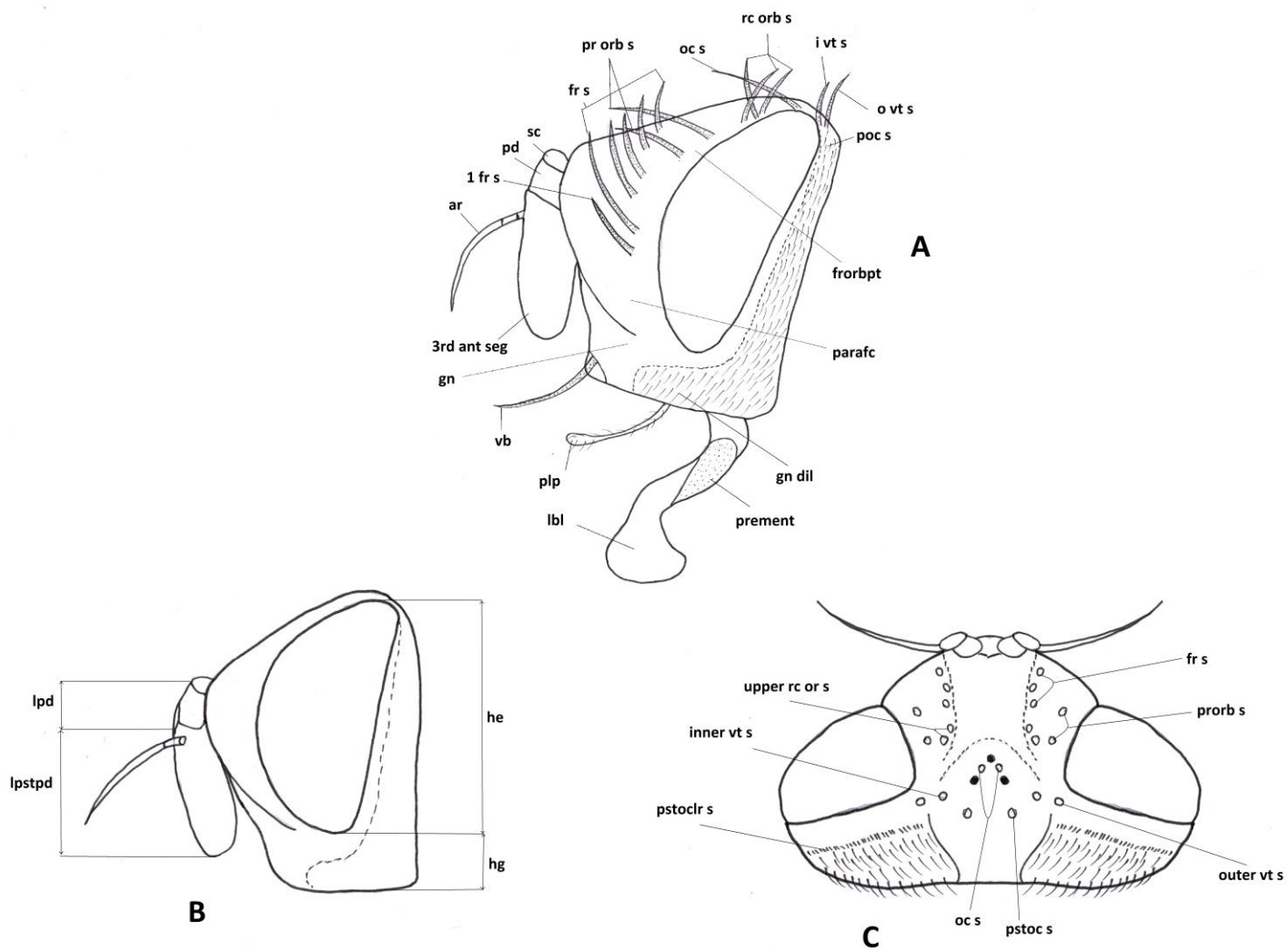
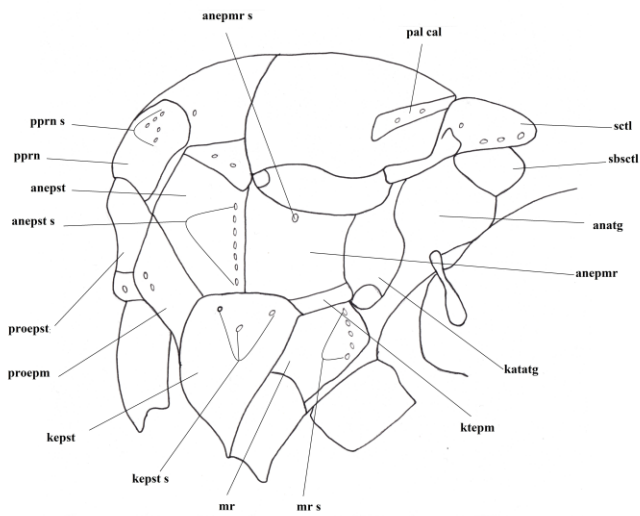
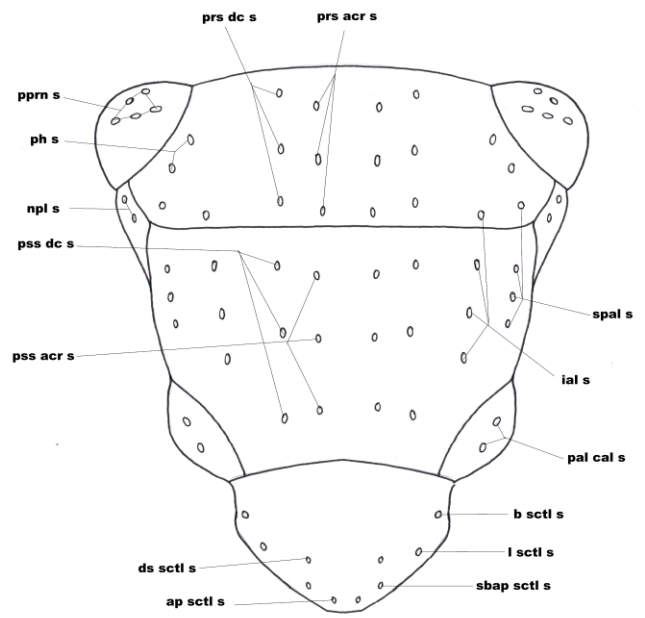


Рисунок 2 - *Nomeraea* sp. голова (A, B) вид сборки (C) вид дорзальный



A



B

Рисунок 3 - (A) *Nomeraea sp.* Торакс (Грудь) (вид дорзальный)

(B) *Nomeraea sp.* Торакс (Грудь) (вид сборку)

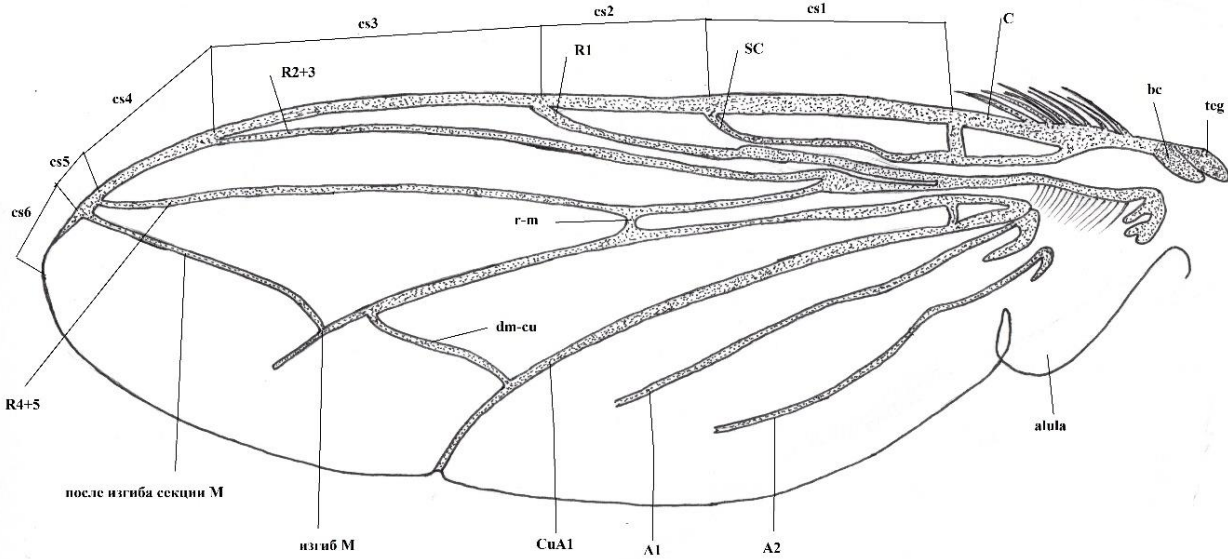


Рисунок 4 - *Nomeraea sp.* крыло

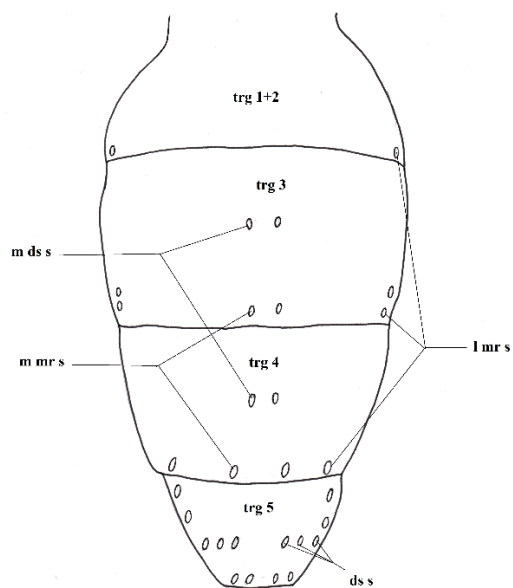


Рисунок 5 - *Nomeraea* sp. Брюшко

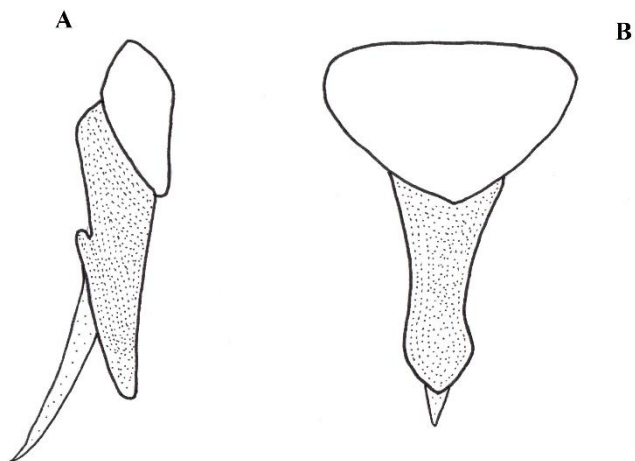


Рисунок 6 - *Phasia* sp. Яйцеклад
 А. вид сбоку В. вид дорзальный

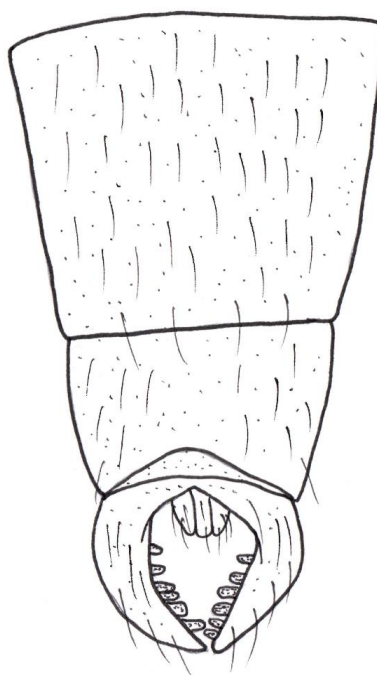


Рисунок 7 - *Leucostoma engeddense*, Kugle, 1966 (Египет)

Терминалии самка

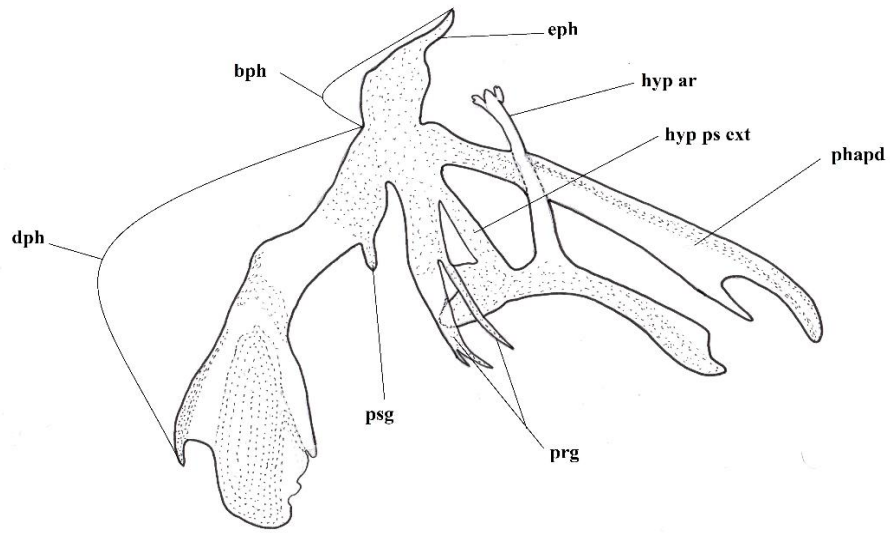


Рисунок 8 - *Ectophasia crassipennis*. Гипандриальный комплекс

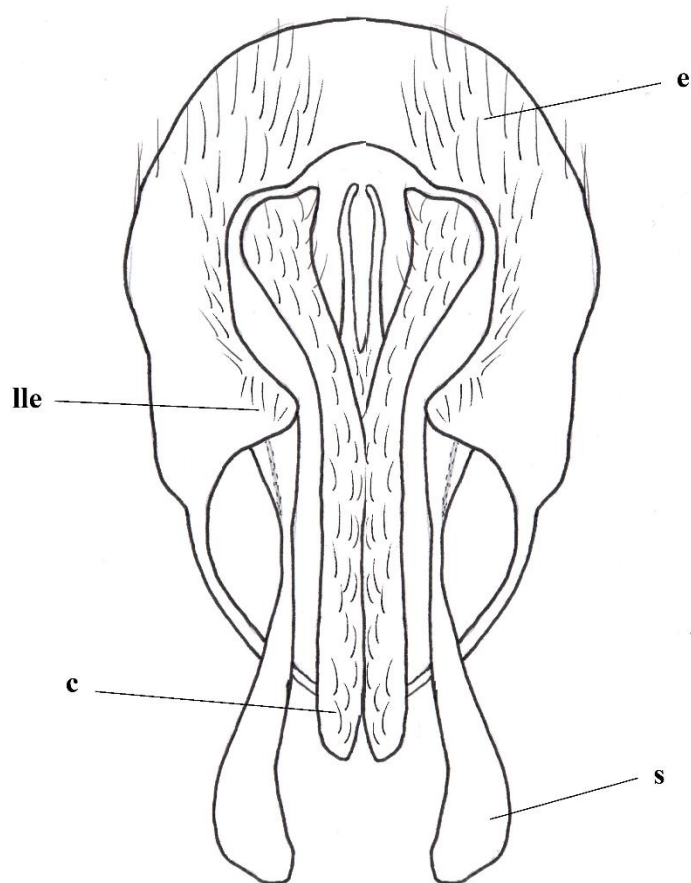


Рисунок 9 - *Cylindromyia* sp. эпандриевый комплекс, вид сзади

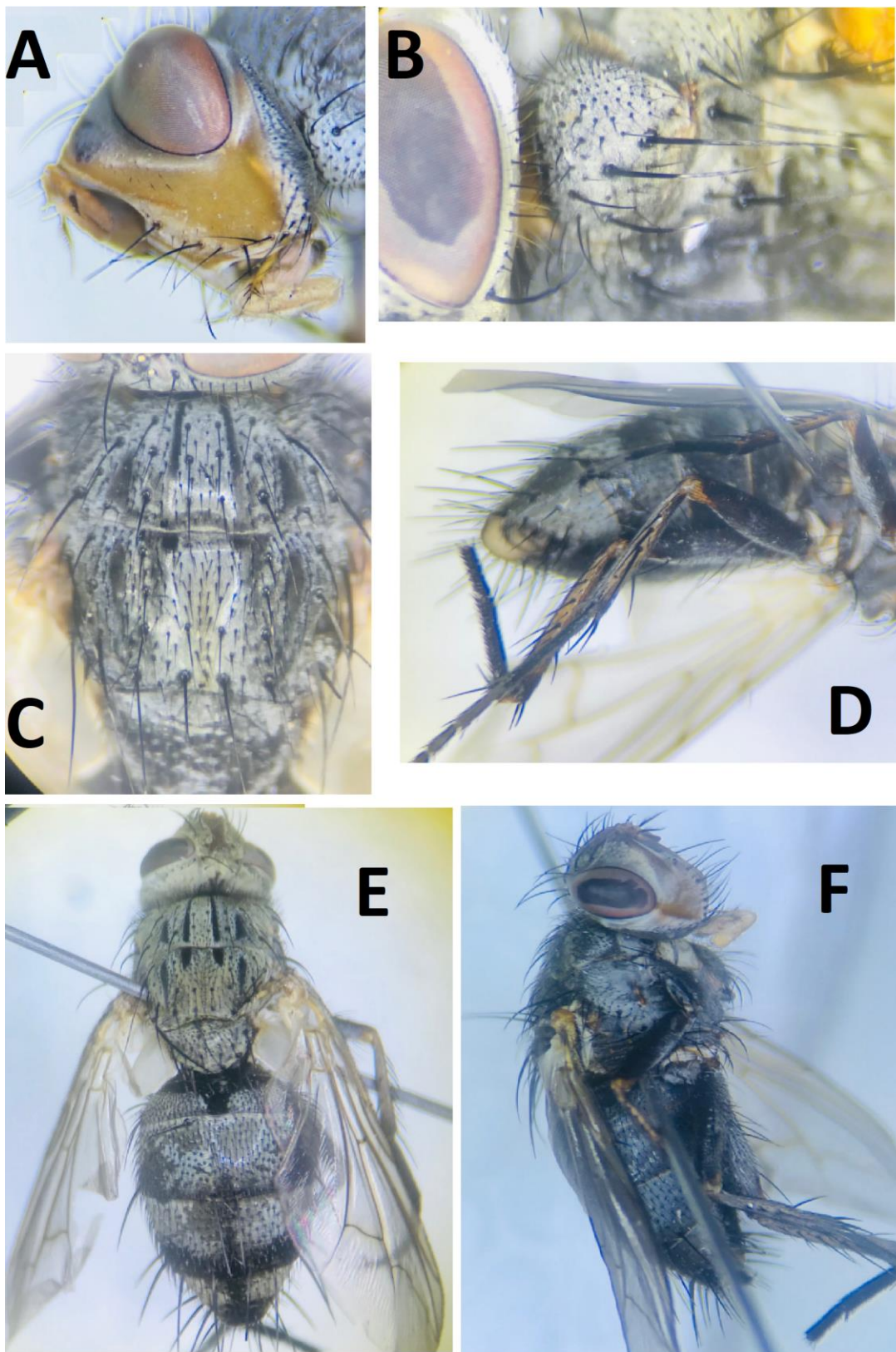
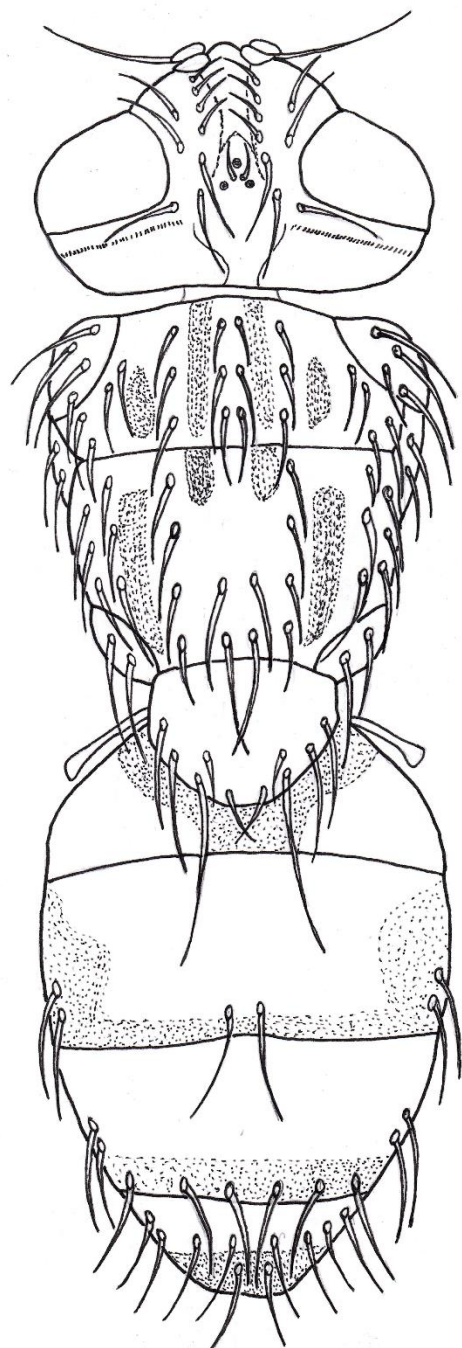


Рисунок 10 – *Microphthalma europaea* (A) Волоски на щеках (B) постпронотальные щетинки (C) грудь (щетинки) (D) ноги (E) вид дорзальный (F) вид сборку.

Microphthalma europaea

A



B

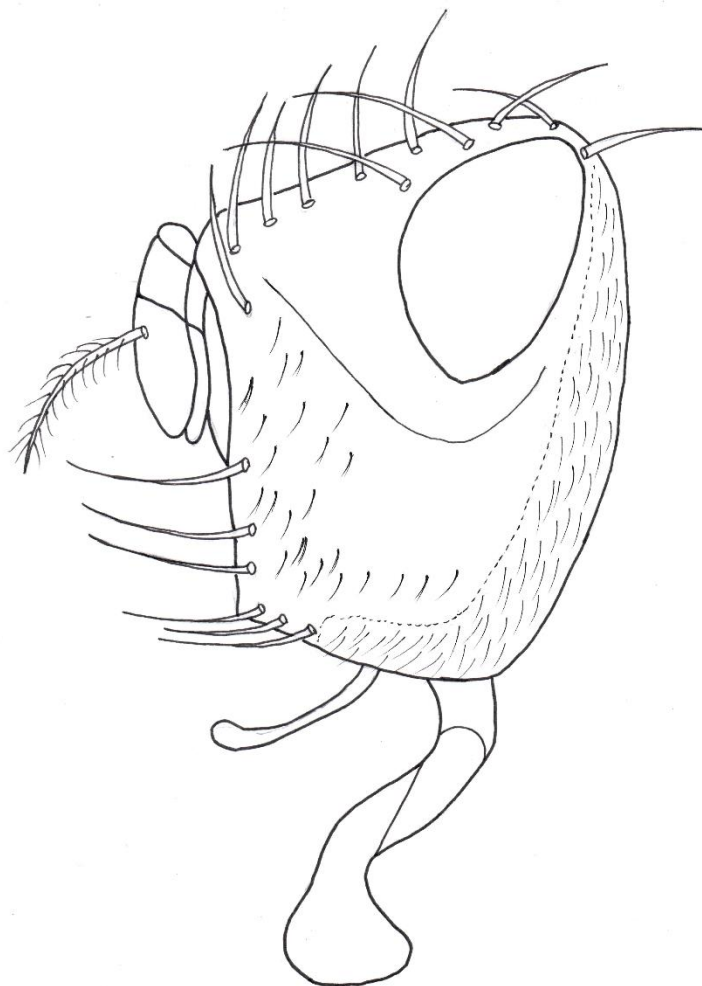


Рисунок 11 – *Microphthalma europa*:
(A) Габитус самка; (B) Голова

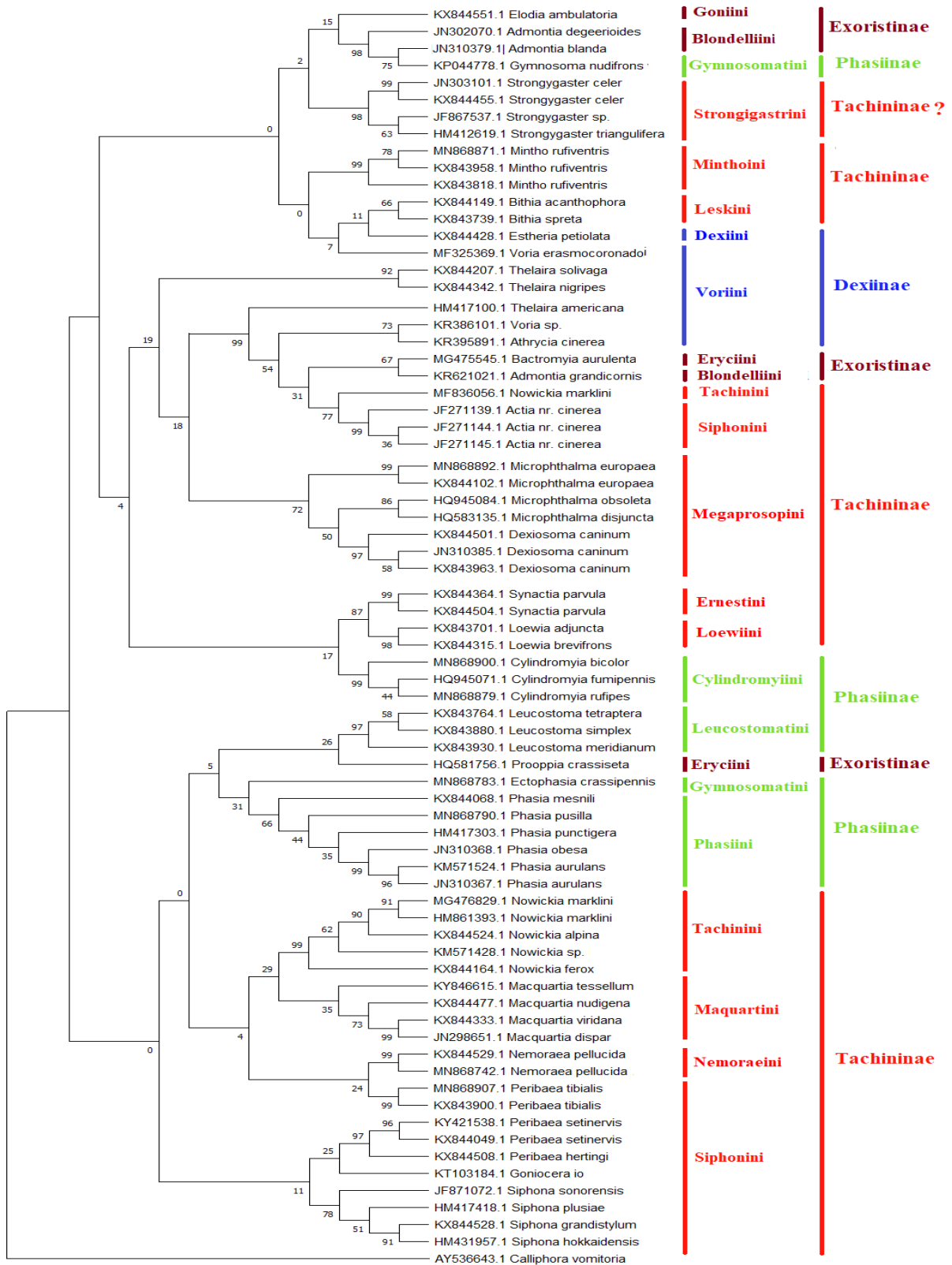


Рисунок 12 – Кладограмма, построенная с помощью метода ML.



Рисунок 13 – Кладограмма, построенная с помощью метода NJ.



Рисунок 14 – *Pentatomidae* хозяев (1) *Dolycoris baccarum* (2) *Aelia acuminata* (3) *Nezara viridula*



Рисунок 15 – Tachinidae паразиты на Pentatomidae хозяев (1) *Cylindromyia* sp. (2) *Cylindromyia intermedia* (3) *Ectophasia* sp. (4) *Gymnosoma* sp.

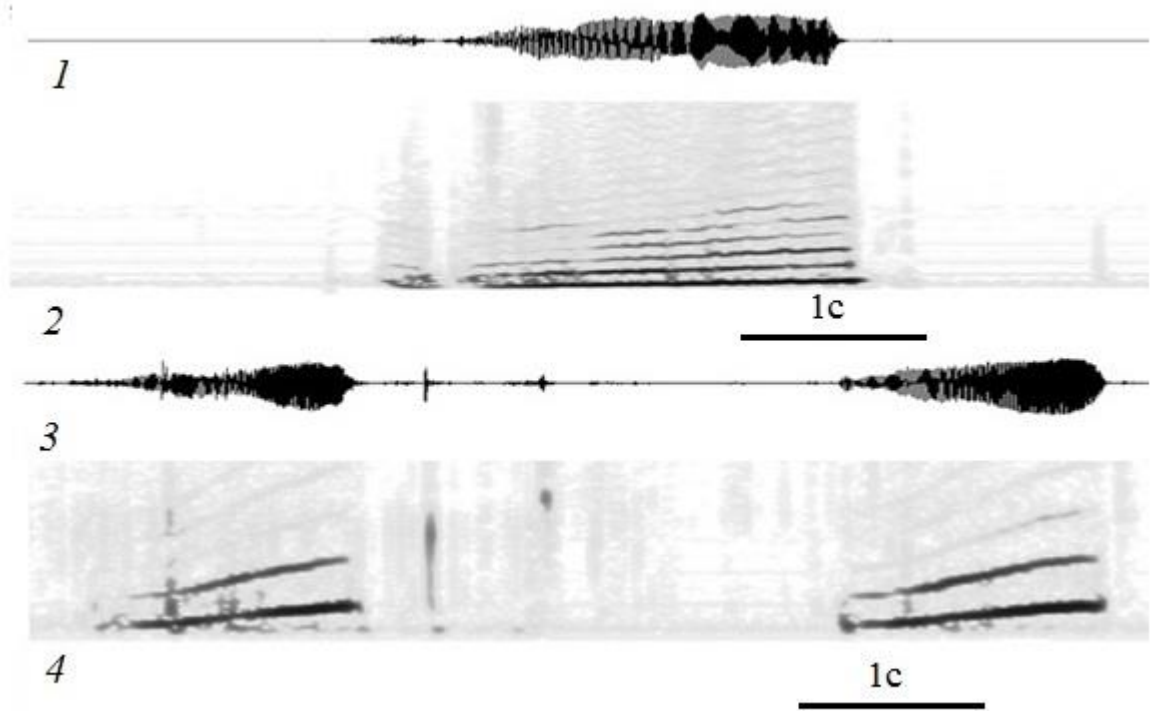


Рисунок 16 – Осциллограммы(1,3) и сонограммы (2,4) конкурентного (1-2) и призывного (3-4) сигналов самца *Pentatoma rufipes*.

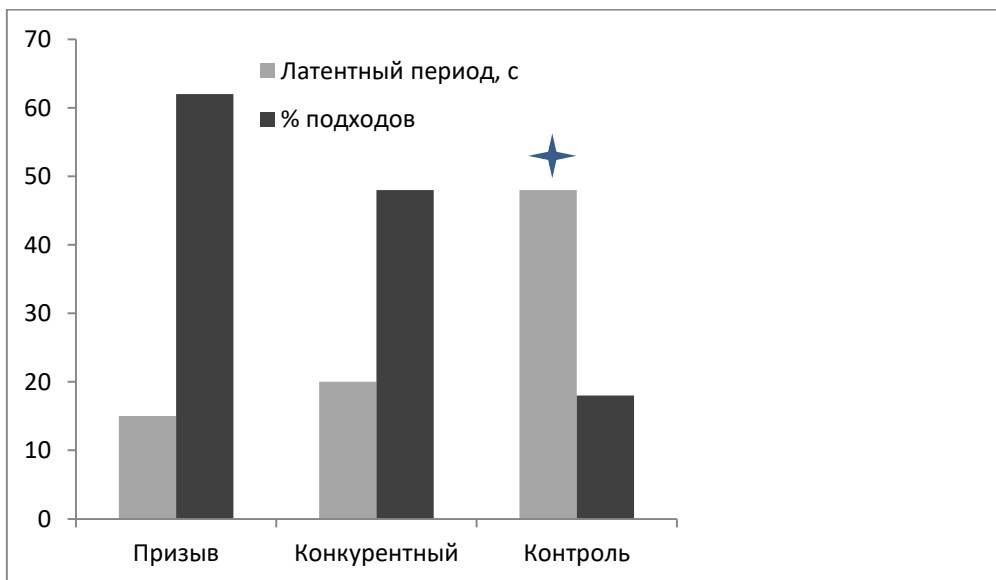


Рисунок 17 – Латентные периоды (с) до начала движения и % успешных подходов к источнику стимула у самок *Pentatoma rufipes*.

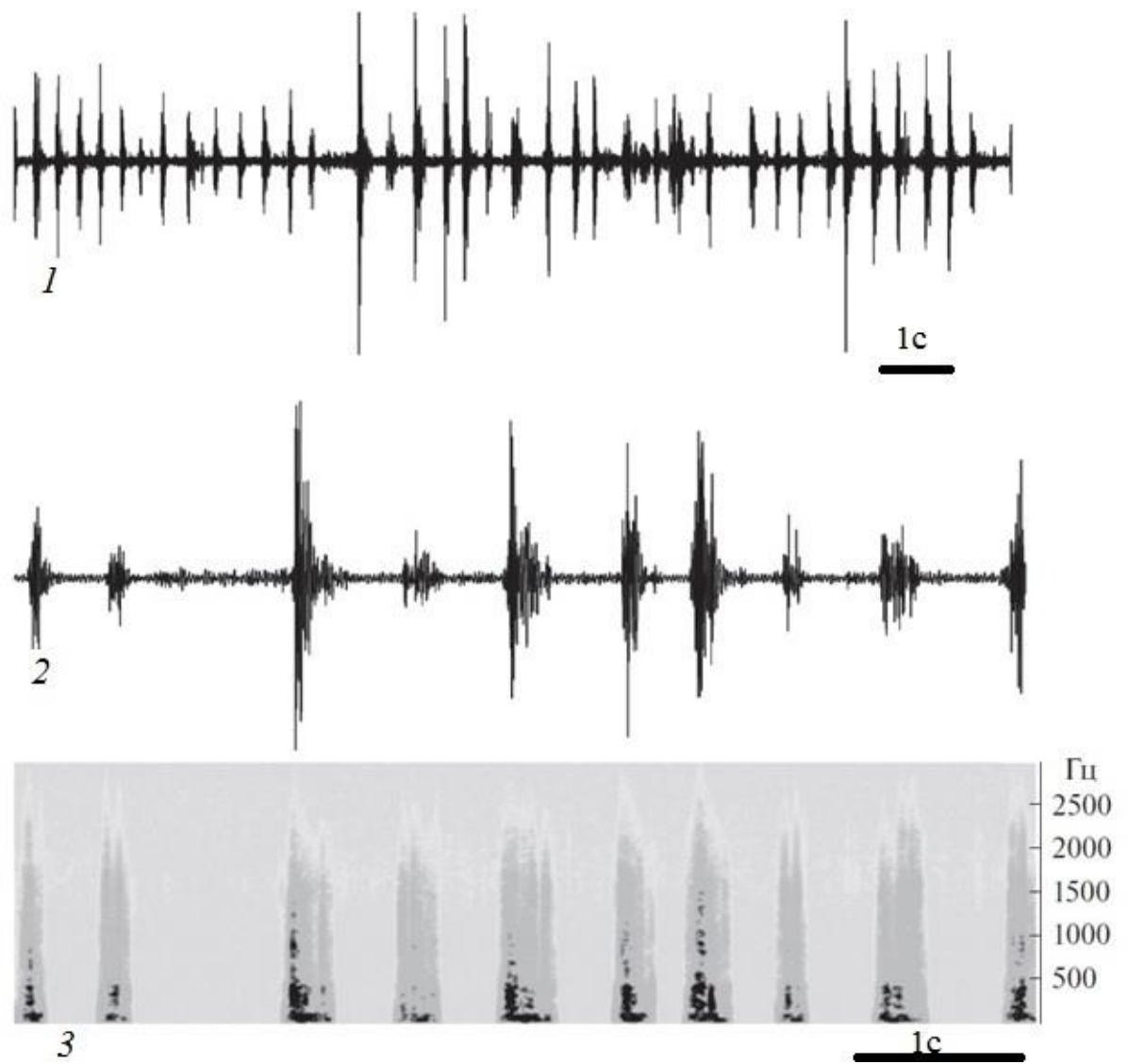


Рисунок 18 – Осцилограммы(1,2) и сонограмма (3) дизруптивного сигнала самки *Pentatoma rufipes*.

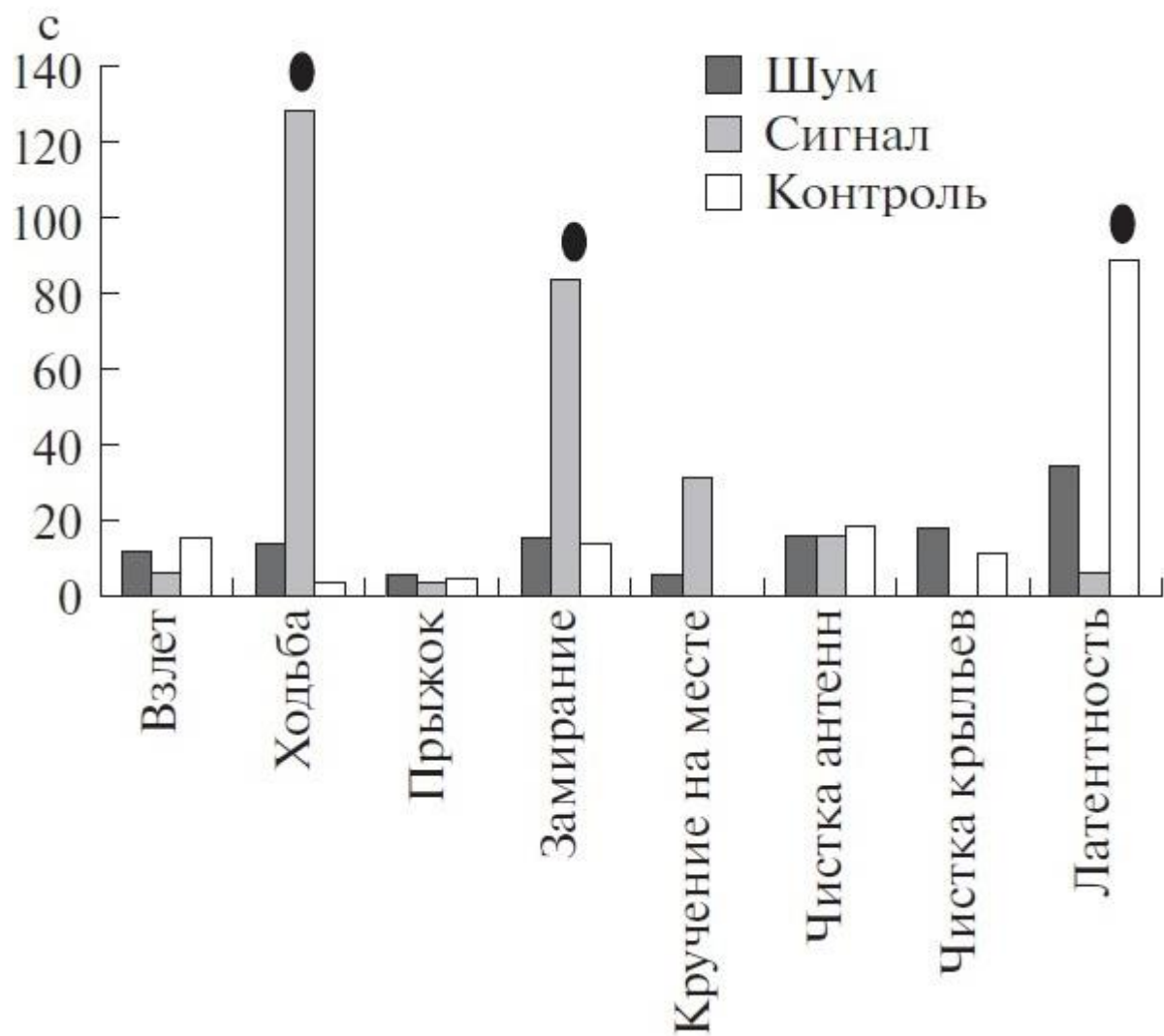


Рисунок 19 – Общая длительность поведенческих актов поисковой активности *Tachinidae* при предъявлении призывного сигнала потенциальной жертвы.



Рисунок 20 – Методика регистрации сигналов и стимуляции модельными стимулами.