

ДЕРЖАВНА УСТАНОВА «ІНСТИТУТ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ»

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

КУМΠΑНЕНКО ОЛЕКСАНДР СЕРГІЙОВИЧ

УДК 595.794:591.4/.5

ДИСЕРТАЦІЯ
ЕКОЛОГІЧНІ АДАПТАЦІЇ АПАРАТУ ЖАЛА У ПРЕДСТАВНИКІВ
НАДРОДИНИ ROMBOLOIDEA (HYMENOPTERA, ACULEATA)

101 Екологія

10 Природничі науки

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 **О.С. Кумпаненко**

Науковий керівник: академік НАН України, доктор біологічних наук, професор
Радченко Володимир Григорович

Київ – 2026

АНОТАЦІЯ

Кумпаненко О.С. Екологічні адаптації апарату жала у представників надродини Pompiloidea (Hymenoptera, Aculeata). – Кваліфікаційна наукова робота на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 101 – «Екологія». Державна установа «Інститут еволюційної екології НАН України», Київ, 2026.

В дисертаційній роботі досліджено будову апарату жала у представників надродини помпілоїдних ос (Pompiloidea) в контексті їх екології. Ця надродина складається з чотирьох родин: дорожні оси (Pompilidae), немки (Mutillidae), мірмози (Myrmosidae) та сапіги (Sapygidae). Ці родини відрізняються між собою як морфологічно так і екологічно. Представники родини дорожніх ос розвиваються виключно на павуках, на яких полюють самки більшості видів. Однак серед представників родини присутні і клептопаразитичні види. Представники родин немок і мірмоз в якості здобичі використовують малорухливі стадії розвитку комах з рядів перетинчастокрилих (Hymenoptera), двокрилих (Diptera), лускокрилих (Lepidoptera) та твердокрилих (Coleoptera). Представники родини сапіг є клептопаразитами інших перетинчастокрилих, переважно різних видів бджіл. Родини помпілоїдних ос через різницю в морфології та екології об'єднані в одну надродину лише на основі молекулярного аналізу. Окрім цих родин для порівняння будови скелета та м'язової системи апарату жала також досліджені представники родин сколій (Scoliidae), тифій (Tiphidae) та складчастокрилих ос (Vespidae).

Попередні дослідження, які пов'язані з будовою скелета чи м'язової системи апарату жала, є недостатніми та фрагментарними. А дослідження екологічних адаптацій в будові апарату жала у представників помпілоїдних ос нами не виявлено в доступній літературі. Тому метою роботи було дослідити функціональну морфологію апарату жала у представників помпілоїдних ос

(надродина *Pompiloidea*) та представників кількох інших родин (як зовнішніх груп) у контексті їх екології. Для досягнення цієї мети було проведено дослідження скелету апарату жала у семи родин перетинчастокрилих, виділено особливості його будови на рівні родин та підродин помпілоїдних ос, досліджено м'язову систему окремих видів різних родин, порівняно будову апаратів жала помпілоїдних ос з такою представників зовнішніх груп, проаналізовано функції структур апарату жала під час його рухів у представників помпілоїдних ос, виявлено закономірність між виникненням певних адаптацій апарату жала та екологією виду.

В дисертаційній роботі для дослідження використовувався колекційний матеріал зібраний дисертантом особисто та наданий іншими науковцями. Всього досліджено 149 екземплярів комах, які належать до 67 видів з 7 родин жалоносних перетинчастокрилих (*Aculeata*), з яких 43 види помпілоїдних ос (*Pompiloidea*). Дослідження скелету апарату жала проводились переважно методами світлової мікроскопії, однак для досліджень поверхонь склеритів використовували методи скануючої електронної мікроскопії. М'які тканини видалялися з апаратів жала мацеруванням в розчині лугу. М'язову систему також досліджували методами світлової мікроскопії, однак для виявлення місць прикріплень м'язів, апарати жала, невиварені в лузі, витримували в розчині Буена. Резилінободібні елементи виявляли завдяки їх флюоресценції методом ультрафіолетової мікроскопії. Потрібні для досліджень зображення фотографували за допомогою цифрових фотокамер, встановлених на збільшувальній техніці, а місця прикріплення м'язів замальовували. Екологічні особливості видів вивчали в польових умовах, а також за літературними даними.

В результаті вперше детально досліджено будову апарату жала у 67 видів жалоносних перетинчастокрилих (*Aculeata*). Знайдено та описано відмінності в будові окремих склеритів у представників помпілоїдних ос та родин сколій, тифій і складчастокрилих ос. Виявлено, що представники всіх родин помпілоїдних ос мають значні відмінності у будові апаратів жала, які переважно стосуються форми склеритів, розділення склеритів на функціональні частини,

типів їх з'єднань та наявності мікроскульптур на стулках жала. Крім того, в деяких випадках значні відмінності присутні й на рівні підродин, триб та родів. Вперше описаний клапан другої стулки, що закриває отрутовивідний канал, у дорожніх ос (*Pompilidae*), передній міст між другими вальвіферами у мірмоз (*Myrmosidae*) та рухоме з'єднання між передньою і задньою частинами другого вальвіфера у мірмоз (*Myrmosidae*) і сколій (*Scoliidae*). Хоча певні ознаки можуть бути характерними для представників кількох різних родин помпілоїдних ос, деякі ознаки будови скелета апарату жала незалежно виникають у представників філогенетично віддалених від *Pompiloidea* родин, що може бути пов'язано з їх екологією.

Вперше досліджено будову м'язової системи у 8 видів жалоносних перетинчастокрилих (*Aculeata*) для розуміння як рухів склеритів так і всього апарату жала в цілому. Виявлено, що м'язова система апарату жала у досліджених нами видів складається з 12 м'язів, серед яких один непарний, а решта парні. М'язи M_a та M_{vf} нами вперше описані для родин дорожніх ос (*Pompilidae*), сколій (*Scoliidae*), тифій (*Tiphidae*) та складчастокрилих ос (*Vespidae*). М'яз M_a вперше описаний для *Aculeata*. Виявлено, що загальний план будови м'язової системи у представників різних родин помпілоїдних ос схожий. Відмінності виявлені в розташуванні місць кріплення м'язів або у відсутності того чи іншого м'яза. Відсутність деяких м'язів у досліджених видів зумовлена передусім особливостями будови скелета апарату жала у представників конкретної родини. Значні відмінності в будові м'язової системи апарату жала від інших досліджених нами родин знайдені у складчастокрилих ос (*Vespidae*, *Vespoidea*) та немок (*Mutillidae*, *Pompiloidea*). Здебільшого ці відмінності стосуються місць прикріплення м'язів.

Крім м'язів в апараті жала помпілоїдних ос, за допомогою ультрафіолетової мікроскопії, виявлено наявність резиліноподібних елементів у терговальвіферному, міжвальвіферному, фурко-стулковому суглобах та між клапаном другої стулки і самою другою стулкою. Зроблено припущення, що

резиліноподібні елементи можуть функціонувати в якості антагоністів до м'язів або підсилювати дію м'язів.

На основі отриманих результатів вперше описано ймовірне функціонування апаратів жала у родин помпілоїдних ос (Pompiloidea). Виявлено, що крім паралізації здобичі, у представників різних родин жало має й інші функції – зондування комірки зі здобиччю у немок (Mutillidae) та подолання перетинок комірок під час яйцекладіння у сапіг (Sapygidae). Ці екологічні особливості знаходять своє відбиття в будові та особливостях функціонування апарату жала. Завдяки морфологічним даним будови скелетно-м'язової системи, в процесі миттєвого висування жала нами виділено три фази рухів апарату жала, що пов'язані зі скороченням відповідних груп м'язів.

Підсумовуючи отримані результати можна зробити висновки, що представники різних родин помпілоїдних ос (Pompiloidea) мають цілу низку функціонально важливих відмінностей щодо будови скелета та м'язової системи апарату жала. Функції жала, як і особливості будови його скелетно-м'язової системи, пов'язані з особливостями екології, біології та етології видів, які відносяться до тієї чи іншої родини. Схожість екологічних, біологічних і етологічних особливостей у представників філогенетично віддалених груп може призводити до конвергентного виникнення в апараті жала схожих структур, що вирішують схожі функціональні завдання.

Ключові слова: екологія, морфологія, морфометрія, екоморфологія, таксономія, поведінка, апарат жала, м'язова система, функціональні особливості, Hymenoptera, Aculeata, Pompiloidea.

ABSTRACT

Kumpanenko O.S. Ecological adaptations of the sting apparatus in representatives of the superfamily Pompiloidea (Hymenoptera, Aculeata). – Qualifying scientific work printed as a manuscript.

The dissertation for a scientific degree of the doctor of philosophy on a specialty 101 – «Ecology». Institute for evolutionary ecology NAS Ukraine, Kyiv, 2026.

The dissertation is focused on investigation of the morphology of the sting apparatus in representatives of superfamily Pompiloidea in the context of their ecology. This superfamily consists of four families: Pompilidae, Mutillidae, Myrmosidae and Sapygidae. These families differ from each other both morphologically and ecologically. The representatives of Pompilidae develop exclusively on spiders, which are hunted by the females of most species. However, there are also kleptoparasitic species. The representatives of Mutillidae and Myrmosidae use the inactive stages of Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera and Coleoptera as prey. The representatives of Sapygidae are kleptoparasitic of other Hymenoptera, mainly various species of bees. Due to differences in morphology and ecology, the families of Pompiloidea were combined into one superfamily based on molecular analysis alone. In addition to these families, representatives of Scoliidae, Tiphidae and Vespidae were also studied to compare the skeletal structure and muscular system of the sting apparatus.

Previous studies related to the structure of the skeleton or muscular system of the sting apparatus are insufficient and fragmentary. And we are not aware of any investigations of ecological adaptations in the structure of the sting apparatus in representatives of Pompiloidea. Therefore, the aim of the work was to investigate the functional morphology of the sting apparatus in representatives of superfamily Pompiloidea and representatives of several other families (as outgroups) in the context of their ecology. To achieve this goal, a investigation of the skeleton of the sting apparatus in seven families of Hymenoptera was conducted, the features of its structure

at the level of families and subfamilies of Pompiloidea were identified, the muscular system of individual species of different families was studied, the structure of the sting apparatus of Pompiloidea was compared with that of representatives of outgroups, the functions of the structures of the sting apparatus during its movements in representatives of Pompiloidea were analyzed, and a pattern between the emergence of certain adaptations of the sting apparatus and the ecology of the species was revealed.

The dissertation used material for the study that was collected by the PhD-student personally and provided by other scientists. A total of 149 specimens of insects belonging to 67 species from 7 families of Aculeata were studied, of which 43 species were Pompiloidea. The study of the skeleton of the sting apparatus was carried out mainly by light microscopy methods, however, scanning electron microscopy methods were used to study the surfaces of sclerites. Soft tissues were removed from the sting apparatus by maceration in an alkali solution. The muscular system was also studied by light microscopy methods. However, to identify the places of muscle attachment, the not macerated in alkali solution sting apparatuses were placed in Bouin's solution. Resilin-like elements were detected due to their fluorescence by ultraviolet microscopy. The images required for the investigation were photographed using cameras mounted on magnifying equipment, and the muscle attachment points were sketched.

As a result, the structure of the sting apparatus in 67 species of Aculeata was studied in detail for the first time. Differences in the structure of separate sclerites were found and described in representatives of superfamily Pompiloidea and the families of Scoliidae, Tiphidae and Vespidae. It was found significant differences in the structure of the sting apparatus between representatives of families of Pompiloidea, which mainly concern the shape of the sclerites, the division of the sclerites into functional parts, the types of their connections and the presence of microsculptures on the sting valvulae. In addition, in some cases, significant differences are also present at the subfamilies, tribes and genera level. There was described for the first time the flap of the second valvula, which closes the venom duct in Pompilidae, the anterior bridge

between the second valvifers in Myrmosidae and the movable connection between the anterior and posterior parts of the second valvifer in Myrmosidae and Scoliidae. Although certain features may be common to representatives of several different families of pompiloidean wasps, some features of the skeletal structure of the sting apparatus independently arise in representatives of families phylogenetically distant from Pompiloidea, which may be related to their ecology.

The structure of the muscular system was studied for the first time in 8 species of Aculeata to understand both the movements of the sclerites and the entire sting apparatus as a whole. It was found that the muscular system of the sting apparatus in the studied species consists of 12 muscles, among which one is unpaired and the rest are paired. The muscles M_a and M_{vf} were first described for Pompilidae, Scoliidae, Tiphidae and Vespidae. The muscle M_a was first described for the Aculeata. It was found that the general plan of the muscular system in representatives of different families of Pompiloidea is similar. Differences were found in the location of muscle attachment sites or in the absence of a particular muscle. The absence of some muscles in the studied species is primarily due to the peculiarities of the skeletal structure of the sting apparatus in representatives of a particular family. Significant differences in the structure of the muscular system of the sting apparatus from other studied families were found in Vespidae (Vespoidea) and Mutillidae (Pompiloidea). For the most part, these differences concern the places of attachment of the muscles.

In addition to the muscles in the sting apparatus of Pompiloidea, the presence of resilin-like elements in the tergo-valvifer, intervalvifer, furco-valvula articulations and between the flap of the second valvula and the second valvula itself was revealed by ultraviolet microscopy. It has been suggested that resilin-like elements may function as antagonists to muscles or enhance muscle action.

Based on the results obtained, the probable functioning of the sting apparatus in the Pompiloidea families was first described. It was found that in addition to paralyzing prey, the sting in representatives of different families has other functions – probing the cell with prey in the Mutillidae and overcoming cell partitions during egg laying in the Sapygidae. These ecological features are reflected in the structure and

functioning of the sting apparatus. Due to the morphological data, three phases of the sting apparatus movements were distinguished during the sting ejection, which are associated with the contraction of the respective muscle groups.

Summarizing the results obtained, it can be concluded that representatives of different families of Pompiloidea have a number of functionally important differences in the structure of the skeleton and the muscular system of the sting apparatus. The functions of the sting, as well as the features of the structure of its skeletal and muscular system, are associated with the peculiarities of the ecology, biology and behavior of species belonging to a particular family. The similarity of ecology, biology and behavior in representatives of phylogenetically distant groups can lead to the independent emergence of similar structures in the sting apparatus that solve similar functional problems.

Keywords: ecology, morphology, morphometrics, ecomorphology, taxonomy, behavior, sting apparatus, muscular system, functional features, Hymenoptera, Aculeata, Pompiloidea.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. **Kumpanenko, A.S.**, Gladun, D.V. (2018). Functional morphology of the sting apparatus of the spider wasp *Cryptocheilus versicolor* (Scopoli, 1763) (Hymenoptera: Pompilidae). *Entomological Science*, 21(1), 124-132.
<https://doi.org/10.1111/ens.12288>
(Особистий внесок здобувача: збір та визначення матеріалу, виготовлення препаратів, фотографування матеріалу, виготовлення векторних рисунків, концепція ідеї дослідження та висунення теорій, написання первинного варіанту статті, переклад тексту на англійську мову)
2. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D., Vilhelmsen, L. (2019). Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 77(2), 325-338. <https://doi.org/10.26049/ASP77-2-2019-08>
(Особистий внесок здобувача: збір та визначення матеріалу, виготовлення препаратів, фотографування матеріалу, виготовлення векторних рисунків, висунення теорій, написання первинного варіанту статті, переклад тексту на англійську мову)
3. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D., Vilhelmsen, L. (2022). Morphology of the sting apparatus in velvet ants of the subfamilies Myrmosinae, Dasylabrinae, Myrmillinae and Mutillinae (Hymenoptera: Mutillidae). *Zoomorphology*, 141(1), 81-94. <https://doi.org/10.1007/s00435-022-00552-w>
(Особистий внесок здобувача: збір та визначення матеріалу, виготовлення препаратів, фотографування матеріалу, виготовлення векторних рисунків, концепція ідеї дослідження та висунення теорій, написання первинного варіанту статті, переклад тексту на англійську мову)

4. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D. (2024). Morphology of the sting apparatus in sapygid wasps of the subfamily Sapyginae (Hymenoptera: Sapygidae). *Arthropod Structure & Development*, 82, 101381.

<https://doi.org/10.1016/j.asd.2024.101381>

(Особистий внесок здобувача: збір та визначення матеріалу, виготовлення препаратів, фотографування матеріалу, виготовлення векторних рисунків, концепція ідеї дослідження та висунення теорій, написання первинного варіанту статті, переклад тексту на англійську мову)

Публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації:

1. Honchar, H.Yu., **Kumpanenko, A.S.**, Gorobchyshyn, V.A., Vishnevskiy, D.O. (2024). Preliminary investigations of the species composition of the aculeate hymenopteran community in Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Hymenoptera, Aculeata). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 67(2), 259-278.

<https://doi.org/10.3897/travaux.67.e105399>

(Особистий внесок здобувача: збір та визначення матеріалу, написання та редагування первинного варіанту статті)

Публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. **Кумпаненко О.С.** (2017) Морфологические особенности строения жалоносного аппарата дорожной осы *C. versicolor* (Hymenoptera: Pompilidae). Збірник матеріалів I Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених «Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища»; 25-26 травня 2017 р., Київ, Україна. Київ: ДУ «ІЕЕ НАН України», 78–81. *Публікація тез, усна доповідь.*
2. **Кумпаненко О.С.** (2018) Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Insecta: Hymenoptera). Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів; 14-15 листопада 2018 р., Київ, Україна. Зоологічний кур'єр, № 12, 12–13. *Публікація тез, усна доповідь.*

3. **Кумпаненко О.С.** (2019) Functional morphology of the sting apparatus of the representatives of Mutillidae and Myrmosidae families (Hymenoptera, Aculeata). Матеріали міжнародної зоологічної конференції «Фауна України на межі XX-XXI ст.. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій»; 12-15 вересня 2019 р., Львів – Шацьк, Україна. Львів: СПОЛОМ, 18–19. *Публікація тез.*

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	1
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	16
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	23
1.1. Загальні характеристики перетинчастокрилих (Hymenoptera) та надродина Pompiloidea	23
1.2. Філогенія жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata).....	25
1.2.1. Філогенія родини Pompilidae Fabricius, 1798	29
1.2.2. Філогенія родини Mutillidae Latreille, 1802	30
1.2.3. Філогенія родини Myrmosidae Fox, 1894.....	31
1.2.4. Філогенія родини Sapygidae Latreille, 1810	32
1.3. Особливості екології досліджених груп жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata)	32
1.3.1. Екологічні особливості дорожніх ос (Pompilidae).....	35
1.3.2. Екологічні особливості немок (Mutillidae).....	37
1.3.3. Екологічні особливості мірмоз (Myrmosidae).....	38
1.3.4. Екологічні особливості сапіг (Sapygidae).....	38
1.4. Морфологічні дослідження апарату жала у перетинчастокрилих (Hymenoptera).....	39
1.4.1. Дослідження апарату жала дорожніх ос (Pompilidae).....	42
1.4.2. Дослідження апарату жала немок (Mutillidae) і мірмоз (Myrmosidae).....	44
1.4.3. Дослідження апарату жала сапіг (Sapygidae).....	45
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	47
РОЗДІЛ 3. СКЕЛЕТ АПАРАТУ ЖАЛА У ПРЕДСТАВНИКІВ НАДРОДИН POMPILOIDEA ТА ПРЕДСТАВНИКІВ ДЕЯКИХ ІНШИХ НАДРОДИН	52

3.1. Загальна будова апарату жала.....	52
3.2. Особливості будови апарату жала у представників різних родин надродини Pompiloidea	58
3.2.1. Родина дорожні оси (Pompilidae)	58
3.2.2. Родина немки (Mutillidae).....	65
3.2.3. Родина мірмози (Myrmosidae).....	70
3.2.4. Родина сапіги (Sapygidae)	74
3.3. Особливості будови апарату жала у представників родин Scoliidae, Tiphidae та Vespidae (у якості зовнішніх груп)	79
3.3.1. Родина сколії (Scoliidae).....	79
3.3.2. Родина тифії (Tiphidae).....	82
3.3.3. Родина складчастокрилі оси (Vespidae).....	84
3.4. Обговорення та висновки	86
РОЗДІЛ 4. М'ЯЗОВА СИСТЕМА АПАРАТУ ЖАЛА У ПРЕДСТАВНИКІВ ДОСЛІДЖЕНИХ РОДИН.....	93
4.1. Загальний огляд м'язової системи апаратів жала у досліджених видів комах	93
4.2. Резиліноподібні елементи в апараті жала.....	96
4.3. Основні функції м'язів апарату жала	97
4.4. Основні відмінності м'язової системи апарату жала у представників досліджених родин	99
4.4.1. Родина дорожні оси (Pompilidae)	99
4.4.2. Родина немки (Mutillidae).....	101
4.4.3. Родина мірмози (Myrmosidae).....	103
4.4.4. Родина сапіги (Sapygidae)	105
4.4.5. Родина сколії (Scoliidae).....	107

4.4.6. Родина тифії (Tiphidae).....	109
4.4.7. Родина складчастокрилі оси (Vespidae).....	111
4.5. Обговорення та висновки	112
РОЗДІЛ 5. ФУНКЦІОНУВАННЯ ТА АДАПТАЦІЇ БУДОВИ АПАРАТУ	
ЖАЛА ПОМПІЛОЇДНИХ ОС (POMPILOIDEA), ПОВ'ЯЗАНІ З ЕКОЛОГІЄЮ	
.....	115
5.1. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у	
дорожніх ос (Pompilidae)	115
5.2. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у немок	
(Mutillidae) та мірмоз (Myrmosidae)	122
5.3. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у сапіг	
(Sapygidae).....	127
ВИСНОВКИ	132
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	135
ДОДАТОК 1. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ.....	162
ДОДАТОК 2. АНОТОВАНИЙ СПИСОК ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ.....	164

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

- 1vf – перший вальвіфер (1st valvifer)
- 1vv – перша стулка (1st valvula)
- 2vf – другий вальвіфер (2nd valvifer)
- 2vf-a – передня частина другого вальвіфера (anterior part of the 2nd valvifer)
- 2vf-p – задня частина другого вальвіфера (posterior part of the 2nd valvifer)
- 2vv – друга стулка (2nd valvula)
- 3vv – третя стулка (3rd valvula)
- 3vv-d – задній сегмент третьої стулки (distal part of the 3rd valvula)
- 3vv-o – відросток третьої стулки (outgrowth of 3rd valvula)
- 3vv-p – передній сегмент третьої стулки (proximal part of the 3rd valvula)
- aa – анальна арка (anal arc)
- aap – передня аподема (anterior apodeme)
- ab – передній міст (anterior bridge)
- afl – передній фланець (anterior flange)
- ap – анальна пластинка (anal plate)
- au – аулакс (aulax)
- avf – аподема 1-го вальвіфера (apodeme of the 1st valvifer)
- ba – базальний суглоб (basal articulation)
- bb – бульбус (bulbus)
- cap – кордальна аподема (cordal apodema)

da	– дорзальна рука фурки (dorsal arm of the furcula)
dap	– дорсоапикальний відросток (dorsoapical process)
dfl	– верхній фланець (dorsal flange)
dms	– дорсо-медіальне ущільнення (dorso-medial seal)
fvd	– закриваючий клапан отрутовивідної протоки (flap of the venom duct)
fu	– фурка (furcula)
fva	– фурко-стулковий суглоб (furculo-valvula articulation)
gm	– генітальна мембрана (genital membrane)
ipo	– післясуглобова вирізка (incisura postarticularis)
ipr	– передсуглобова вирізка (incisura prearticularis)
ir	– міжсуглобовий гребінь (interarticular ridge)
iva	– міжвальвіферний суглоб (intervalvifer articulation)
lm	– трубкоподібна мембрана (ligulate membrane)
la	– бокова рука фурки (lateral arm of the furcula)
ll	– латеральна лопать (lateral lobe)
lu	– просвіт першої/другої стулки (lumen)
M	– м'язи (muscles)
ml	– мембранна лінія (membrane line)
mr	– передній гребінь восьмого тергума (marginal ridge)
mvs	– медіо-вентральне ущільнення (medio-ventral seal)
pa	– суглобова западина (pars articularis)

pra	– суглобовий відросток (processus articularis)
r1	– перший рамус (1 st ramus)
r2	– другий рамус (2 nd ramus)
rh	– рахіс (rhachis)
S7	– сьомий стернум (7 th sternum)
sc	– канал жала (sting canal)
sf	– поле сенсил (sensilla field)
sp	– дихальце (spiracle)
st	– субтермінальний відросток (subterminal tubercle)
T7	– сьомий тергум (7 th tergum)
T8	– восьмий тергум (8 th tergum)
T9	– дев'ятий тергум (9 th tergum)
tva	– терго-вальвіферний суглоб (tergo-valvifer articulation)
vc	– клапанна камера (valve chamber)
vfa	– вальвіферний суглоб (2 nd valvifer articulation)
vlv	– вальвіля (valvilla)

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Перетинчастокрилі (Hymenoptera) – це один із найбільших рядів комах з повним перетворенням, однією з основних ознак якого є добре розвинений яйцеклад, гомологічний до яйцекладу первиннобезкрилих (Zygentoma), та комах з неповним перетворенням (Scudder, 1961). Жало – це модифікований яйцеклад, що втратив свою первинну функцію (транспортування яйця в тіло жертви або субстрат) і використовується як зброя для вбивства або паралізації здобичі, чи для захисту від хижаків (Macalintal & Starr, 1996; Sharkey et al., 2012). Саме модифікація цієї системи органів була одним із найважливіших факторів в еволюції та диверсифікації ряду перетинчастокрилих (Quicke et al., 1999).

Надродина Pompiloidea виділена завдяки молекулярним дослідженням та складається з чотирьох родин: дорожні осі (Pompilidae), немки (Mutillidae), мірмози (Myrmosidae) та сапіги (Sapygidae) (Pilgrim et al., 2008). Ці родини досить суттєво відрізняються між собою екологією, за винятком немок та мірмоз, у яких більшість екологічних аспектів схожі. Так, личинки представників родин немки (Mutillidae) та мірмоз (Myrmosidae) переважно є паразитоїдами лялечок та передлялечок інших перетинчастокрилих (Hymenoptera), лише невелика кількість видів родини немок (Mutillidae) розвивається на лялечках двокрилих (Diptera), лускокрилих (Lepidoptera) та твердокрилих (Coleoptera) (Ronchetti & Polidori, 2020). Родина сапіг (Sapygidae) складається з клептопаразитичних видів, які паразитують на диких бджолах або, як федченкії (Fedtschenkiinae), на еуменах (Eumeninae) (Brothers & Finnamore, 1993; Bitsch, 2017). А самки дорожніх ос (Pompilidae) полюють на павуків, хоча і серед цих ос є клептопаразитичні види, що паразитують на представниках своєї ж родини (Evans, 1953).

Морфологічні дослідження апарату жала у представників надродини є недостатніми та фрагментарними. Загальна будова апарату жала описується для дорожніх ос, немок та сапіг але лише для декількох видів (Salman, 1929; Тобиас,

1965; Hermann, 1968a). В інших випадках досліджувались окремі структури (Oeser, 1961; Poore, 1974; Brothers, 1975; Quicke et al., 1994).

Тому дана робота є важливою з точки зору з'ясування еволюційних зв'язків як між родинами помпілоїдних ос, так і з іншими групами перетинчастокрилих, а також значення екологічних особливостей різних видів для оцінки певних аспектів їх поведінки, що допоможе в розробці планів дій по збереженню цих господарсько значущих груп комах.

Зв'язок роботи з науковими програмами і темами. Дисертаційна робота виконана в рамках науково-дослідних тем відділу етології та соціобіології комах Державної установи «Інститут еволюційної екології Національної академії наук України»: «Еколого-фауністичні, морфологічні та таксономічні дослідження окремих господарсько важливих груп крилатих комах (Pterygota)» (№ державної реєстрації 0122U000746, 2022-2022 рр.), «Оцінка впливу воєнних дій на трансформацію наземних природних екосистем з використанням модельних груп видів-біоіндикаторів та моніторинг чужорідних видів у флорі та фауні як складової забезпечення біологічної безпеки України» (№ державної реєстрації 0123U101039, 2023-2024 рр.), «Використання видів-індикаторів, в тому числі запилювачів рослин, з метою оцінки стану біоти порушених війною територій та розробка технології застосування запилювачів для відновлення трав'яного рослинництва в Україні» (№ державної реєстрації 0125U002605, 2025-2026 рр.).

Мета та завдання. Мета роботи полягає в дослідженні функціональної морфології апарату жала у представників помпілоїдних ос (надродина Pompiloidea) та представників кількох інших родин (як зовнішніх груп) у контексті їх екології.

Завдання:

1. Провести морфологічні дослідження будови скелету апарату жала родин дорожніх ос (Pompilidae), немок (Mutillidae), мірмоз (Myrmosidae), сапіг (Sapygidae), складчастокрилих ос (Vespidae), сколій (Scoliidae) та тифій (Tiphidae);

2. Виділити адаптації апарату жала на рівні родин та підродин помпілоїдних ос (Pompiloidea) від екологічних особливостей здобичі;

3. Дослідити м'язову систему апарату жала представників надродини Pompiloidea та родин складчастокрилих ос (Vespidae), сколій (Scoliidae) та тифій (Tiphidae) у зв'язку з екологією представників цих родин;

4. Знайти закономірність між виникненням певних структур будови жала з поведінкою.

5. З'ясувати морфо-функціональні ознаки будови апарату жала ос, які пов'язані з екологічними особливостями різних таксономічних груп.

Об'єкт дослідження – помпілоїдні осі (Pompiloidea).

Предмет дослідження – екологічні адаптації апаратів жала у представників помпілоїдних ос (Pompiloidea).

Методи. Матеріал зібрано за допомогою ентомологічного сачка та пасток Меріке. Визначення видів та препарування здійснювали вручну за допомогою тринокулярного стереомікроскопа. Для дослідження скелету апарату жала препарати мацерували в 10% розчині лугу (КОН). Для дослідження м'язової системи використовувались заспиртовані види, препарати яких були підкрашені в розчині Буена. Загальне дослідження будови та м'язової системи апарату жала проводили методом світлової мікроскопії. Крім того, проводились дослідження резиліноподібних елементів методом ультрафіолетової мікроскопії за допомогою флуоресцентного мікроскопа. Також досліджувались поверхні скелету апарату жала скануючою електронною мікроскопією.

Наукова новизна роботи. У дисертаційній роботі вперше детально досліджено морфо-функціональні особливості апаратів жала у представників надродини помпілоїдних ос (Pompiloidea) та деяких представників інших надродин (Scolioidea, Tiphioidea, Vespoidea). Вперше обговорюються теорії використання жала та його еволюція, пов'язані з екологією досліджених видів надродини помпілоїдних ос (Pompiloidea). Вперше проаналізовано морфо-функціональні особливості апаратів жала помпілоїдних ос у зв'язку з екологією їх здобичі чи хазяїв.

Практичне значення. Результати досліджень та їх висновки поглиблюють розуміння фундаментальних процесів в еволюції окремих морфологічних структур організму в залежності від його екологічних особливостей. Поглиблюють знання про взаємовідносини між різними видами та дають дані, які можна використовувати для досліджень філогенії жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata). Етологічні дані допоможуть розробляти плани щодо охорони, збереження та практичного використання цієї групи комах.

Особистий внесок здобувача. Збір та визначення досліджених видів проведено самостійно. Препарування та виготовлення препаратів для світлової мікроскопії були здійснені дисертантом самостійно.

Апробація. Доповіді за матеріалами дисертаційного дослідження представлено на Міжнародній науково-практичній конференції молодих вчених, (Київ, 2017), Конференції молодих дослідників-зоологів (Київ, 2018), Міжнародній зоологічній конференції «Фауна України на межі XX-XXI ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій» (Львів– Шацьк, 2019).

Публікації. За темою дисертації опубліковано чотири статті у закордонних виданнях, що індексуються в базах даних Web of Science та/або Scopus, та віднесених до першого-другого квартилів (Q1–Q2) відповідно до класифікації SCImago Journal and Country Rank і / або Journal Citation Reports.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається із вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел, 2 додатків, 51 рисунка, 2 таблиць. Основний текст роботи викладено на 112 сторінках. Загальний обсяг роботи становить 170 сторінок.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Загальні характеристики перетинчастокрилих (Hymenoptera) та надродини Pompiloidea

Перетинчастокрилі (Hymenoptera) – один із найбільших рядів комах з повним перетворенням, до якого належить понад 150 000 сучасних видів (Aguilar et al., 2013). Ряд поділяється на два підряди: сидячечеревні (Symphyta), до яких належать пильщики з рогахвостами, та стебельчасточеревні (Apocrita), які включають їздців, ос, бджіл та мурах (Sharkey, 2007). Однією з основних ознак перетинчастокрилих комах є добре розвинений яйцеклад, будова якого є гомологічною до будови яйцеклада первиннобезкрилих (таких як Zygentoma), та комах з неповним перетворенням (Scudder, 1961). У жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) яйцеклад втрачає свою первинну функцію (транспортування яйця в тіло жертви або субстрат) і використовується для вбивства або паралізації здобичі, чи для захисту від хижаків (Macalintal & Starr, 1996; Sharkey et al., 2012). Саме до жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) належить надродина помпілоїдних ос (Pompiloidea), до якої входить 4 родини: дорожні осі (Pompilidae), немки (Mutillidae), мірмози (Myrmosidae) та сапіги (Sapygidae). Також до ос належать родини сколій (Scoliidae), тифій (Tiphidae) та складчастокрилих ос (Vespidae), представників яких ми розглядаємо в якості зовнішніх груп.

Родина дорожніх ос (Pompilidae) налічує близько 5000 видів зі 125 родів, що належать до 5 підродин (Waichert et al., 2015). Ці комахи поширені всесвітньо та населяють різноманітні біотопи. Статевий диморфізм у дорожніх ос розвинений відносно слабо, зазвичай самці дрібніші за самок, є короткокрилі та безкрилі види (Brothers & Finnermore, 1993). Переважно ведуть поодинокий спосіб життя, але є також деякі види з примітивною соціальною поведінкою (Evans & Shimizu, 1996; Shimizu et al., 2010). Розвиток личинок відбувається

виключно на павуках, і на одному павуку розвивається лише одна личинка. Проте для клептопаразитичного *Nipponodipogon nagasei* Ishikawa, 1965 відмічено розвиток п'яти личинок на одному павуку (Shimizu et al., 2011).

Родина немок (Mutillidae) поділяється на 8 підродин і включає близько 4300 видів із 216 родів (Waldren et al., 2023). Поширені всесвітньо. Мають чітко виражений статевий диморфізм – самки безкрилі, самці переважно крилаті (деякі самці з підродини Myrmillinae безкрилі), при спарюванні самці деяких видів переносять самок на нові місця. Личинки є ектопаразитоїдами інших перетинчастокрилих, хоча для деяких видів у якості хазяїв указуються представники рядів двокрилих (Diptera), лускокрилих (Lepidoptera) і твердокрилих (Coleoptera). Для розвитку личинок самки вибирають передлялечки або лялечки своїх хазяїв (Ronchetti & Polidori, 2020).

Родина мірмоз (Myrmosidae) включає всього 57 видів з 11 родів, які належать до 2-х підродин (Pagliano et al., 2020; Waldren et al., 2023). Поширені по всьому світу, крім Австралії та Південної Америки. Статевий диморфізм чітко розвинений – самки безкрилі, самці крилаті (при спарюванні можуть переносити самок у нові місця). Личинки є паразитоїдами інших перетинчастокрилих із надродини Apoidea (Ronchetti & Polidori, 2020).

Родина сапіг (Sapygidae) не велика й налічує біля 80 видів з 12 родів (Aguilar et al., 2013; Bitsch, 2017). До родини входить дві підродини: Sapyginae, широко поширені по всьому світу, крім Австралії, і Fedtschenkiinae, з диз'юнктивним давньоперсидсько-сонорським ареалом (Brothers & Finnermore, 1993; Казенас & Милько, 2007). Статевий диморфізм виражений слабо, самці можуть мати більш розвинений кольоровий малюнок на тілі. Всі представники родини є клептопаразитами бджіл із родин Apidae та Megachilidae або ектопаразитоїдами личинок евменін (Eumeninae) (Bohart & Schuster, 1972; Bitsch, 2017).

Родина сколій (Scoliidae) налічує 560 видів з 143 родів, що належать до двох підродин: Proscoliinae і Scoliinae (Osten, 2005; Aguilar et al., 2013). Поширені всесвітньо. Статевий диморфізм, переважно, виражений у розмірі голови, яка у

самки крупніша ніж у самця. Личинки є ектопаразитоїдами личинок пластинчастовусих жуків (Scarabaeoidea) (Штейнберг, 1962).

Родина тифій (Tiphiidae) налічувала близько 2000 видів зі 120 родів, що належали до семи підродин (Aguilar et al., 2013), проте, на даний момент, завдяки молекулярним дослідженням, в родині залишають лише дві підродини: Brachycistidinae та Tiphiinae, інші підродини виділяють в окрему родину Thynnidae (Pilgrim et al., 2008; Branstetter et al., 2017, Peters et al., 2017). Поширені всесвітньо. Личинки розвиваються на личинках пластинчастовусих жуків (Scarabaeoidea) та жуків-чорнотілок (Tenebrionidae) (Berberet & Helms, 1970; Reding & Klein, 2001; Rogers & Potter, 2004; Vlug, 2011; Borowiec & Kimsey, 2015).

Родина складчатокрылих ос (Vespidae) включає майже 5000 видів із 268 родів (Aguilar et al., 2013). Представники цієї родини поширені по всьому світу. Статевий диморфізм проявляється слабо. До родини входить 8 підродин, які відрізняються за гніздовою поведінкою: представники Euparagiinae, Eumeninae та Zethinae є поодинокими осами та вигодовують личинок паралізованими личинками інших комах; осі з підродин Gayellinae і Masarinae також ведуть поодинокий спосіб життя, але їх личинки розвиваються на суміші пилку з нектаром; до підродин Stenogastrinae, Polistinae та Vespinae належать соціальні види, які прогресивно вигодовують своїх личинок іншими комахами (Trostle & Torchio, 1986; Brothers & Finnamore, 1993; Piekarski et al., 2018).

1.2. Філогенія жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata)

Вперше філогенетичне дерево перетинчастокрилих (Hymenoptera) було представлено в роботі Вільяма Ашміда (Ashmead, 1896) (рис. 1.2.1 А). За уявленнями автора, дорожні осі (Pompilidae) походять від сапіг (Sapygidae) і самі є «предками» для риючих ос (Sphecidae), тоді як мурахи (Formicidae) відгалужуються від немок (Mutillidae).

Карл Борнер (Börner, 1919) вважав, що до жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) не входять родини ос-бліскіток (Chrysididae) та бетилід (Bethyidae), а самі жалоносні поділяються на чотири надродини: Formicina, Apidina, Sphegida та Vespina. Родину Pompilidae разом з родинами Bembecidae, Crabronidae та Sphegidae автор об'єднував у надродину Sphegida. З іншого боку родини Mutillidae та Sapygidae з родинами Formicidae, Tiphiidae, Thynnidae і Scoliidae об'єднані у надродину Formicina (рис. 1.2.1 Б).

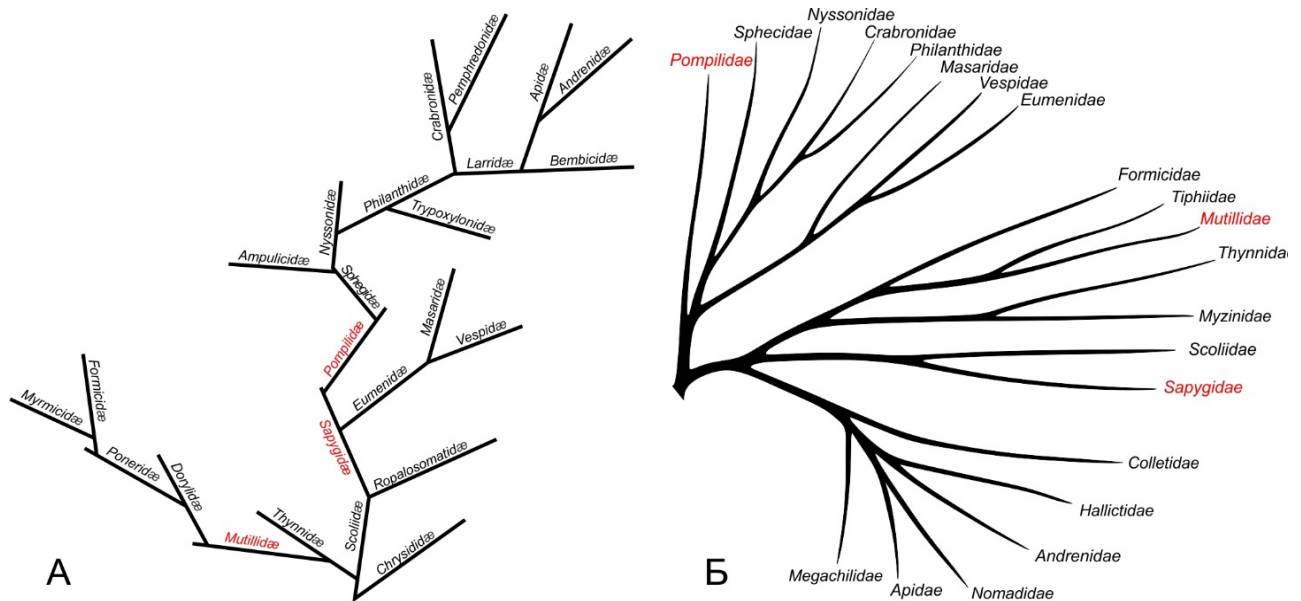


Рис. 1.2.1. Модифіковані частини філогенетичних дерев (лише Aculeata).

А – за Ashmead, 1896; Б – за Börner, 1919.

Першою фундаментальною роботою по філогенії Aculeata є робота Деніса Бразерса (Brothers, 1975). В ній було вибрано 92 характеристики (переважно морфологічні), за якими проаналізовано взаємозв'язки між родинами. Автор реорганізував родини жалоносних перетинчастокрилих до 3-х надродин: Bethyloidea, Sphecoidea (сучасні Chrysidoidea і Apoidea) та Vespoidea. Надродина Vespoidea за Бразерсом включає представників надродин Formicoidea, Pompiloidea, Scoliidea, Tiphiidea, Thynnoidea та Vespoidea в їх сучасному вигляді. Немки (Mutillidae) та сапіги (Sapygidae) розглядаються як сестринські групи, так само як і дорожні оси (Pompilidae) з ропалосоматидами (Rhopalosomatidae) (рис. 1.2.2 А). Ебергард Кенігсман в своїй роботі (Königsmann, 1978) проаналізував дані, опубліковані іншими дослідниками, та

врешті погодився з філогенетичною схемою Д. Бразерса (1975) з деякими мінімальними відмінностями.

Деніс Бразерс та Джеймс Карпентер (Brothers & Carpenter, 1993) проаналізували 219 варіативних ознак для жалоносних перетинчастокрилих та побудували кладограму, в якій родина дорожніх ос (Pompilidae) є сестринською для клади з родин немок (Mutillidae) та сапіг (Sapygidae) і всі разом формують сестринську кладу до родини тифій (Tiphiidae). Проте надродина Pompiloidea не була виокремлена з надродини Vespoidea (рис. 1.2.3). Але в наступній своїй роботі Д. Бразерс (Brothers, 1999) знову об'єднує родину дорожніх ос із родиною ропалосоматид в один кластер, тоді як кластер родин немок та сапіг залишає сестринським до родини тифій.

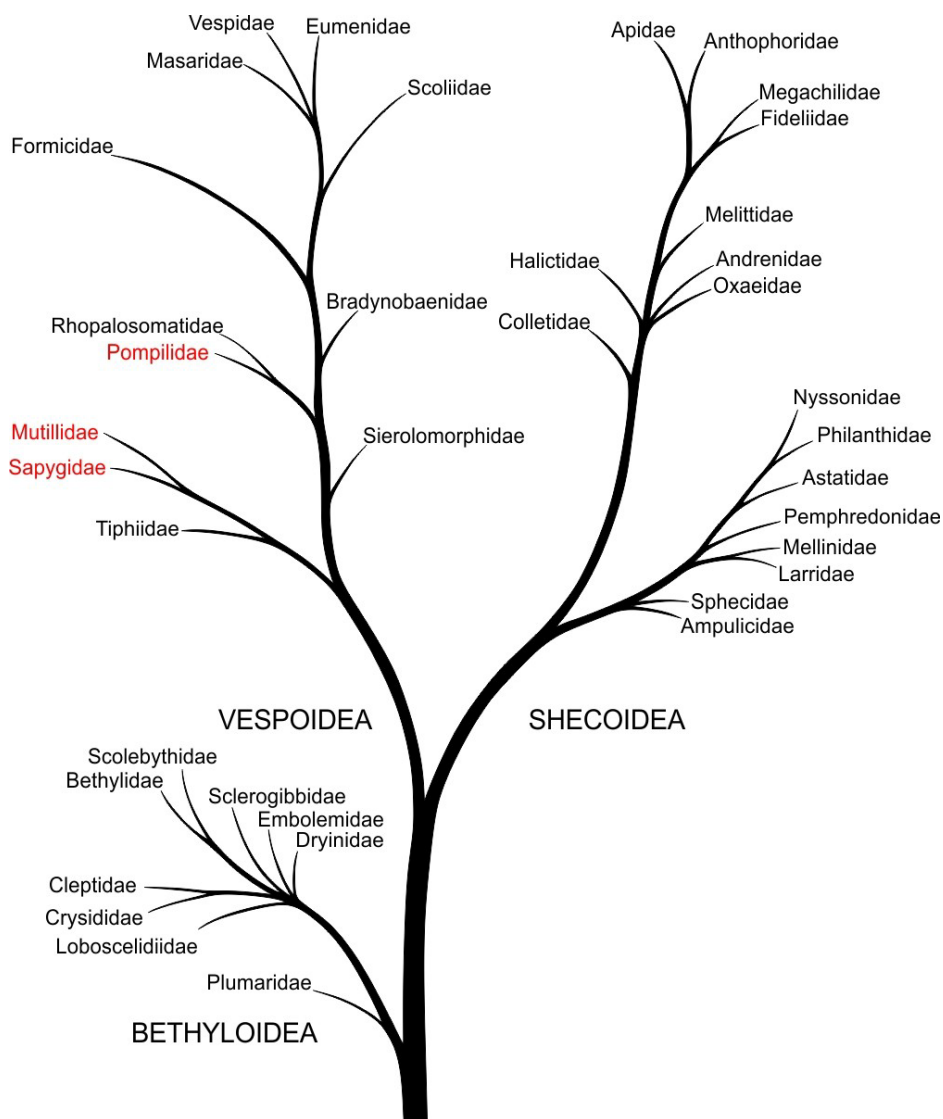


Рис. 1.2.2. Філогенетичне дерево жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) (Brothers, 1975).

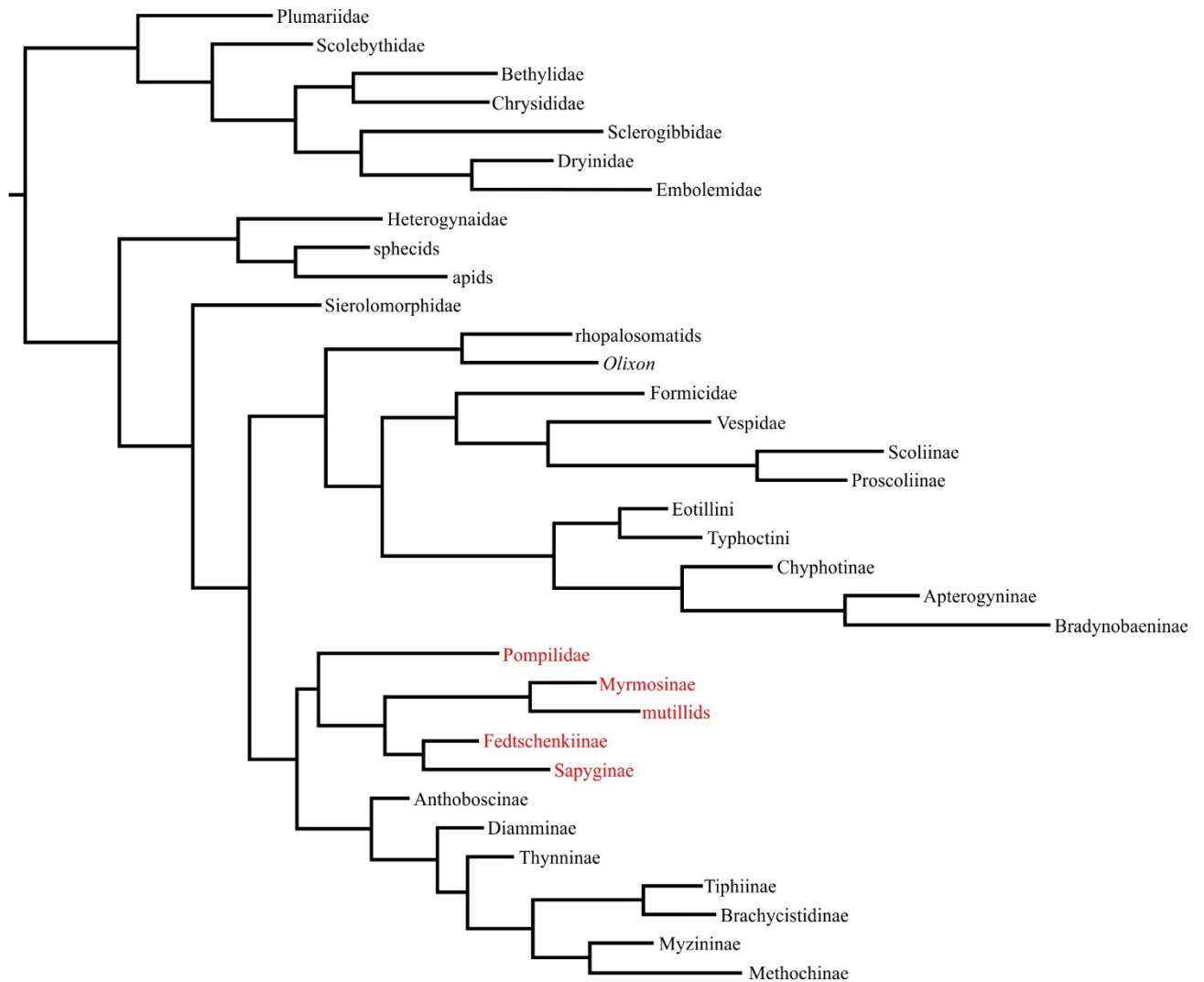


Рис. 1.2.3. Зведена кладограма аналізу Aculeata (Brothers & Carpenter, 1993).

Шон Брейді зі співавторами (Brady et al., 2006) в своїх дослідженнях по мурах (Formicidae) використовували молекулярні дані представників 10 зовнішніх груп жалоносних перетинчастокрилих. В побудованій за цими даними кладограмі дорожні осі (Pompilidae) з немками (Mutillidae) та сапігами (Sapygidae) утворюють окрему кладу, сестринську кладі тифій (Tiphidae) та хифотід (Chyphotidae).

Ерік Пілгрім із співавторами (Pilgrim et al., 2008) вперше використали молекулярні дані для побудови філогенетичних кладограм надродини веспоїдних ос (Vespoidea) та співставили їх із даними Д. Бразерса та Дж. Карпентера (Brothers & Carpenter, 1993) (рис. 1.2.4). Саме в цій роботі доведено парафілію надродини Vespoidea та вперше виділено надродину Pompiloidea в її

сучасному складі: дорожні оси (Pompilidae), сапіги (Sapygidae), немки (Mutillidae) та мірмози (Myrmosidae) (як окрему від немок родину).

В дослідженнях останніх років (Debevec et al., 2012, Branstetter et al., 2017, Peters et al., 2017) щодо еволюції перетинчастокрилих з використанням молекулярних даних, склад надродини Pompiloidea не змінився. За цими даними, надродина є сестринською для кластеру надродин Thynnoidea та Tiphioidae.

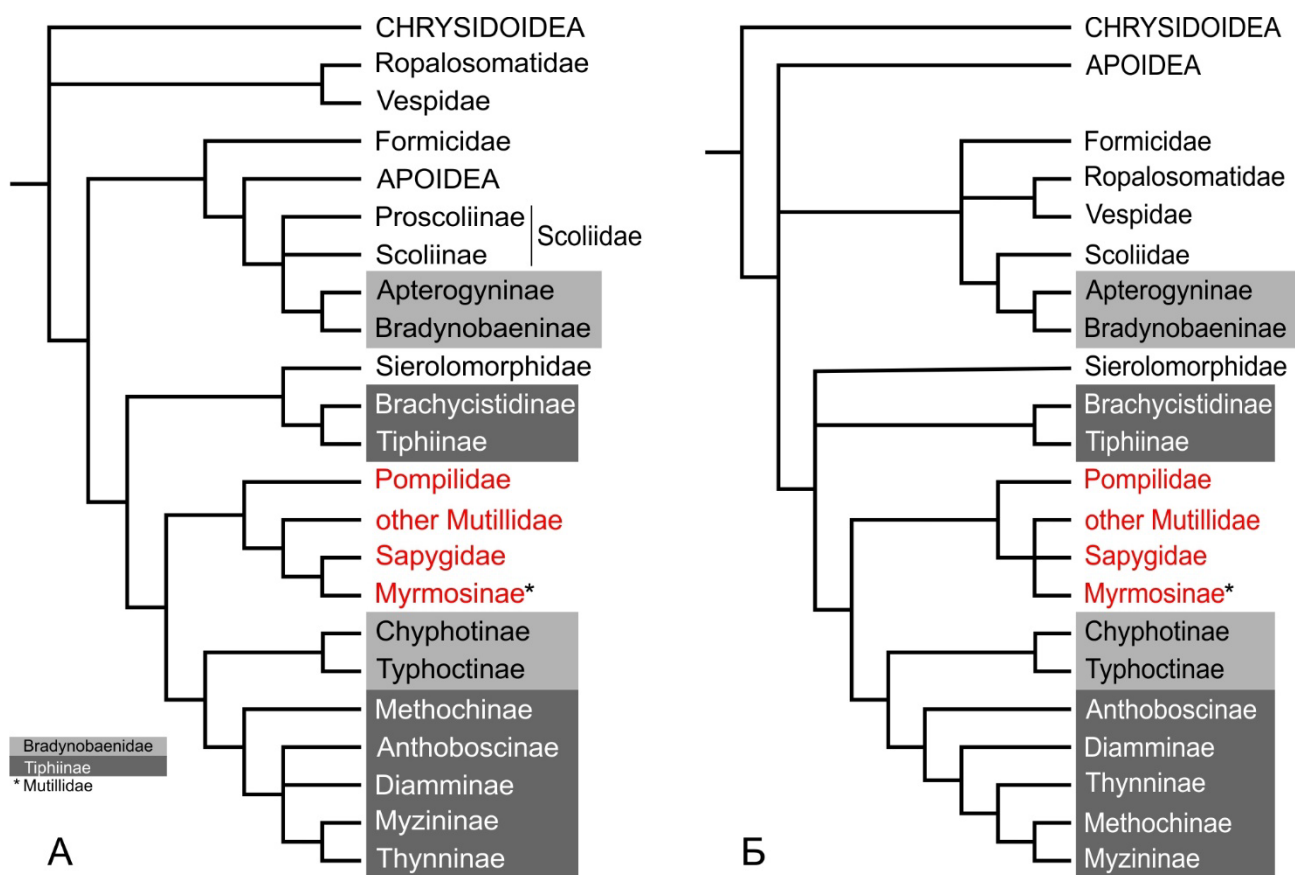


Рис. 1.2.4. Зведені кладограми байєсівського аналізу (Pilgrim et al., 2008).

А – молекулярні дані; Б – об'єднані молекулярні та морфологічні дані.

1.2.1. Філогенія родини Pompilidae Fabricius, 1798

Розділення родини Pompilidae на підродини одним із перших запропонував Олдржих Шустера (Šustera, 1912). Він розділив родину на 3 підродини: Ceratopalinae (=Ceropalinae), Pepsinae та Pompilinae. Пізніше Герман Хаупт (Haupt, 1929, 1930) виділив 8 підродин: Ceropalinae, Claveliinae, Homonotinae, Macromerinae, Notocyphinae, Pedinaspiniae, Pepsinae та Psammocharinae. Однак першим системним дослідженням філогенії дорожніх ос була робота Акіри

Шимізу (Shimizu, 1994). На основі розподілу 54 морфологічних ознак серед 78 родів було виокремлено 6 підродин з наступними родинними зв'язками: Ceropalinae + (Notocyphinae + (Ctenocerinae + Eripompilinae + Pepsinae + Pompilinae)). Джеймс Піттс із співавторами (Pitts et al., 2006), проаналізувавши дані А. Шимізу (Shimizu, 1994) за допомогою комп'ютерних програм, а також додавши до них ще 23 ознаки та розширивши кількість родів до 82, запропонували розділити родину лише на 4 підродини: Ceropalinae + (Pepsinae + (Ctenocerinae + Pompilinae)) (рис. 1.2.5 А). Останньою, на даний час, роботою з філогенії дорожніх ос є дослідження Сесілії Вайчерт зі співавторами (Waichert et al., 2015). Проаналізувавши молекулярні дані 150 видів з 74 родів, автори виділили 5 підродин з такими зв'язками: Ctenocerinae + [(Ceropalinae + Notocyphinae) + (Pepsinae + Pompilinae)] (рис. 1.2.5 Б).

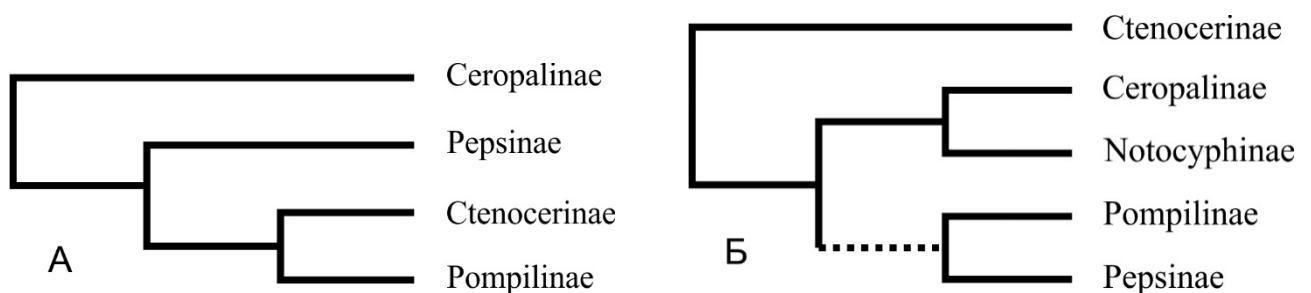


Рис. 1.2.5. Кладограми зв'язків між підродинами дорожніх ос (Pompilidae).

А – за Pitts et al., 2006; Б – за Waichert et al., 2015.

1.2.2. Філогенія родини Mutillidae Latreille, 1802

На ранніх етапах досліджень деякі систематики відносили до немок представників інших родин через подібну будову тіла. Так, наприклад, Ернест Андре (André, 1903) включав до родини немок, в ранзі підродин, аптерогін (Apterogyninae), метох (Methochinae), федченкій (Fedtschenkiinae) та мірмоз (Myrmosinae), а немок, у сучасному розумінні, виділяв в підродину Mutillinae. На даний момент всі ці підродини належать до окремих родин.

Деніс Бразерс (Brothers, 1975) проаналізував 43 морфологічні ознаки та запропонував розділити родину на 7 підродин: Myrmosinae, Pseudophotopsidinae, Ticoplinae, Rhopalomutillinae, Sphaerophthalminae, Myrmillinae та Mutillinae. Але в

подальших дослідженнях (Pilgrim et al., 2008, Branstetter et al., 2017, Peters et al., 2017), в яких використовувались молекулярні дані, мірмози були виділені в окрему родину Myrmosidae.

Деніс Бразерс та Аркадій Лелей (Brothers & Lelej, 2017) виказали сумніви щодо результатів стосовно виділення мірмоз в окрему родину. Вони провели власне філогенетичне дослідження, в якому було проаналізовано 253 види самок та 260 видів самців по 230 морфологічним ознакам. За результатами дослідження було виділено 8 підродин.

Останнім, на даний час, дослідженням філогенії цієї групи є робота Джорджа Уолдрена зі співавторами (Waldren et al., 2023), в якій використовується молекулярний аналіз 141 виду немок (включаючи мірмоз) та 52 видів із зовнішніх груп. В результаті цього аналізу мірмози (Myrmosidae) відновлені в статусі родини, а немок розділено на 8 підродин (рис. 1.2.6 Б).

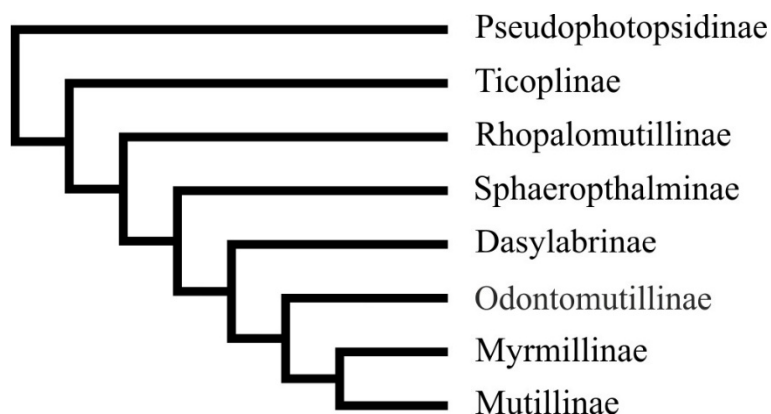


Рис. 1.2.6. Кладограма зв'язків між підродинами немок (Mutillidae) (Waldren et al., 2023).

1.2.3. Філогенія родини Myrmosidae Fox, 1894

Мірмози були виділені в ранзі триби немок Вільямом Фоксом (Fox, 1894), до яких він відносив і метох (Methochinae). Вперше, у якості родини, були виділені з родини немок (Mutillidae) Вільямом Ашмідом (Ashmead, 1899, 1903), але він включив до них роди, які зараз належать до інших родин (Bradinobaenidae, Chyphotidae, Tiphiidae, Thynnidae і навіть Mutillidae). Проте найчастіше мірмоз відносили в ранзі підродини до немок (Fox, 1894; André, 1903; Bischoff, 1920; Brothers, 1975; Brothers & Lelej, 2017; Ronchetti & Polidori,

2020) або навіть до родини тифій (Tiphidae) (Krombein, 1939). Лише на основі молекулярних досліджень (Pilgrim et al., 2008; Debevec et al., 2012; Branstetter et al., 2017; Waldren et al., 2023) мірмоз відновлено в статусі родини.

На даний час, родина мірмоз поділяється на дві підродини: Myrmosinae та Kudakrumiinae (Waldren et al., 2023). Підродина Kudakrumiinae спочатку була виділена окремо від мірмоз, як підродина немок, але пізніше була віднесена до підродини Myrmosinae в ранзі триби (Brothers & Lelej, 2017).

1.2.4. Філогенія родини Sapygidae Latreille, 1810

В родині виділяють дві підродини: Sapyginae та Fedtschenkiinae (Brothers & Carpenter, 1993). Підродина Fedtschenkiinae добавлена до сапіг Честером Бредлі (Bradley, 1955), до нього її або відносили до інших родин [наприклад, до Mutillidae (André, 1903)], або виділяли в окрему родину (Тобиас, 1965).

1.3. Особливості екології досліджених груп жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata)

Екологію (а саме поведінку) деяких видів ос одним із перших детально описав Жан-Анрі Фабр (Fabre, 1879, 1882, 1886, 1891, 1903). Наступними подібними екологічними дослідженнями були роботи Чарльза Фертона (Ferton, 1890, 1897, 1901, 1902, 1905, 1908, 1909, 1910, 1911, 1914), Джорджа та Елізабет Пекхем (Peckham G. & Peckham E., 1898), Філа та Неллі Рау (Rau P. & Rau N., 1918), Готфріда Адлерца (Adlerz, 1903, 1906, 1910, 1912), а також серії робіт Бруно Бонеллі (наприклад, Bonelli, 1969) та Гвідо Гранді (наприклад, Grandi, 1936), кожна з яких налічує понад 30 публікацій. Ці дослідження детально описують поведінку певних видів ос при побудові гнізда та його провіантуванні, а також, в деяких випадках, й розвиток комахи від яйця до імаго. Цінну інформацію, щодо екології, також дають дослідження заселення штучних гніздових конструкцій (наприклад, Krombein, 1967; Barthélémy, 2012; та інші). Говард Еванс присвятив свої дослідження еволюції механізмів транспортування

здобичі та виділив 7 його типів: 3 типи за допомогою мандибул, 2 типи за допомогою ніг і 2 типи за допомогою жала (Evans, 1962). В наступній роботі він зібрав та проаналізував дослідження поведінки у одиночних ос, проведені іншими авторами (Evans, 1966).

Крім самого опису поведінки одиночних ос її класифікують по різним критеріям. Прикладом найпростішого екологічного поділу є розділення ос на тих, що не будують гнізда, та тих, що їх будують (Bischoff, 1927). Куніо Івата (Iwata, 1942) вперше почав використовувати поведінкові формули, в яких поведінкові послідовності мали свої символи: I (instruere) – підготовка гнізда, V (venari) – пошук здобичі, P (pungere) – паралізація здобичі, T (transferre) – транспортування здобичі, O (ovum parere) – відкладання яйця та C (claudere) – закриття комірки. Таким чином, поведінку певного виду можна записати простою формулою. Вільям Брістоу (Bristowe, 1948) наводить екологічні відмінності в алгоритмах дій для трьох родин перетинчастокрилих, пов'язаних з будуванням гнізда, полюванням на здобич та відкладанням яйця (табл. 1.3.1).

Таблиця 1.3.1 Відмінності гніздової поведінки у трьох родин жалоносних перетинчастокрилих за В. Брістоу (Bristowe, 1948)

Pompilidae:	(1) полювання	(2) будування гнізда	(3) відкладка яйця
Sphecidae:	(1) будування гнізда	(2) полювання	(3) відкладка яйця
Eumenidae:	(1) будування гнізда	(2) відкладка яйця	(3) полювання

Сергій Малишев (Малышев, 1966) в своєму дослідженні розглядає еволюцію поведінки перетинчастокрилих. Жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) він розділив на три групи (одиначні оси, мурахи та бджоли), для яких виокремив еволюційні фази гніздової поведінки. Для одиночних ос таких фаз він виділив 7:

- бетилоїдна фаза –одиначні оси, які не будують власного гнізда; родини Sapygidae, Chrysididae, Cleptidae, Mutillidae, Tiphiidae, Thynnidae, Bethyidae, Dryinidae, Rhopalosomatidae, а також сюди відносить і деякі окремі види з інших

родин, наприклад *Larra anathema* (Rossi, 1790) (Crabronidae) та *Homonotus sanguinolentus* (Fabricius, 1793) (Pompilidae);

- помпілоїдна фаза – одиночні осі, для яких характерно спочатку полювання на здобич, а потім транспортування її до сховку (вирита комірка, шпарина чи щось подібне), також головною умовою є заготівля лише однієї особини здобичі для розвитку личинки; родини Scoliidae, переважна більшість Pompilidae, Ampulicidae, а також деякі представники інших родин, як, наприклад, *Palmodes occitanicus* (Lepeletier & Audinet-Serville, 1828) (Sphecidae) та *Epyris extraneus* Bridwell, 1917 (Bethylidae);

- сфекоїдна фаза – для осі характерно спочатку будування гнізда (комірки), а потім полювання на здобич, і заготівля лише однієї особини здобичі для розвитку личинки; родина Sphecidae, а серед представників інших родин, наприклад, *Dolichurus corniculus* (Spinola, 1807) (Ampulicidae) та *Auplopus carbonarius* (Scopoli, 1763) (Pompilidae);

- краброноїдна фаза – для осі також характерно спочатку побудова гнізда (комірки) і потім його провіантування, але для розвитку однієї личинки запасається декілька особин паралізованої здобичі; переважна більшість родини Crabronidae, а також деякі інші осі, наприклад *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) (Sphecidae);

- бембексоїдна фаза – схожа на попередню, але личинка прогресивно провіантується вбитою здобиччю; представники родини Crabronidae, наприклад, *Bembix rostrata* (Linnaeus, 1758);

- монедулоїдна фаза – для одиночних осі характерно яйцекладіння у вже побудовану комірку перед початком її провіантування; підродина Eumeninae та деякі представники родини Crabronidae;

- веспоїдна фаза – схожа на попередню, але провіантування відбувається прогресивно, по мірі росту личинки; підродина Polistinae, Stenogastrinae та Vespinae родини Vespidae.

Крім того, клептопаразитичні види також можна поділити на певні типи за поведінкою. Так серед клептопаразитичних видів дорожніх ос є два типи

поведінки. До першого типу поведінки належать оси, які активно шукають щойно закриті комірочки інших помпелід з паралізованим павуком. Характерною особливістю є те, що самка оси сама знищує яйце іншої дорожньої оси і залишає в комірці своє. До іншого типу належали оси, які відкладають своє яйце в легеню паралізованого павука під час його транспортування іншою дорожньою осю. Характерною особливістю є знищення яйця оси-хазяїна личинкою клептопаразита (Shimizu, 2000; Shimizu et al., 2023).

1.3.1. Екологічні особливості дорожніх ос (Pompilidae)

Личинки дорожніх ос розвиваються виключно на павуках. На одному павуку розвивається лише одна личинка, і, зазвичай, самки оси вибирають павуків співрозмірних до себе (Richards & Hamm, 1939; Evans, 1953). Гніздова поведінка більшості видів помпелід на даний час залишається не дослідженою. Однак окремі види досить добре досліджені (Richards & Hamm, 1939; Day, 1981; Gros, 1982, 1983a, 1983b, 1994, 1997, 2004, 2008; Gros & Wahis, 2002; Herrmann, 2006; Sorg et al., 2009). Сам процес полювання на павука у дорожніх ос більш менш подібний. Однак місця ужалення при паралізації відрізняються в різних видів помпелід. Едгард Грос (Gros, 2013) описав три різних способи ужалення павука: 1) в область хеліцер (характерно для *Agenioideus (Mimochares) coronatus* (Nouvel & Ribaut, 1958)), 2) в область хеліцер та зрідка ще й під просому, як правило, між тазиками 2 і 3 ніг (роди *Cryptocheilus* і *Priocnemis*), 3) під просому між тазиками ніг і зрідка додатково в область хеліцер (більшість видів дорожніх ос).

Відмінності також є в алгоритмі гніздової поведінки, пов'язаної з будівництвом гнізда та його провіантуванням. Так, як було сказано вище, С. Малишев (Мальшев, 1966) більшість видів дорожніх ос відніс до помпеліодної фази, для якої характерно будівництво гнізда після полювання на здобич. Проте деякі види він відніс і до бетиліодної фази, коли гніздо не будується взагалі, і до сфекоїдної фази, коли будівництво гнізда передують полюванню за здобиччю.

Е. Грос (Gros, 2013) розділяє дорожніх ос на вісім поведінкових типів, які більш детально відображають етапи гніздової поведінки:

- полювання → відкладання яйця. При такому типі поведінки паралізація є тимчасовою, і личинка розвивається як ектопаразитоїд койнобіонт. Серед європейських видів цей тип описаний для *A. coronatus* та, можливо, характерний для *Arachnospila (Anoplochaeres) minutula* (Dahlbom, 1842).

- полювання → розміщення в комірці (лігво павука) → відкладання яйця → закриття. Самка ос не будує гнізда, а використовує нірку павука. Характерний для родів *Anospilus*, *Aporus* та *Entomobora*.

- полювання → транспортування → будівництво гнізда → відкладання яйця → закриття гнізда. Характерний для більшості видів дорожніх ос.

- будівництво гнізда → полювання → транспортування → будівництво комірки → відкладання яйця → закриття комірки. Гніздо складається з багатьох комірок (дуже рідко з однієї). Характерний для видів роду *Priocnemis*.

- будівництво гнізда → будівництво комірки → полювання → транспортування → відкладання яйця → закриття комірки. Гніздо складається з багатьох комірок. Характерний для роду *Cryptocheilus*.

- будівництво гнізда → полювання → транспортування → відкладання яйця → закриття. Самка ос будує окремі глиняні глечики, в яких і розвиваються личинки. Серед європейських видів цей тип поведінки притаманний роду *Auplopus*.

- полювання (грабіж) → відкладання яйця → закриття. Характерний для більшості клептопаразитичних видів помпілід, таких як представники роду *Evagetes*.

- полювання (грабіж) → відкладання яйця. Характерно для представників клептопаразитичної підродини Ceropalinae.

Клептопаразитичні види не полюють по справжньому, жало не використовується для паралізації здобичі, а лише шукають вже паралізованих павуків іншими видами помпілід. Їх гніздову поведінку розділяють на два типи (Evans, 1953; Shimizu, 2000; Shimizu et al., 2023). Перший тип представлений

родом *Evagetes* (Pompilinae). Самка оси-клептопаразита бігає по поверхні ґрунту, стукаючи по ньому своїми вусиками. Знайшовши гніздо, свіжопровіантоване іншим видом, проникає в нього (викопуючи новий прохід), знищує яйце іншого виду, відкладає власне на павука, а потім залишає гніздо більш-менш закритим.

Другий тип характерний для роду *Ceropales* (Ceropalinae). Самка церопала шукає іншу дорожню осу, яка транспортує павука до гнізда. В момент, коли оса-хазяїн залишає павука, щоб навідатись до гнізда, яйце відкладається в легеню павука, де його не буде знайдено та пошкоджено під час транспортування. Личинка церопала з'являється першою та знищує яйце оси-хазяїна (Evans, 1953; Shimizu, 2000; Gros, 2013).

1.3.2. Екологічні особливості немок (Mutillidae)

Личинки немок розвиваються як ектопаразитоїди на передлялечках або лялечках інших комах (Brothers, 1972). Зареєстроване коло хазяїв включає передлялечки або лялечки багатьох жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) (Mickel, 1928; Brothers, 1972, 1989; Ronchetti & Polidori, 2020), пупарії мух [Diptera: Glossinidae, Rhinophoridae, Syrphidae, Tachinidae, Tephritidae (Mickel, 1928; Amini et al., 2014)], лялечки метеликів [Lepidoptera: Limacodidae (Brothers, 1989)] та лялечки жуків [Coleoptera: Chrysomelidae (Brothers, 1989)]. Паразитовання на оотеках тарганів (Blattoptera: Polyphagidae) не є підтвердженим. Зокрема, Кларенс Мікель, вказавши, що три самці *Odontophotopsis eubule* Cameron, 1896 вийшли з оотек таргана *Arenivaga genitalis* Caudell, 1918, припустив, що хазяїном була лялечка еванії *Evaniella neomexicana* (Ashmead, 1901) (Evaniidae) в оотеці (Mickel, 1974). Проте основною вимогою для паразитування є те, що атакована стадія повинна бути в якійсь «упаковці» з жорсткими стінками, і відповідати такому розміру, щоб дозволити повний розвиток паразитоїда (Brothers, 1989). Однак через приховану поведінку і труднощі з вирощуванням у лабораторії більшість інформації про етологію та екологію цих ос надходить як побічний результат, отриманий при вивченні

біології їх хазяїв. Загалом, хазяї відомі лише для 2-3% видів немок (Ronchetti & Polidori, 2020).

При пошуку гнізда хазяїна безкрилі самки швидко бігають, постукуючи вусиками по поверхні ґрунту та досліджуючи нерівності й особливо маленькі отвори. Проникають здебільшого в гнізда, які не охороняються. Після успішного проникнення самка знаходить закриті комірки та харчується однією або кількома передлялечками або лялечками хазяїна. Яйце відкладається в будь-якому місці комірки, що містить лялечку або личинку, яка закінчила живитися. Після відкладання яйця комірка ретельно закривається (Brothers, 1972). Описується, що самка немки перед цим жалить лялечку хазяїна (можливо для зупинки розвитку), але передлялечки залишаються неужаленими та плетуть кокон самостійно (Mickel, 1928; Brothers, 1972).

1.3.3. Екологічні особливості мірмоз (Myrmosidae)

Нам відома лише невелика кількість робіт, присвячених дослідженню поведінки мірмоз. Личинки мірмоз також розвиваються як ектопаразитоїди на передлялечках або лялечках, але серед хазяїв зареєстровано лише представників надродина Apoidea (Brothers, 1978; Ronchetti & Polidori, 2020).

Пошук гнізда хазяїна відбувається ідентично немкам. Самки, швидко рухаючись по поверхні ґрунту, досліджують різноманітні нерівності та невеликі отвори. Вже в гнізді, перед відкладкою яйця, мірмоза також живиться передлялечками або лялечками. Яйця, ймовірно, відкладаються в комірки, що містять лялечку або личинку, яка закінчила живитися. Після відкладання яйця комірка закривається (Brothers, 1978).

1.3.4. Екологічні особливості сапіг (Sapygidae)

Сапіги з підродина Sapyginae є клептопаразитами бджіл родин Apidae, Colletidae та Megachilidae (Hallett, 1920; Linsley, 1944; Hurd & Moure, 1961; Münster-Swendsen & Calabuig, 2000; Rozen & Kamel, 2009; Bitsch, 2017). Екологія федченкій (Fedtschenkiinae) вивчена недостатньо, лише для *Fedtschenkia*

anthracina (Ashmead, 1898) відмічене паразитування, як ектопаразитоїда, на личинках одиночної складчастокрилої оси *Pterochaetus trichogaster* Bohart, 1940 (Eumeninae) (Bohart & Schuster, 1972). Яйце відкладається або в закриту комірку, просвердлюючи перетинку (van Lith, 1957; Torchio, 1972; Münster-Swendsen & Calabuig, 2000; Minckley & Danforth, 2019), або в не закриту, провіантування якої вже завершено (Westrich, 1983; van Breugel, 2014; Yan et al., 2022).

Самки трапляються в місцях гніздування їх хазяїв, зазвичай очікуючи їх біля гнізда. Час від часу вони інспектують за допомогою вусиків комірку. Коли провіантування комірки хазяїном завершено, сапіга проникає заднім кінцем черевця до гнізда, після чого відбувається відкладання яйця (Westrich, 1983; van Breugel, 2014).

1.4. Морфологічні дослідження апарату жала у перетинчастокрилих (Hymenoptera)

Апарат жала перетинчастокрилих є модифікованим яйцекладом та складається з восьмого і дев'ятого тергумів черевця, парних 1-го і 2-го вальвіферів, а також трьох пар стулок (Snodgrass, 1933; Oeser, 1961; Kugler, 1978) (рис. 1.4.1).

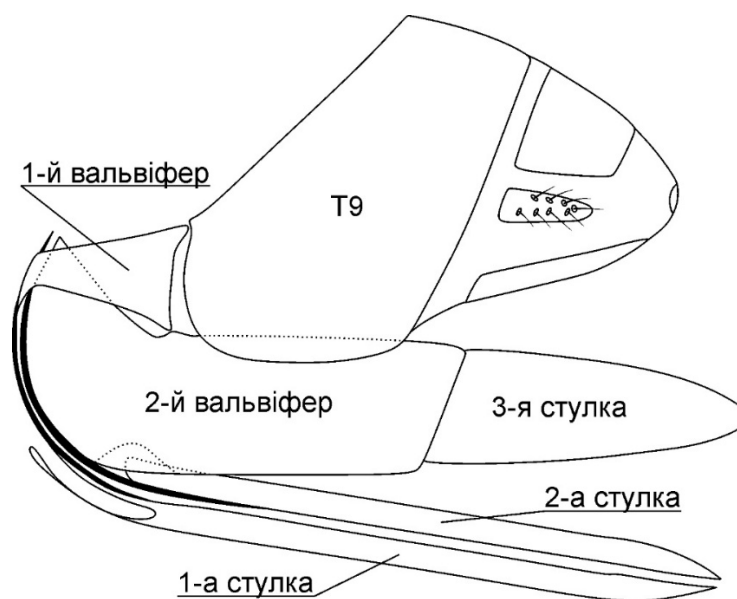


Рис. 1.4.1. Схема загальної будови яйцеклада перетинчастокрилих, латеральна проекція (без VIII тергума) (Oeser, 1961).

Вперше морфологія апарату жала була досліджена у медоносної бджоли *Apis mellifera* Linneus, 1758 (Cheshire, 1886; Arnhart, 1905; Snodgrass, 1910). Пізніше Роберт Снодграсс (Snodgrass, 1933) дослідив морфологію черевця комах, серед яких були і представники перетинчастокрилих (Tenthredinidae: *Pteronidea ribesii* (Scopoli, 1763), Braconidae: *Atanycolus rugosiventris* Ashmead, 1889 та Ichneumonidae: *Megarhyssa atrata* (Fabricius, 1781)). А також більш детально описав склерити та м'язову систему апарату жала медоносної бджоли (*A. mellifera* L.) і показав основні рухи жала під час ужалення. Крім цього ним виділено десять основних ознак будови яйцеклада, характерних для перетинчастокрилих комах.

В своїй роботі, присвяченій порівняльній морфології яйцеклада перетинчастокрилих, Рудольф Езер (Oeser, 1961) дослідив будову яйцеклада у різних груп перетинчастокрилих. Він детально описав основні склерити та виділив плезіоморфні (по *Cephus pygmaeus* (Linnaeus, 1767)) та апоморфні (по *A. mellifera* L.) ознаки їх будови. Також в роботі подані таблиці із синонімами основних склеритів яйцекладу, які використовувались до нього різними авторами, та детально проілюстровані окремі структури у різних видів. На жаль, в публікації не вказується кількість досліджених видів.

Існує ряд праць, в яких вивчалась еволюція як яйцеклада, так і еволюція певних груп перетинчастокрилих з огляду на його будову. Так, дослідження Джеффри Скаддера (Scudder, 1961) та Едварда Сміта (Smith, 1969) стосуються походження та гомології певних структур яйцеклада у різних рядів комах включно з перетинчастокрилими. Інше дослідження Е. Сміта (Smith, 1970) пов'язане саме з еволюцією яйцеклада лише у перетинчастокрилих комах.

Морфологію яйцеклада сидячечеревних (Symphyta) досліджував Е. Сміт (Smith, 1968, 1972). В першій праці ним увага приділяється скелетним структурам галоутворюючих пильщиків роду *Euura* (Tenthredinidae) в Каліфорнії. В наступній роботі досліджувалися ще й м'язова система, сенсили та основні рухи при відкладанні яєць у представників цього ж роду. Дослідження Ларса Вільгельмсена (Vilhelmsen, 2000) присвячене вивченню скелетно-м'язової

системи у понад 40 видів із 14 родин сидячечеревних. З отриманих даних виділено 19 ознак для аналізу останніх філогенетичних гіпотез. У наступних своїх роботах (Vilhelmsen et al., 2001; Vilhelmsen, 2019) автор досліджував морфологію, механізми яйцекладіння та еволюцію яйцекладів орусид (Orussidae).

Існує велика кількість праць, присвячених вивченню морфології яйцеклада у паразитичних перетинчастокрилих. Здебільшого досліджувались досить великі за кількістю видів надродини, такі як: Chalcidoidea (King P., 1962; King P. & Copland, 1969; Copland & King P., 1972a, 1972b; Copland et al., 1973; Copland, 1976), Cynipoidea (Ronquist & Nordlander, 1989; Fergusson, 1988; Buffington, 2007; Sampalla et al., 2018), Ichneumonoidea (Bender, 1943; Quicke et al., 1995; Brajković et al., 1999, 2010; Li et al., 2007; Dweck et al., 2008; Boring et al., 2009; Ahmed et al., 2013; Eggs et al., 2018; Csader et al., 2021) або Platygastroidea (Austin, 1983; Austin & Field, 1997). Значно менше робіт присвячено дослідженню морфології яйцеклада у представників невеликих за обсягом видів надродин, наприклад: Ceraphronoidea (Ernst et al., 2013), Stephanoidea (Hausl-Hofstätter & Bojar, 2016) або, навіть, у Trigonoidea (Oeser, 1962). Через широкий вибір хазяїв, яйцеклад паразитичних перетинчастокрилих може мати певні морфологічні адаптації для знаходження, ураження та відкладання яйця в тіло жертви, тому деякі роботи зосереджені на дослідженні сенсорного апарату (Le Ralec & Wajnberg, 1990; Dweck et al., 2008; Goubault et al., 2011), механізмів свердління (Quicke & Fitton, 1995; Quicke et al., 1995; Vincent & King M., 1995; Quicke et al., 1999; Kundanati & Gundiah, 2014; Cerkvenik et al., 2017) або всіх цих аспектів у певного виду (Boring et al., 2009; Shah et al., 2012). Деякі дослідження зосереджені на виявленні філогенетичних зав'язків між різними родинами за допомогою морфологічних ознак яйцеклада у різних видів (Le Ralec et al., 1996).

Хоча жалоносні перетинчастокрилі (Aculeata) є монофілетичною групою (Sharkey, 2007), вони здебільшого мають різну репродуктивну поведінку (саме пов'язану з провіантуванням наступного покоління), що є досить цікавим в плані досліджень морфології апарату жала та, в цілому, екології цих комах. Велика

кількість робіт стосується будови апарату жала мурах (Formicidae), до них можна віднести дослідження Еміля Ферстера (Foerster, 1912), Чарльза Куглера (Kugler, 1978a, 1978b, 1979, 1980) та Генрі Германа зі співавторами (Hermann, 1968b, 1968c, 1969a, 1969b; Hermann & Blum, 1966, 1967a, 1967b, 1968; Hermann et al., 1970, 1984). Також були досліджені апарати жала у хризидоїдних ос (Chrysidoidea: Barbosa et al., 2021), складчастокрилих ос (Vespidae: Silveira O. & Silveira A., 1994; Macalintal & Starr, 1996; Manzoli-Palma & Gobbi, 1997; Stetsun & Matushkina, 2020; Bissessarsingh & Starr, 2021) та представників із надродини Apoidea (Crabronidae та Sphecidae: Gonzalez & Hermann, 1985; Hermann & Gonzalez, 1986; Gadallah, 2001; Gadallah & Assery, 2004; Matushkina, 2011; Matushkina & Stetsun, 2016; Stetsun et al., 2019 і Apidae: Shing & Erickson, 1982; Packer, 2003; Perveen et al., 2012).

Генрі Герман та Майкл Дуглас (Hermann & Douglas, 1976) дослідили сенсорні системи третіх стулок у 31 виду з підряда стебельчасточеревних (Aprocrita), а Рам Гал зі співавторами (Gal et al., 2014) – сенсорний арсенал жала у *Ampulex compressa* (Fabricius, 1781). Крім скелета апарату жала та його сенсорних систем, досліджували й залози, пов'язані з ним (Callahan et al., 1959; van Marle & Piek, 1986; Billen, 1987; Cassier et al., 1994; Abdalla & da Cruz-Landim, 2001; Billen et al., 2013, 2017; Suiçmez et al., 2017).

Також будову окремих склеритів або їх частин, як окремі ознаки, використовували для побудови філогенетичних зав'язків між представниками різних родин (Robertson, 1968; Quicke et al., 1992, 1994; Vilhelmsen, 2003; Cardinal & Packer, 2007; da Silva et al., 2014). Деякі роботи присвячені дослідженню особливостей будови окремих структур апарату жала, наприклад: третіх стулок (Poore, 1974), фурки (Hermann & Chao, 1983) або наявності резиліноподібного білка в суглобах (Hermann & Willer, 1986).

1.4.1. Дослідження апарату жала дорожніх ос (Pompilidae)

У більшості відомих нам досліджень, присвячених морфології дорожніх ос, будова апарату жала розглядається досить поверхнево. Проте певні аспекти його

будови приводяться в роботах по морфології якогось виду, або в загальних дослідженнях яйцеклада чи жала.

Кеннет Салман (Salman, 1929) в своїй роботі по вивченню загальної морфології дорожньої осі *Pepsis elegans* Lepeletier, 1845 описує її апарат жала як дуже схожий на такий у медоносної бджоли (за Snodgrass, 1925) та використовує такі ж назви склеритів та їх елементів. Хоча його описи не дуже детальні, проте він вперше описав добре склеротизовану анальну арку та анальну пластинку. Восьмий тергум автор не розглядає в складі апарату жала, а лише згадує, як маленький, вузький склерит, що лежить над жалом та з'єднаний з ним мембранами. В публікації наводиться рисунок загального вигляду апарату жала, проте він не є детальним.

Рудольф Езер (Oeser, 1961) хоч і не описує загальну будову апарату жала дорожніх ос, проте при порівнянні морфології яйцекладів різних родин перетинчастокрилих наводить деякі його особливості. Він описує анальну пластинку (проктигер) як суцільний склерит, однак щетинчастий покрив якої вже виявляє тенденцію до поділу на дві частини. Автор вказує на відсутність вальвілій (valvilli) на першій стулці у помпілід та редукцію структур (pars articularis та processus articularis) базального суглоба на другому вальвіфері та другій стулці жала. Досить детальні рисунки апаратів жала надані для *Anoplius viaticus* (Linnaeus, 1758) та *Priocnemis pertubator* (Harris, 1780) (в публікації вказані як *Anoplius fuscus* (Linnaeus, 1761) та *Priocnemis fuscus* Wesmael, 1851).

В своїй роботі Деніс Пур (Poore, 1974) досліджує будову третіх стулок та наявність зубців на першій стулці у деяких представників Aculeata, серед яких і 6 видів дорожніх ос. Він вказує, що лише у помпілід проксимальний сегмент третіх стулок вдвічі перевищує довжину дистального сегмента.

В публікації Дональда Квіка зі співавторами (Quicke et al., 1994) проілюстровано поперечний зріз через жало дорожньої осі *Atopopompilus carinatus* (Radoszkowski, 1881) (зараз *Paracyphononyx carinatus*). В іншій роботі (Quicke et al., 1992) помпіліди згадуються лише як родина перетинчастокрилих без вальвілій.

Для дослідження філогенетичних зав'язків між родинами жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) Деніс Бразерс (Brothers, 1975) використав декілька ознак, пов'язаних із будовою апарату жала, серед яких: 1) восьмий тергум внутрішній, редукований, але повністю не розділений на дві частини; 2) другий вальвіфер без суглобу; 3) відсутність вальвілій; 4) друга стулка жала плавно вигнута, майже пряма, з вершиною, слабо спрямованою косо вниз.

1.4.2. Дослідження апарату жала немок (Mutillidae) і мірмоз (Myrmosidae)

Рудольф Езер (Oeser, 1961) в своїй роботі наводить лише декілька деталей будови апарату жала немки *Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787). Описуються добре розвинуті ростральний відросток і фурка, яка до того ж має розвинуті латеральні руки, та двосегментні треті стулки. На рисунках зображено основу жала з фуркою, а також другий вальвіфер, але без третіх стулок.

Першим детальним дослідженням апарату жала немки (*Dasymutilla occidentalis* (Linnaeus, 1758)) є робота Генрі Германа (Hermann, 1968a). Крім детального опису будови всіх склеритів, також досліджувалися м'язова система, залози та розташування сенсил. В роботі обговорюється роль третіх стулок, як сенсорного органу та спрямовувачів для жала, і показана роль фурки під час ужалення. Також автор виказав припущення щодо функціонального значення м'язів та запропонував теорію виникнення спірального жала у немок. В публікації наведені детальні рисунки склеритів апарату жала та їх взаємодії під час рухів жала.

В іншому дослідженні Генрі Герман (Hermann, 1975) порівняв апарат жала *D. occidentalis* (L.) з таким у *Typhoctes peculiaris* (Cresson, 1875). Хоча він і вказує *T. peculiaris* (Cresson) як примітивну немку, на даний момент цей вид належить до окремої родини Chyphotidae (Pilgrim et al., 2008). В світлі сучасних уявлень про філогенію акулеат, не дивно, що автор вказує на суттєві відмінності в будові апаратів жала цих комах.

Дональд Квік зі співавторами (Quicke et al., 1994) в своїй публікації проілюстрували поперечний зріз через жало немки *Dolichomutilla* sp.

Деніс Бразерс (Brothers, 1975) поєднував мірмоз із немками в одну родину Mutillidae, відзначаючи для них спільні характеристики будови апарату жала: 1) восьмий тергум внутрішній, редукований, але повністю не розділений на дві частини; 2) другий вальвіфер без суглобу; 3) присутні вальвілії; 4) друга стулка жала значно вигнута, особливо базально, з вершиною, спрямованою вниз.

1.4.3. Дослідження апарату жала сапіг (Sapygidae)

Нам не відомі дослідження морфології апарату жала сапіг. Лише в окремих працях наводяться описи деяких структур, які входять до апарату жала цих комах.

Рудольф Езер (Oeser, 1961) описав добре розвинуті ростральний відросток та фурку у *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781). Також він вказує на відсутність вальвілій (valvilli) на першій стулці, чітко розділені на два сегмента треті стулки та акцентує увагу на наявності зазубрин на дорзальній стороні другої стулки жала. Проілюстровано перший і другий вальвіфери та жало з фуркою.

Владимир Тобіас (Тобиас, 1965) в дослідженні родини Fedtschenkiidae, в яку він виділяв рід *Fedtschenkia*, проілюстрував апарати жала двох середньоазійських видів федченкій, а саме *F. grossa* de Saussure, 1880 та *F. indigotea* Rodozskowski, 1886. Також він описав спільні з іншими сапігами особливості будови апарату жала та відмінності між ними. Серед спільних особливостей будови ним вказано (з посиланням на роботу Oeser, 1961) сильно розвинену фурку, сегментацію третіх стулок та відсутність вальвілій. З відмінностей наведено відсутність сенсил на третіх стулках у сапіг та їх присутність у федченкій, а також зазубреність другої стулки жала сапіг, крім роду *Sapygina*.

В публікації Дональда Квіка зі співавторами (Quicke et al., 1994) проілюстровано поперечний зріз через жало сапіги (*Sapyga martinii* Smith, 1855). В іншій роботі (Quicke et al., 1992) відмічається лише відсутність вальвілій для родини Sapygidae.

Деніс Бразерс (Brothers, 1975) вказав наступні ознаки будови апарату жала сапіг: 1) восьмий тергум внутрішній, редукований, але повністю не розділений на дві частини; 2) другий вальвіфер без суглобу; 3) вальвілії відсутні; 4) друга стулка жала помірно вигнута з вершиною, спрямованою косо вниз.

Таким чином, існує дуже обмежена кількість публікацій щодо морфології апарату жала представників надродини *Pompiloidea*. Нам не відомі дослідження, які б розглядали функціональну морфологію апарату жала в контексті поведінки цих комах. Також на даний час існують проблеми із розумінням філогенетичних зав'язків всередині надродини. Існуючі дослідження морфології апаратів жала представників різних родин надродини *Pompiloidea* є фрагментарними і не носять системного характеру. На нашу думку, системне дослідження виникнення певних структур жала в залежності від екологічних особливостей, в першу чергу гніздової поведінки різних представників надродини *Pompiloidea*, є доцільним та актуальним.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В дослідженні використовувалися як заспиртовані, так і сухі екземпляри, які були зібрані впродовж 2006-2025 років у Волинській, Київській, Полтавській, Черкаській та Херсонській областях. У дослідженні також використовувалися екземпляри, які були зібрані та передані іншими науковцями. Загалом досліджено будову апарату жала у 149 екземплярів, які належать до 43 видів із 4 родин надродина *Pompiloidea* (*Mutillidae*, *Myrmosidae*, *Pompilidae*, *Sapygidae*) та 24 видів з родин *Scoliidae*, *Tiphiidae* і *Vespidae*. Весь досліджений матеріал знаходиться в колекції ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України». Анотований список досліджених видів наведено в Додатку 2.

Для дослідження відібрано представників всіх підродин, які поширені на території України. Особлива увага приділялась видам, які мають поведінку, відмінну від інших представників тієї чи іншої групи. Так, наприклад, серед дорожніх ос нами досліджені клептопаразитичні види з трьох підродин: *Ceropales* (*Ceropalinae*), *Poecilagenia* (*Pepsinae*) та *Evagetes* (*Pompilinae*).

Для порівняння з іншими родинами обрано представників сколій (*Scoliidae*), тифій (*Tiphiidae*) та складчастокрилих ос (*Vespidae*). Сколій обрано через «примітивну» поведінку, яка дещо нагадує поведінку немок. Тифії (*Tiphiidae*), за даними молекулярного аналізу (Pilgrim et al., 2008; Peters et al., 2017), є однією з груп ос, найближчих до надродина *Pompiloidea*. А серед складчастокрилих ос є види, які як масово (*Eumeninae*), так і активно (*Polistinae*, *Vespinae*) провіантують личинок тваринною їжею, запасують, подібно до бджіл, пилок з нектаром (*Masarinae*) або паразитують на інших видах (*Polistinae*, *Vespinae*).

Матеріал зібрано стандартними методами, ентомологічним сачком та кольоровими пастками Меріке. Для визначення використовувались як ключі по родинам (Lelej & Schmid-Egger, 2005; Bogusch, 2006; Dvořák & Roberts, 2006; Loktionov & Lelej, 2015; Bitsch, 2017) так і ключі для окремих родів (Tournier,

1889; van der Smissen, 2003; Schmid-Egger, 2018). Для дослідження екології використовувалися загальноприйняті методи досліджень взаємовідносин хижак – жертва чи паразит – хазяїн, а також використовувалися описи екології видів з літературних джерел (наприклад, Brothers, 1972, 1978).

Препарати апаратів жала виготовлялися під стереомікроскопом Nikon SMZ 800N, а подальше їх дослідження проводили за допомогою іншої збільшувальної техніки. Так як окрім скелету апарату жала досліджували й м'язову систему та резиліноподібні елементи, виготовлення препаратів для таких досліджень дещо відрізнялись, хоча певні етапи й були схожими. Загалом виготовлення препаратів можна розділити на чотири методики: препарати для дослідження скелету апарату жала методом світлової мікроскопії, препарати для дослідження скелету апарату жала методом скануючої електронної мікроскопії (SEM), препарати для дослідження м'язової системи методом світлової мікроскопії та препарати для дослідження резиліноподібних елементів за допомогою методів УФ мікроскопії.

Спільним етапом виготовлення препаратів для досліджень у всіх методах було отримання апарату жала з усіма наявними системами органів поза черевцем комахи. Для цього використовували як заспиртовані екземпляри, так і сухі колекційні зразки, однак сухі екземпляри залучали лише для досліджень скелету апарату жала. Сухих комах перед початком препарування залишали на 24 години в ексікаторі з водою для розм'якшення тканин, а із заспиртованими екземплярами підготовчих дій не проводили. Для запобігання пошкоджень, апарат жала видалявся з черевця комахи з останнім сегментом черевця. За допомогою мікроскальпеля підрізалися мембрани між сегментами черевця, після чого невеликим пінцетом останній сегмент черевця переносили в невелику чашку Петрі з водою. З останніх сегментів черевця апарат жала діставали за допомогою тоненького пінцета та препарувальних голок, підрізаючи мембрани мікроскальпелем при потребі. Окремий апарат жала без сегментів черевця очищали від непотрібних для досліджень тканин та органів (залишків мембран, жирового тіла, отруйної залози з міхуром, залишків травної системи, тощо).

Подальші дії при виготовленні препаратів для різних методів досліджень відрізнялися.

При дослідженні скелета апарату жала як світловою мікроскопією, так і скануючою електронною, очищений апарат жала мацерували в 10% розчині лугу (KOH) для видалення м'язів та залишків жирового тіла. Мацерування проводили в невеликому об'ємі розчину лугу, не доводячи його до кипіння, та за потреби перевіряли стан розчинення м'язів під стереомікроскопом. Після розчинення всіх м'язів, скелет апарату жала ретельно промивали дистильованою водою для запобігання подальшого розчинення елементів скелету лугом. Для дослідження цілого апарату жала, а саме розташування склеритів в ньому, виварений препарат розміщували на скельці з лункою в каплі гліцерину. Такі дослідження й фотографування, для подальшого промальовування розташування склеритів, проводилися під стереомікроскопом Nikon SMZ 800N та Olympus SZX-12. Для дослідження окремих скелетних елементів виварений апарат жала розбирався на окремі склерити за допомогою тонких препарувальних голок та мікроскальпеля. Далі склерити монтувалися на предметному скельці в гліцерині й накривалися покривним скельцем. Готові препарати окремих склеритів досліджували під мікроскопом Olympus CX41 у прохідному світлі.

Виготовлення препаратів поперечного зрізу жала частково відбувалося за методикою виготовлення препаратів ротових органів комарів (Vizzi, 1953). Для цього дослідження використовували виварений апарат жала, з якого брали лише жало з фуркою. Окреме жало з фуркою проводили через розчини спиртів (80% та 96%), спирту-ксилолу (1:1), ксилолу та ксилол-парафіну (1:1 та 37°C) протягом 3-5 хвилин у кожному розчині. Через малий розмір жала, заливання парафіну (55°C) проводили у предметному склі з лункою. Після повного охолодження й застигання парафіну, препарат різався змінним лезом мікротома на предметному скельці під стереомікроскопом Nikon SMZ 800N. Для фотографування зрізи монтували на чисте предметне скельце та фотографували цифровою камерою Canon EOS 1200D, установленою на стереомікроскоп Nikon SMZ 800N.

Для дослідження скелету апарату жала методом скануючої електронної мікроскопії використовували очищені від м'язів препарати. Апарат жала розбирали на окремі склерити, які потім просушували. Сухі склерити монтували на металеві столики зі спеціальною вуглецевою наклейкою. Готові препарати на столиках піддавалися напиленню золотом і потім досліджувалися за допомогою електронного мікроскопа JEOL JCM-6000.

Для дослідження м'язової системи та резиліноподібних елементів, апарат жала, який дістали з останніх сегментів черевця комахи, не піддавався мацерації. Метод дослідження м'язової системи потребував підфарбовування м'язів на відміну від дослідження резиліноподібних елементів. Підфарбовування м'язів проходило в розчині Буена, який надавав м'язам жовтуватого забарвлення. Так цілий апарат жала залишали на кілька днів у закритій посудині з розчином Буена. Потім, в невеликій чашці Петрі з чистою водою, апарат жала ще раз чистими від залишків жирового тіла та інших тканин, які залишилися після першого очищення перед підфарбовуванням, за допомогою тоненького пінцета та препарувальних голок. Після цього очищення вже чистий препарат поміщали в лунку предметного скельця з гліцерином. Дослідження м'язової системи проводили під стереомікроскопом Nikon SMZ 800N, а всі виявлені місця кріплення м'язів замальовували.

Апарати жала або їх частини для дослідження резиліноподібних елементів не виварювали і не фарбували. Всі органи й тканини, окрім скелету, акуратно видалялися за допомогою препарувальних голок та тоненького пінцета. При дослідженні цілого апарату жала чи кількох з'єднаних між собою склеритів, тимчасові препарати виготовлялися в лунці предметного скельця в каплі гліцерину. При дослідженні окремих склеритів робились препарати на предметному скельці в гліцерині, накриті покривним скельцем. Для виявлення резиліноподібних елементів використовували флуоресцентний мікроскоп Olympus BX 51, флуоресценція відбувалася при довжині хвилі 330-385 нм (збудження) та реєструвалася за допомогою емісійного фільтра з пропускнуою

можливістю довжини хвилі в 420 нм і фотографувалось цифровою камерою Canon EOS Mark-II 5D.

Дослідження препаратів методом світлової мікроскопії відбувалися з використанням мікроскопа Olympus CX41 в прохідному світлі та стереомікроскопів Nikon SMZ 800N з об'єктивом Plan 1x WD:78 і Olympus SZX12 з об'єктивом DF Plano 1x PF в падаючому світлі. Для досліджень апарату жала методом ультрафіолетової мікроскопії використовувався флуоресцентний мікроскоп Olympus BX 51 із WU-фільтром. Фотореєстрація зображень проводилась на камери Canon EOS 600D, Canon EOS 1000D та Canon EOS Mark II 5D за допомогою комп'ютерної програми Helicon Remote (ver. 4.5.0 W). Знімки мікроструктур в апараті жала робили методом скануючої мікроскопії за допомогою електронного мікроскопа JEOL JCM-6000 із програмним забезпеченням Semafore. Обробка (склеювання) фотоматеріалу здійснювалось в програмі Helicon Focus 9 Pro. Для виготовлення зображень апарату жала за допомогою векторної графіки та компоновання планшетів рисунків застосовували комп'ютерну програму CorelDRAW 2018.

В дисертаційній роботі використано загальноприйняту термінологію у даній сфері досліджень (Oeser, 1961; Kugler, 1978; Vilhelmsen, 2000). Певні структури в будові апарату жала вперше описані та названі дисертантом. Для аббревіатур брались англійські назви структур апарату жала.

РОЗДІЛ 3

СКЕЛЕТ АПАРАТУ ЖАЛА У ПРЕДСТАВНИКІВ НАДРОДИН ROMPILOIDEA ТА ДЕЯКИХ ІНШИХ НАДРОДИН

3.1. Загальна будова апарату жала

Скелет апарату жала у досліджених нами представників перетинчастокрилих складається з декількох склеритів, а саме восьмого та дев'ятого тергумів, першого та другого вальвіферів, фурки й жала (рис. 3.1.1).

Восьмий тергум (**T8**) вигнутий над іншими склеритами апарату, таким чином огортаючи їх з боків і зверху, та об'єднаний з ними лише мембранами та м'язами. Безпосередньо під ним знаходиться дев'ятий тергум (**T9**), який огортає інші склерити з боків і ззаду або лише з боків. Його передні краї з'єднуються з першими вальвіферами (**1vf**) через терго-вальвіферний суглоб (**tva**). Від переднього краю першого вальвіфера (**1vf**) відходить перший рамус (**r1**), який у жалі «переходить» у першу стулку (**1vv**).

Медіальніше дев'ятого тергума (**T9**) та перших вальвіферів (**1vf**) лежить пара других вальвіферів (**2vf**), які через міжвальвіферні суглоби (**iva**) з'єднані з першими вальвіферами (**1vf**). Другі вальвіфери (**2vf**), лівий та правий, між собою з'єднані генітальною мембраною (**gm**) – продовженням нижніх країв цих склеритів. Спереду до другого вальвіфера (**2vf**) через базальний суглоб (**ba**) приєднується жало, що складається з парних перших стулок (**1vv**) і непарної другої стулки (**2vv**). Передня частина жала розташована між другими вальвіферами (**2vf**) та огорнута генітальною мембраною (**gm**) з боків і зверху. Задню частину жала ззовні закривають треті стулки (**3vv**), які з'єднані з другими вальвіферами. Зверху, біля основи жала, до другої стулки (**2vv**) приєднана фурка (**fu**) через фурко-стулковий суглоб (**fva**).

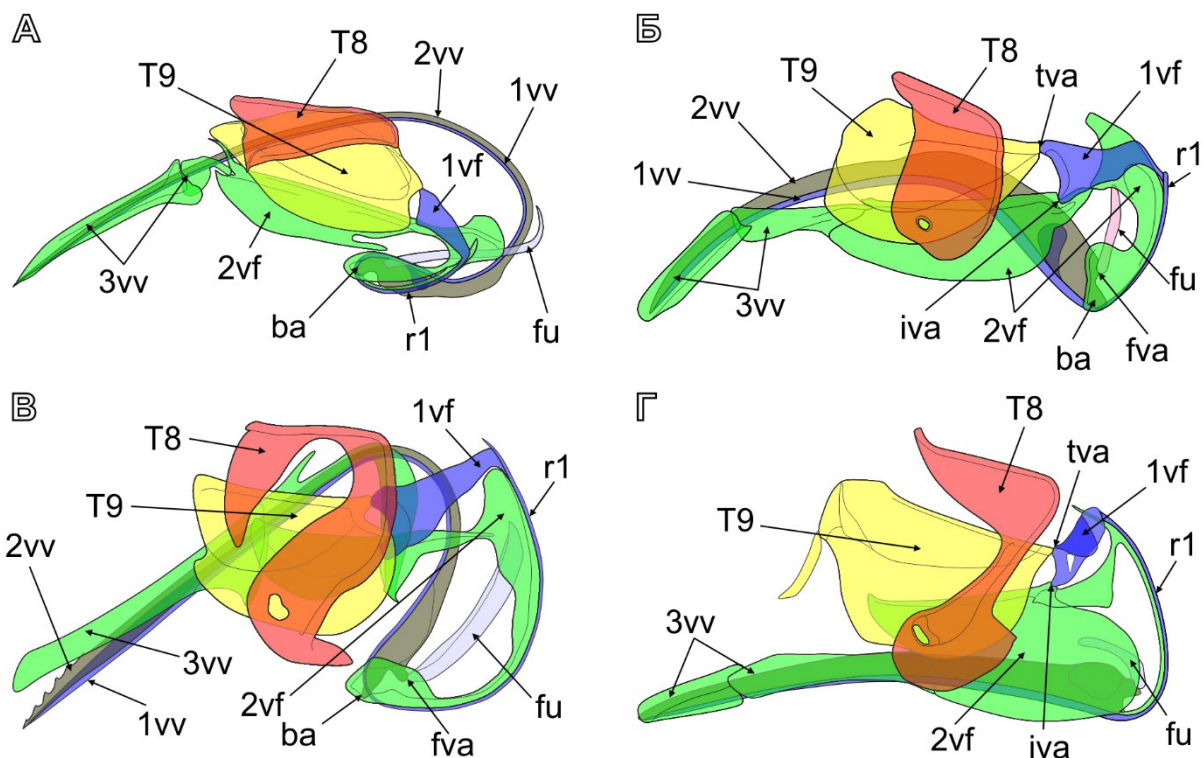


Рис. 3.1.1. Схематичне зображення апарату жала у різних представників надродини. А – Mutillidae, Б – Myrmosidae, В – Sapygidae, Г – Pompilidae.

Восьмий тергум. Тергум має дві бокові пластини, з'єднані зверху потовщеним переднім гребнем (**mr**). Цей гребінь тягнеться вздовж переднього краю склерита. На кожній пластині знаходиться дихальце (**sp**) (рис. 3.1.2).

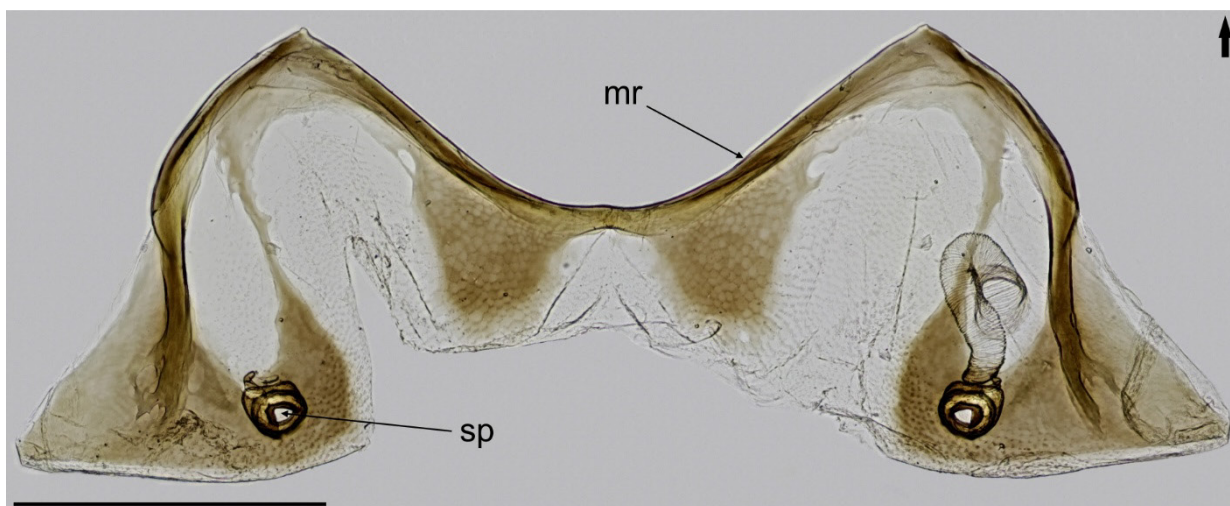


Рис. 3.1.2. Восьмий тергум *Monosapyga clavicornis* (Sapygidae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Дев'ятий тергум. У більшості родин дев'ятий тергум розділений на два бічні напівтергіти, які ззаду можуть бути з'єднаними вузькою склеротизованою перемичкою – анальною аркою (**aa**) (рис. 3.1.3 А). У представників деяких родин знизу під анальною аркою може знаходитися анальна пластинка (**ap**), яка ймовірно утворена залишками десятого тергума або злиттям десятого й одинадцятого тергумів (Kugler, 1978a) (рис. 3.1.3 А). По верхньому краю кожного напівтергіта проходить склеротизований передній фланець (**afl**). Передній кут фланця входить до терго-вальвіферного суглоба (**tva**). Нижче суглоба з внутрішньої сторони є невелика кордальна аподема (**cap**), від якої відходить м'яз. Лінія на зовнішній поверхні напівтергіта до якої приєднується мембрана, що починається від восьмого тергума, (**ml**) розділяє напівтергіт на дорзальну та вентральну частини (рис. 3.1.3).

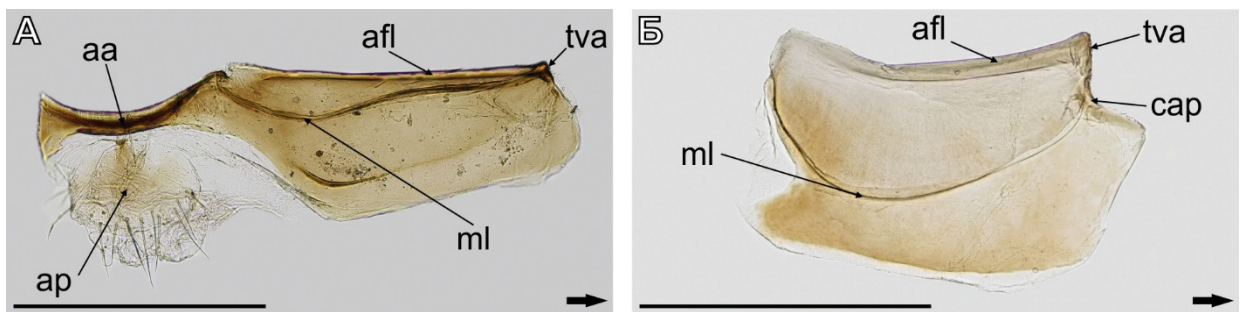


Рис. 3.1.3. Дев'ятий тергум. А – *Ceropales pallida* (Pompilidae), Б – *Sapyga quinquepunctata* (Sapygidae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Перший вальвіфер. У різних родин перший вальвіфер (**1vf**) може мати як трикутну форму так і майже овальну. Його верхній та нижній задні вирости входять до терго-вальвіферного (**tva**) та міжвальвіферного суглобів (**iva**). Так терго-вальвіферний суглоб утворений переднім кутом переднього фланця дев'ятого напівтергіта (**afl**) та верхнім заднім виростом першого вальвіфера. Міжвальвіферний суглоб утворений заднім нижнім виростом першого вальвіфера та суглобовим бугорком другого вальвіфера. Між верхнім та нижнім задніми виростами проходить потовщений міжсуглобовий гребінь (**ir**). Майже по центру із зовнішньої сторони знаходиться аподема (**avf**), до якої приходить

м'яз. Аподаема може бути як добре розвиненою, так і майже редукованою до невеликого бугорка. Звужений передній край вальвіфера зігнутий донизу та злитий з першим рамусом (**r1**) недалеко від його вершини. Таким чином, верхня частина першого рамуса (**r1**) має роздвоєння на вільну частину рамуса та на перший вальвіфер. Неподалік від місця з'єднання вільного кінця рамуса з першим вальвіфером відкривається трубкоподібна мембрана (**lm**), через яку заходять нервові волокна та трахеї до першої стулки (**1vv**) (рис. 3.1.4).

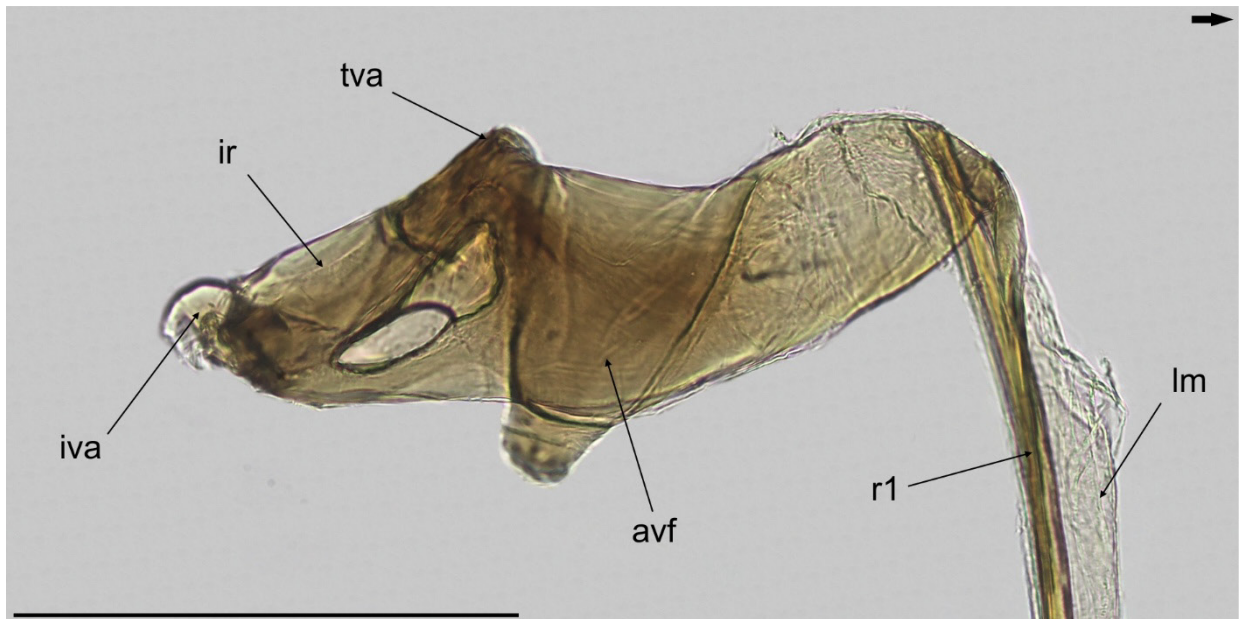


Рис. 3.1.4. Перший вальвіфер *Pompilus cinereus* (Pompilidae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,25 мм.

Другий вальвіфер і третя стулка. Найсуттєвіші відмінності між родами є в будові другого вальвіфера (**2vf**). Візуально цей вальвіфер можна поділити на дві частини: передню (**2vf-a**) та задню (**2vf-p**). Між цими частинами знаходиться післясуглобова вирізка (**ipo**), яка є ділянкою еластичної кутикули. По передньому краю передньої частини другого вальвіфера проходить другий рамус (**r2**). Її нижня частина формує відросток із суглобовою западиною (**pa**) базального суглоба (**ba**), тоді як верхня частина часто має дорсоапикальний відросток (**dap**). Між другим рамусом (**r2**) та відростком із суглобовою западиною (**pa**) знаходиться передсуглобова вирізка (**ipr**), яка також є еластичною кутикулою. У представників деяких родин можна виділити ще

передню аподему (**aap**) або передній міст (**ab**). По верхньому краю задньої частини вальвіфера (**2vf-p**) проходить жорсткий верхній фланець (**dfl**). Задня частина верхнього фланця формує субтермінальний відросток (**st**). У передній частині верхнього фланця на зовнішній поверхні вальвіфера знаходиться суглобовий бугорок міжвальвіферного суглоба (**iva**). Нижче та дещо спереду цього бугорка знаходиться поле сенсил (**sf**). Від суглобового бугорка до субтермінального бугорка по зовнішній поверхні проходить мембранна лінія (**ml**), до якої приєднана мембрана від дев'ятого тергума, у більшості вигнута донизу. Знизу задньої частини другого вальвіфера починається генітальна мембрана (**gm**), яка проходить над жалом і об'єднує вальвіфери. Нижче субтермінального бугорка (**st**) до задньої частини другого вальвіфера прикріплюється третя стулка (**3vv**). Здебільшого стулка чітко розділяється на два сегменти: передній (**3vv-p**) та задній (**3vv-d**), співвідношення довжин яких у представників різних родин різне (рис. 3.1.5).

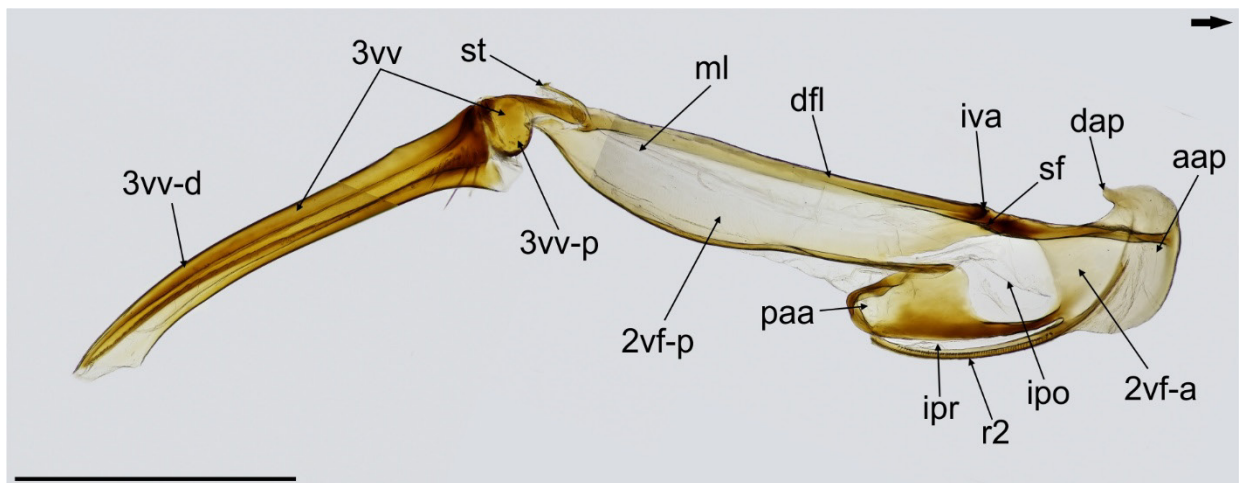


Рис. 3.1.5. Другий вальвіфер *Tropidotilla litoralis* (Mutillidae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 1 мм.

Жало та фурка. Жало складається з непарної другої стулки (**2vv**) та парних перших стулок (**1vv**), які поєднані між собою замкненим ковзним механізмом – олістетером. Утворений він за допомогою поздовжніх борозенок – аулаксів (**au**), які починаються з вільної частини першого рамуса, проходять по всій його довжині і продовжуються на першу стулку, та гребенем – рахісом (**rh**) на

другому рамусі (**r2**) і другій стулці. На поперечному зрізі видно, що рахіс має грибоподібну форму, з потовщеним краєм і звуженим місцем прикріплення до другого рамуса, а отвір аулакса звужується так, що вони не можуть роз'єднатися, але це дозволяє їм рухатися поздовжньо відносно один одного (рис. 3.1.6 Б). В основі другої стулки є розширення – бульбус (**bb**), в середині якого знаходиться клапанна камера (**vc**) (рис. 3.1.6 А). Від клапанної камери починається канал жала (**sc**), по якому проходить отрута. Герметизація цього каналу забезпечується наявністю дорсо-медіальних (**dms**) і медіо-вентральних ущільнень (**mvs**) на перших стулках (рис. 3.1.6 Б). Проштовхування отрути по каналу жала забезпечується попереми́нними рухами перших стулок, які мають вальвілії (**vlv**) в районі клапанної камери (**vc**). Ці клапани наявні лише у родин із клапанно-насосним типом введення отрути, а у представників родин із впорскуючим типом вони відсутні (van Marle & Piek, 1986). Над каналом жала проходить просвіт другої стулки (**lu**), такі ж просвіти мають і перші стулки, в них проходять нерви та трахеї до сенсил стулок (рис. 3.1.6 Б). Спереду, нижче бульбуса (**bb**), друга стулка має бокові суглобові відростки (**pra**), які разом із суглобовими западинами (**раа**) других вальвіферів утворюють базальний суглоб (**ba**) (рис. 3.1.6 А). Також перед бульбусом, але з верхньої сторони другої стулки, знаходиться фурко-стулковий суглоб (**fva**). Сама фурка (**fu**) складається з парних бокових рук (**la**), якими вона кріпиться через фурко-стулковий суглоб до другої стулки, та непарної дорзальної руки (**da**) (рис. 3.1.6).

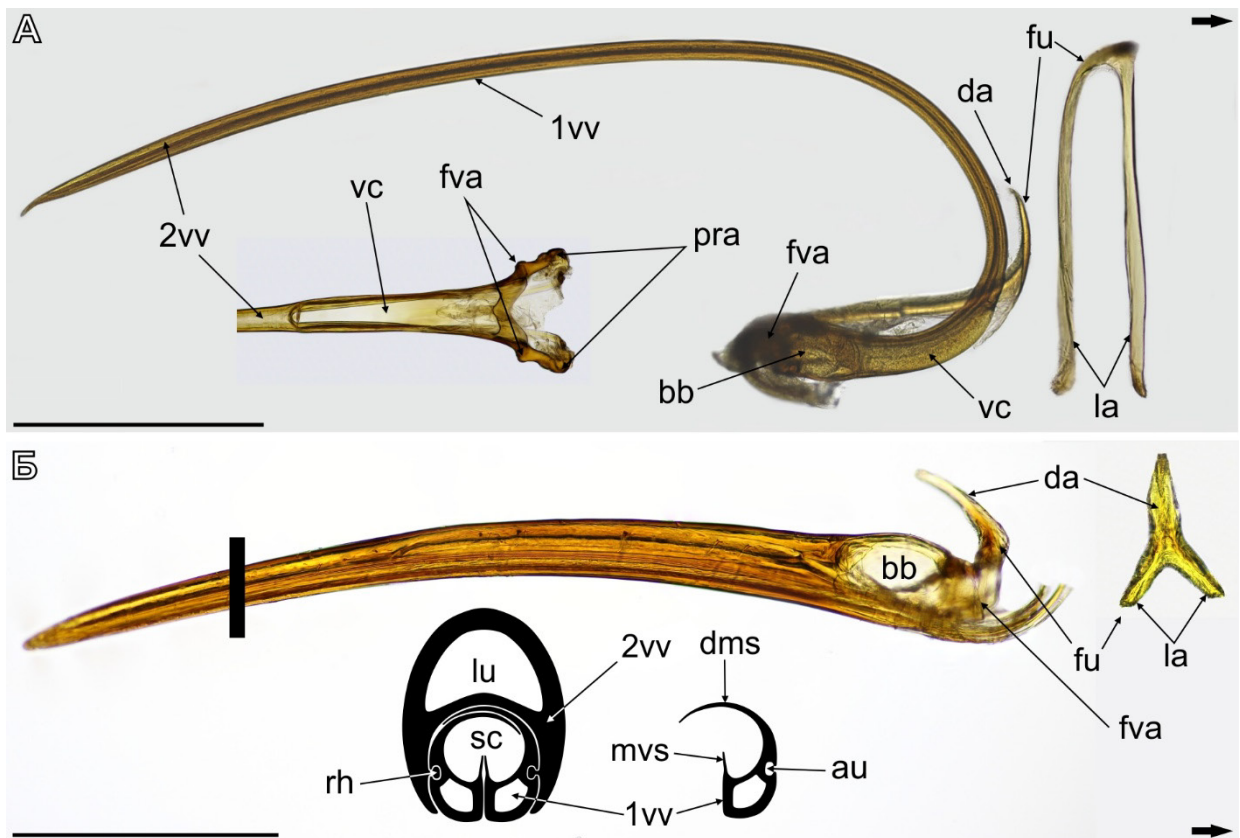


Рис. 3.1.6. Жало та фурка. А – *Ronisia brutia* (Mutillidae), Б – *Cryptocheilus versicolor* (Pompilidae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

3.2. Особливості будови апарату жала у представників різних родин надродини Pompiloidea

3.2.1. Родина дорожні оси (Pompilidae)

Досліджені види: *Ceropales helvetica*, *C. pallida*, *C. pygmaea* (Ceropalinae), *Auplopus carbonarius*, *Caliadurgus fasciatellus*, *Cryptocheilus elegans*, *C. versicolor*, *Deutragenia bifasciata*, *D. subintermedia*, *Poecilagenia rubricans*, *P. sculpturata*, *Priocnemis perturbator* (Pepsinae), *Agenioideus cinctellus*, *A. excisus*, *Anoplius concinnus*, *A. nigerrimus*, *A. viaticus*, *Aporus pollux*, *Arachnospila spissa*, *Dicyrtomellus tingitanus*, *Eoferreola manticata*, *Episyron arrogans*, *E. rufipes*, *Evagetes pectinipes*, *Homonotus sanguinolentus*, *Parabatozonus lacerticida*, *Pompilus cinereus*, *Telostegus inermis* (Pompilinae).

Восьмий тергум. Склерит у розгорнутому стані має М-подібну форму, в якій два кута спрямовані вперед (рис. 3.2.1). Потовщений передній гребінь (**mr**)

у пепсін (Pepsinae) і помпілін (Pompilinae) тягнеться вздовж всього переднього краю склерита (рис. 3.2.1 А), у церопалін (Ceropalinae) гребінь роздвоюється на рівні передніх кутів (рис. 3.2.1 Б). Нижче дихальця (**sp**) зовнішня гілка може мати ще одне відгалуження, яке доходить до внутрішнього кута, таким чином утворюючи сторони трикутника на спіракулярній пластинці (рис. 3.2.1 Б). Такий трикутник присутній у *C. pygmaea*, але у *C. helvetica* та *C. pallida* нижня сторона (між зовнішнім і внутрішнім кутами) відсутня.

У пепсин і помпілін спіракулярні пластинки, на яких знаходяться дихальця (**sp**), мають більш-менш округлу форму. Лише край, на якому закінчується передній гребінь (**mr**), має спрямований вниз і вперед кут (рис. 3.2.1 А). Дихальце (**sp**) розташоване ближче до заднього краю спіракулярної пластинки у всіх досліджених видів. У церопалін спіракулярні пластинки мають форму чотирикутника (рис. 3.2.1 Б). Передній гребінь (**mr**) у церопалін на відтинку від середини до переднього згину менш потовщений, ніж у пепсін і помпілін.

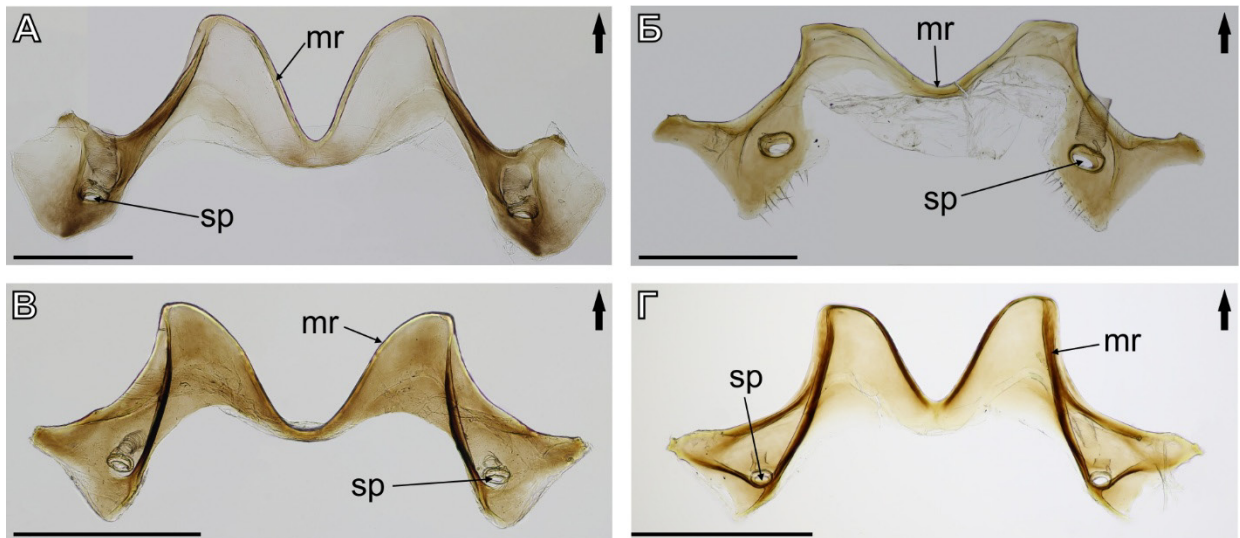


Рис. 3.2.1. Восьмий тергум. А – *A. viaticus*, Б – *H. sanguinolentus* (Pompilinae), В – *C. pallida*, Г – *C. pygmaea* (Ceropalinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Дев'ятий тергум. Головною особливістю представників родини є нерухоме з'єднання двох напівтергітів ззаду над анальною аркою (**aa**). Таким чином, дев'ятий тергум у дорожніх ос являє собою єдину структуру (рис. 3.2.2). В

дорзальній проекції контури дев'ятого тергума нагадують букву «П», вільні кінці якої спрямовані вперед і через терго-вальвіферні суглоби (**tva**) з'єднані з першими вальвіферами (**1vf**) (рис. 3.2.2). Всі досліджені види дорожніх ос мають анальну пластинку (**ap**) у формі трапеції із заокругленими нижніми кутами, яка кріпиться знизу анальної арки (**aa**) звуженим краєм. Задні кути напівтергітів загинаються всередину над анальною аркою (**aa**) й зростаються між собою та з аркою, про що можуть свідчити наявні шви між ними (наприклад, добре помітні у *A. concinnus*, *A. carbonarius*) (рис. 3.2.2 А). У пепсін і помпілін така розширена арка має потовщення у вигляді валика по верхньому краю та в районах швів як між самими задніми кутами напівтергітів, так і між кутами й анальною аркою. У деяких видів шви не виражені, але потовщення наявні (наприклад, *T. inermis*, *P. perturbator*) (рис. 3.2.2 Б), тоді як у досліджених видів церопалін, а також у *H. sanguinolentus* арка не має добре видимих швів і валика (рис. 3.2.2 В-Г).

У пепсін і помпілін по верхньому краю напівтергіта від терго-вальвіферного суглоба тягнеться жорсткий гребінь – передній фланець (**afl**) (рис. 3.2.2). Майже по всій довжині він чітко виражений. У деяких видів його задній відтінок менш виразний, дещо розширюється, відгинається донизу й доходить до початку анальної арки (**aa**) (рис. 3.2.2 А). У інших досліджених видів ця структура виглядає як чітко виражене спрямоване вниз відгалуження переднього фланця (рис. 3.2.2 Б).

У всіх дорожніх ос мембранна лінія (**ml**) починається від переднього верхнього кута фланця, який є складовою терго-вальвіферного суглоба (**tva**), поступово відхиляється донизу й так доходить майже до початку анальної арки (**aa**), де більш стрімко повертає вгору і доходить до верхнього краю напівтергіта (рис. 3.2.2), і продовжується по потовщенню верхнього краю анальної арки. У більшості пепсін і помпілін у місці вигину мембранної лінії розташована латеральна лопать (lateral lobe, **ll**) – аподема, від якої починаються м'язи (рис. 3.2.2 А-Б), у церопалін і *H. sanguinolentus* вона не виражена (рис. 3.2.2 В-Г).

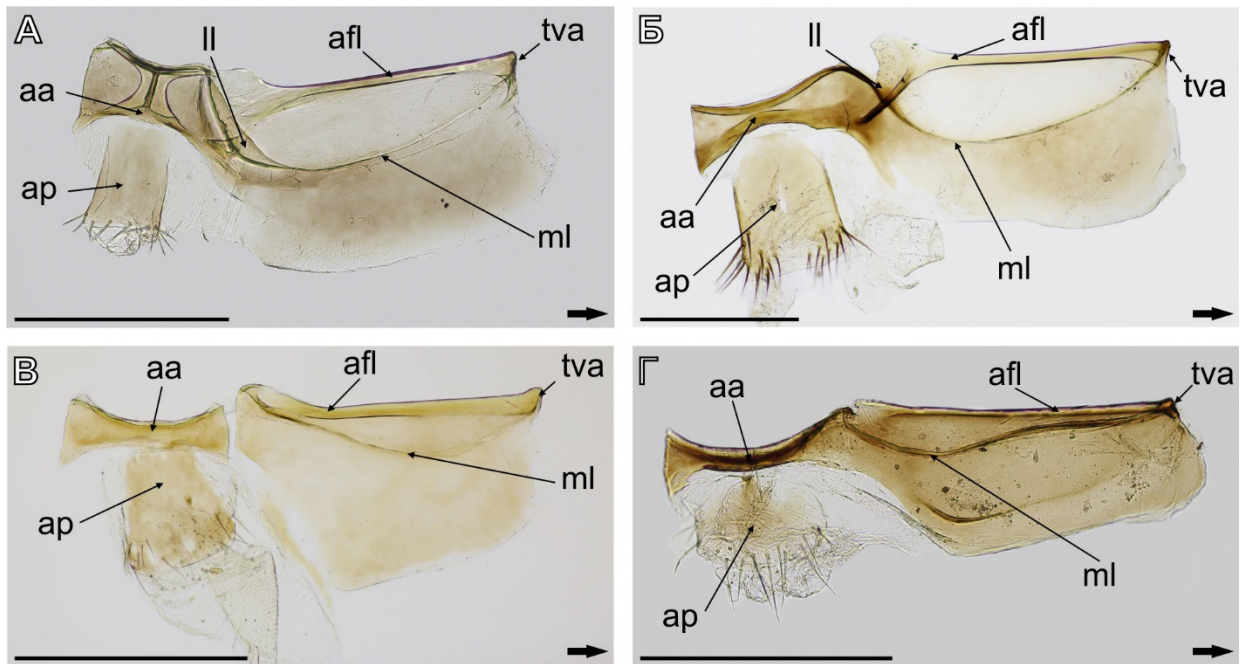


Рис. 3.2.2. Дев'ятий тергум. А – *A. carbonarius*, Б – *P. perturbator* (Pepsinae), В – *H. sanguinolentus* (Pompilinae), Г – *C. pallida* (Ceropalinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Перший вальвіфер. Трикутний склерит з увігнутим верхнім і випуклим нижнім краями (рис. 3.2.3). У деяких видів (наприклад у *C. elegans*, *P. cinereus*) у склериті присутнє напівпрозоре «вікно» (рис. 3.2.3 А). Пепсіни і більшість помпілін мають добре розвинену аподему (**avf**) (рис. 3.2.3 А-Б), тоді як у церопалін та *A. pollux* вона ледь виражена (рис. 3.2.3 В-Г).

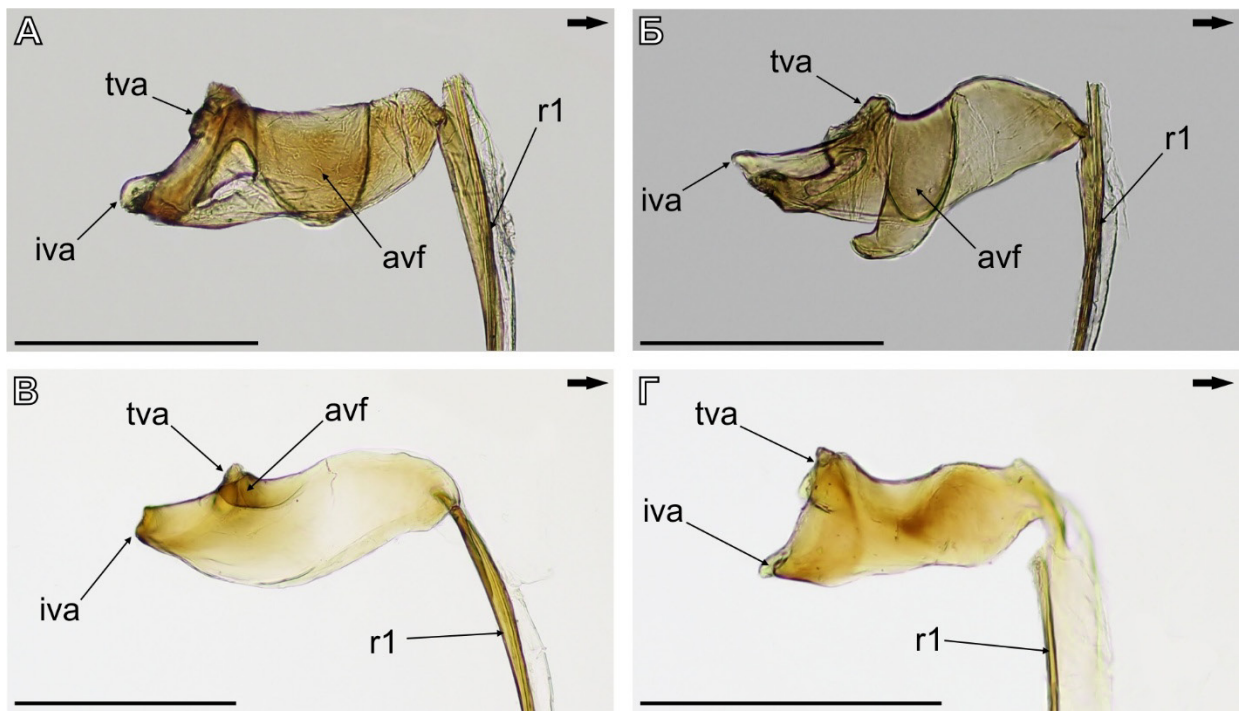


Рис. 3.2.3. Перший вальвіфер. А – *C. elegans* (Pepsinae), Б – *A. concinnus*, В – *A. pollux* (Pompilinae), Г – *C. pygmaea* (Ceropalinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,25 мм.

Другий вальвіфер і третя стулка. По верхньому краю склерита проходить добре склеротизований верхній фланець (**df1**). Фланець не має явних потоншень чи розривів над післясуглобовою вирізкою (**ipo**) (рис. 3.2.4). На відміну від задньої частини і другого рамуса (**r2**), передня частина другого вальвіфера слабо склеротизована (рис. 3.2.4). У деяких видів слабо склеротизовані ділянки присутні біля дорсоапикального відростка (**dap**), а також біля місця злиття верхнього фланця з другим рамусом (рис. 3.2.4 А-Б). Нижній відросток із суглобовою западиною (**pa**) редукований, від нього залишилась лише овальна, з витягнутим верхнім кутом, хітинова лусочка (рис. 3.2.4 Г), яка повністю редукована у церопалін (рис. 3.2.4 Г). Передсуглобова вирізка (**ipr**) не виражена, та виглядає як невелика щілина між другим рамусом та залишками нижнього відростка. Перед бугорком міжвальвіферного суглоба (**iva**) у церопалін на верхньому фланці є зубцеподібний плоский виступ, направлений вгору і назад, до якого приходить м'яз (рис. 3.2.4 Г – біла стрілка). В задній частині верхнього фланця знаходиться невеликий субтермінальний відросток (**st**). Задні кінці

других вальвіферів у більшості видів, нижче субтермінальних відростків, з'єднані тонкою аркоподібною перетинкою (рис. 3.2.4 Д). Така перетинка відсутня у *Ceropales* spp. та *A. pollux* (рис. 3.2.4 Е). Від суглобового бугорка до субтермінального відростка (**st**) проходить, вигнута донизу, мембранна лінія (**ml**).

Треті стулки (**3vv**) кріпляться до другого вальвіфера біля його нижнього заднього кута, нижче місця, де мембранна лінія (**ml**) підходить до заднього краю склерита (рис. 3.2.4 А-Г). У всіх досліджених видів треті стулки розділені на два сегменти. У помпілін і пепсін передній сегмента (**3vv-p**) майже в два рази довший за задній (**3vv-d**) та має по верхньому краю гофровану поверхню (рис. 3.2.4 Є). У церопалін передній сегмент гладенький (рис. 3.2.4 Ж), а сегменти майже однакові за довжиною (рис. 3.2.4 Г).

Жало та фурка. Помпіліни і пепсіни мають рівномірно зігнуте донизу жало, у церопалін жало пряме (рис. 3.2.5). Однак види роду *Deuteraenia*, на відміну від інших *Persinae*, мають жало хвилястої форми (рис. 3.2.5 Г). Бульбус (**bb**), у всіх досліджених видів дорожніх ос відносно невеликий (рис. 3.2.5). Між бульбусом і каналом жала (**sc**) знаходиться закриваючий клапан отрутовивідної протоки (**fvd**) (рис. 3.2.5). Вальвілії (**vlv**) на перших стулках відсутні, для представників родини характерний впорскуючий тип введення отрути (van Marle & Piek, 1986). У помпілін і пепсін дуже добре розвинені дорсо-медіальні ущільнення (**dms**) на перших стулках, які, як видно на зрізі, утворюють додаткове склепіння в каналі жала (**sc**) (рис. 3.2.5 Г), у церопалін вони невеликі та додаткового склепіння не утворюють. Бокові суглобові відростки (**pra**) на другій стулці редуковані, хоча функціонально базальний суглоб (**ba**) присутній. Жодних зубців, поперечних гребенів чи виїмок на перших або другій стулках немає.

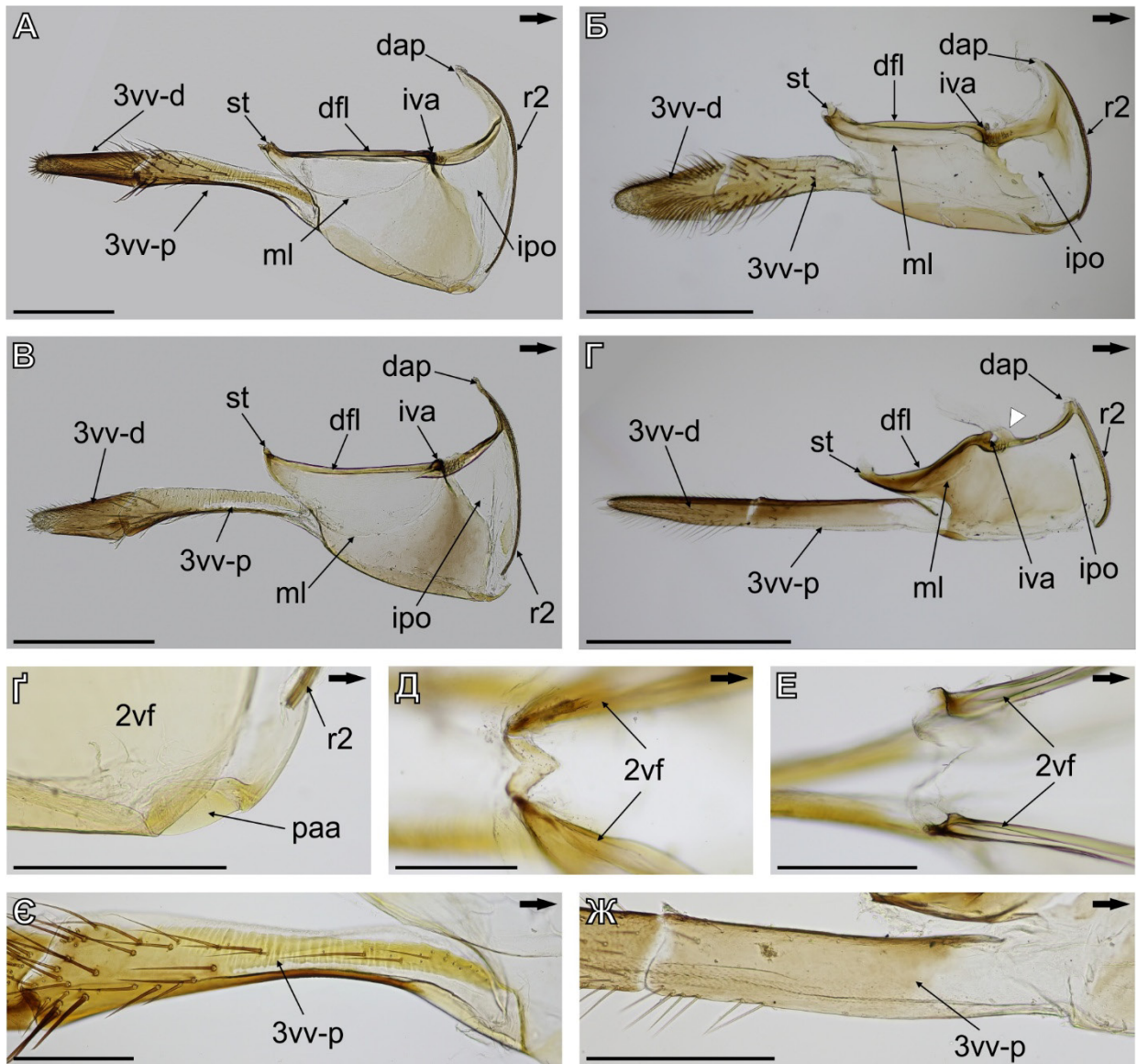


Рис. 3.2.4. Другий вальвіфер. А, Г, Є – *A. viaticus*, Б – *H. sanguinolentus* (Pompilinae), В – *A. carbonarius* (Pepsinae), Г – *C. pygmaea* (Ceropalinae), Д – *P. perturbator* (Pepsinae), Е – *A. pollux* (Pompilinae), Ж – *C. pallida* (Ceropalinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А-Г – 0,5 мм, Г-Ж – 0,25 мм.

Фурка (**fu**) невелика, зігнута під тупим кутом назад (рис. 3.2.5). Бокові руки (**la**) менші дорзальної руки (**da**) (рис. 3.2.5 Г). У церопалін дорзальна рука сплюснена з боків, овальна (рис. 3.2.5 А). У помпілін і пепсін не сплюснена з боків, рівномірно потовщена, у деяких видів може мати зверху плоский гребінь (рис. 3.2.5 Б-Г). Серед досліджених видів такий гребінь присутній у *Deuteragenia* spp., *Poecilagenia* spp. (Pepsinae), *Episyron* spp. та *P. cinereus* (Pompilinae), тоді як у *A.*

viaticus, *E. manticata* і *P. lacerticida* цей гребінь виражений лише в основі дорзальної руки.

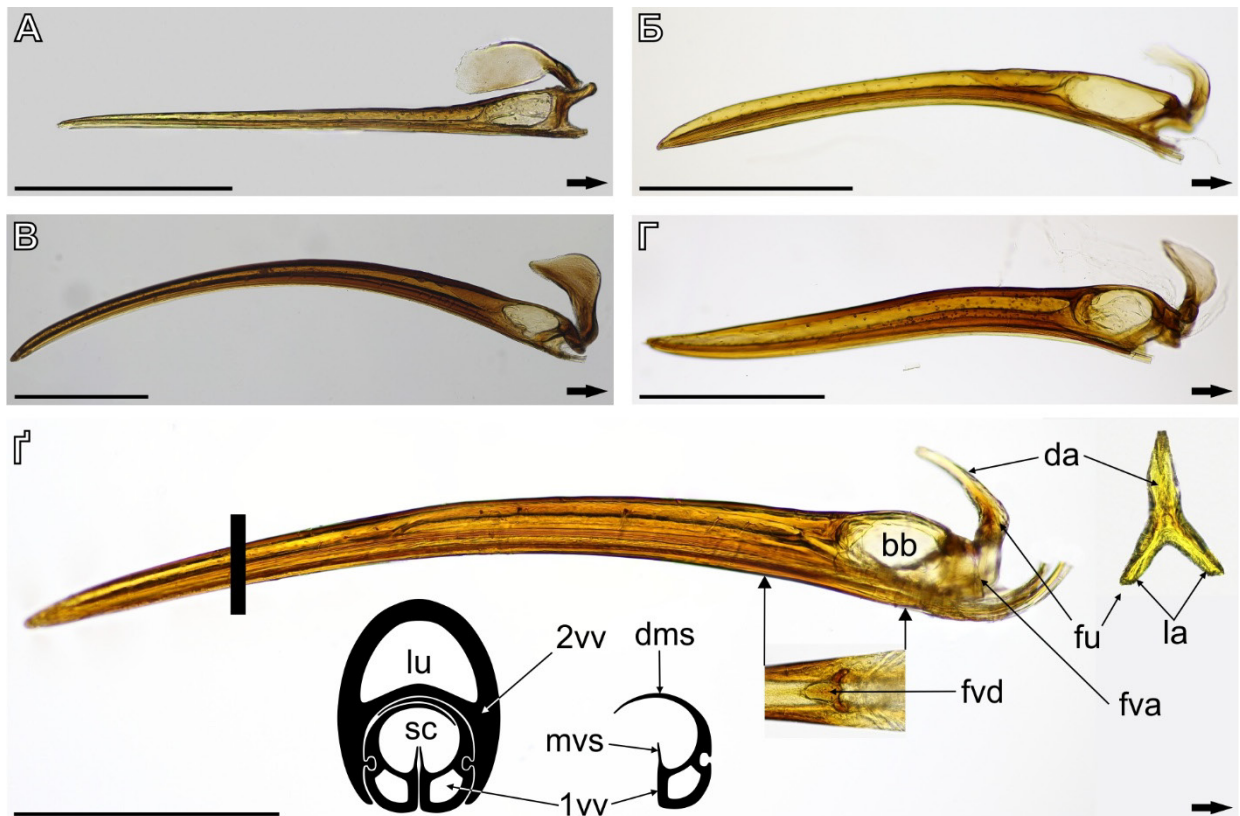


Рис. 3.2.5. Жало та фурка. А – *C. pallida* (Ceropalinae), Б – *H. sanguinolentus*, В – *P. cinereus* (Pompilinae), Г – *D. bifasciata*, Г – *C. versicolor* (Pepsinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

3.2.2. Родина немки (Mutillidae)

Досліджені види: *Dasylabris maura*, *D. petiolata* (Dasylabrinae), *Nemka viduata*, *Physetopoda halensis*, *Ronisia brutia*, *Smicromyrme rufipes*, *Tropidotilla litoralis* (Mutillinae), *Myrmilla caucasica*, *M. glabrata* (Myrmillinae).

Восьмий тергум. Спіракулярні пластини дуже витягнуті вперед. В розгорнутому вигляді тергум має М-подібну форму, дихальце (**sp**) розташоване ближче до заднього краю спіракулярної пластинки. Склеротизований передній гребінь (**mr**) без розгалужень, тягнеться вздовж всього переднього краю склерита (рис. 3.2.6).

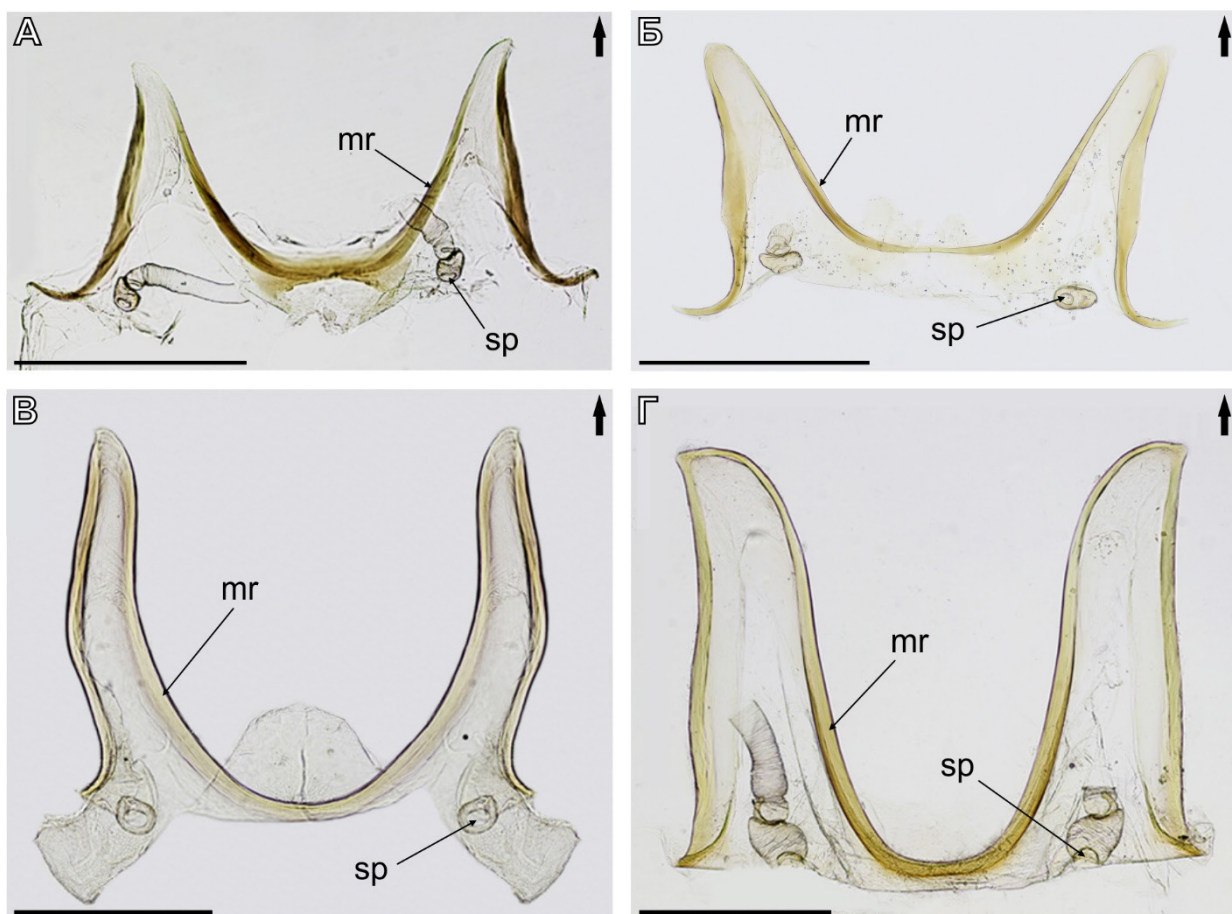


Рис. 3.2.6. Восьмий тергум. А – *M. caucasica*, Б – *M. glabrata* (Myrmillinae), В – *D. taura* (Dasylabrinae), Г – *R. brutia* (Mutillinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Дев'ятий тергум. Напівтергіти або овальні, або майже ромбоподібні. Мають звужені задні та передні краї. Передній фланець (**afl**) повторює форму верхнього краю склерита (рис. 3.2.7). У Myrmillinae передня й задня його частини майже однакової довжини (рис. 3.2.7 Б), у Dasylabrinae і Mutillinae передня частина коротша за задню (рис. 3.2.7 А, В-Г). Анальна арка (**aa**) і анальна пластинка (**ap**) відсутні.

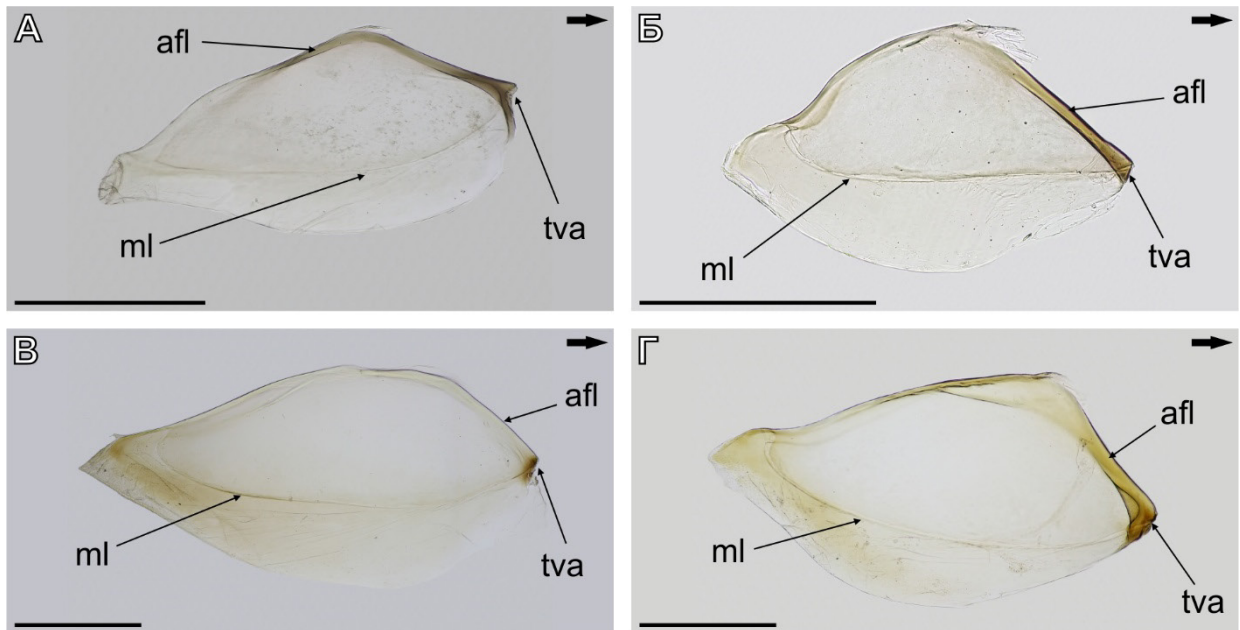


Рис. 3.2.7. Дев'ятий тергум. А – *D. petiolata* (Dasylabrinae), Б – *M. caucasica* (Myrmillinae), В – *N. viduata*, Г – *T. litoralis* (Mutillinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Перший вальвіфер. Вальвіфер має видовжено-трикутну форму. Аподема (**avf**) у вигляді невеликого бугорка, без вільної частини (рис. 3.2.8).

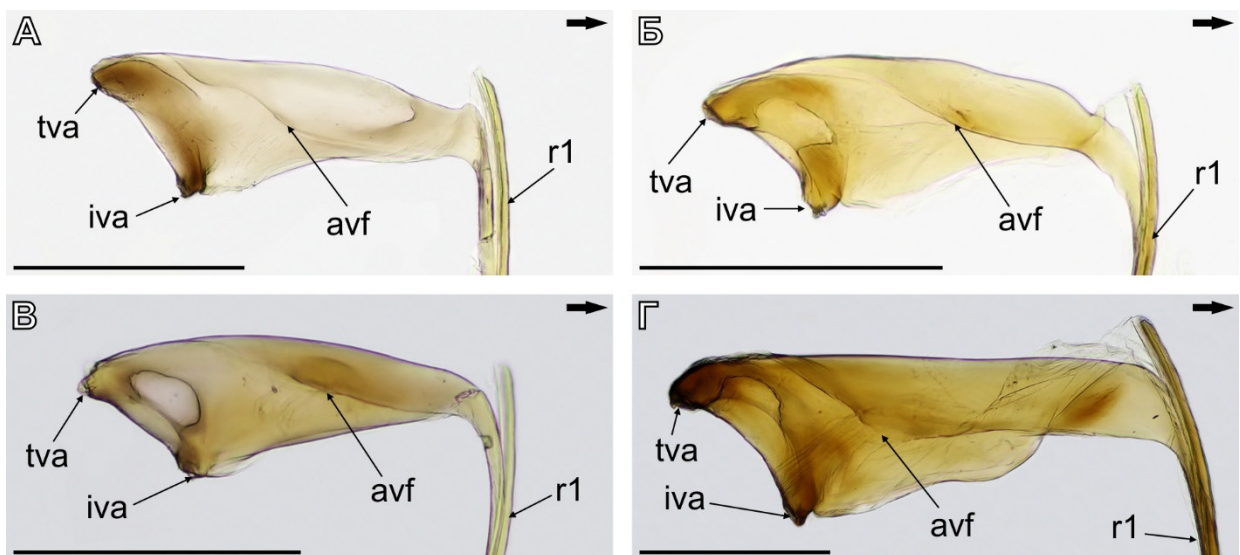


Рис. 3.2.8. Перший вальвіфер. А – *D. petiolata* (Dasylabrinae), Б – *M. glabrata* (Myrmillinae), В – *S. rufipes*, Г – *T. litoralis* (Mutillinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,25 мм.

Другий вальвіфер і третя стулка. По всій довжині верхнього краю склерита проходить верхній фланець (**df1**). Фланець має невелике потовщення над післясуглобовою вирізкою (**ipo**), де він формує частину міжвальвіферного суглоба (**iva**). Фланець не має явних потоншень чи розривів над післясуглобовою вирізкою (рис. 3.2.9).

Передня частина склерита зверху закінчується дорсоапикальним відростком (**dap**), від основи якого відходить передня аподема (**aap**). Внизу передня частина другого вальвіфера утворює суглобову западину (**paap**) (рис. 3.2.9).

Передня аподема (**aap**) в представників різних підродин значно відрізняється за формою, але у всіх випадках вона загинається медіально. Нижній відросток із суглобовою западиною (**paap**) добре розвинений. Вздовж переднього краю склерита проходить другий рапус (**r2**). Між рапусом та вальвіфером добре розвинена передсуглобова вирізка (**ipr**) (рис. 3.2.9).

В задній частині верхнього фланця знаходиться субтермінальний відросток (**st**), який загнутий медіально (рис. 3.2.9). Мембранна лінія (**ml**) проходить по зовнішній поверхні вальвіфера вздовж верхнього фланця (**df1**). У всіх досліджених видів добре розвинена генітальна мембрана (**gm**), яка навіть має склеротизовані ділянки.

Треті стулки (**3vv**) рухливо кріпляться до другого вальвіфера біля заднього кута верхнього фланця (**df1**) під субтермінальним відростком (**st**), за допомогою суглоба. Передній сегмент (**3vv-p**) дуже короткий, біля основи видовжений, а приблизно від середини має відросток, направлений донизу. Задній сегмент (**3vv-d**) довгий, прямий майже по всій довжині, лише на кінці зігнутий донизу (рис. 3.2.9).

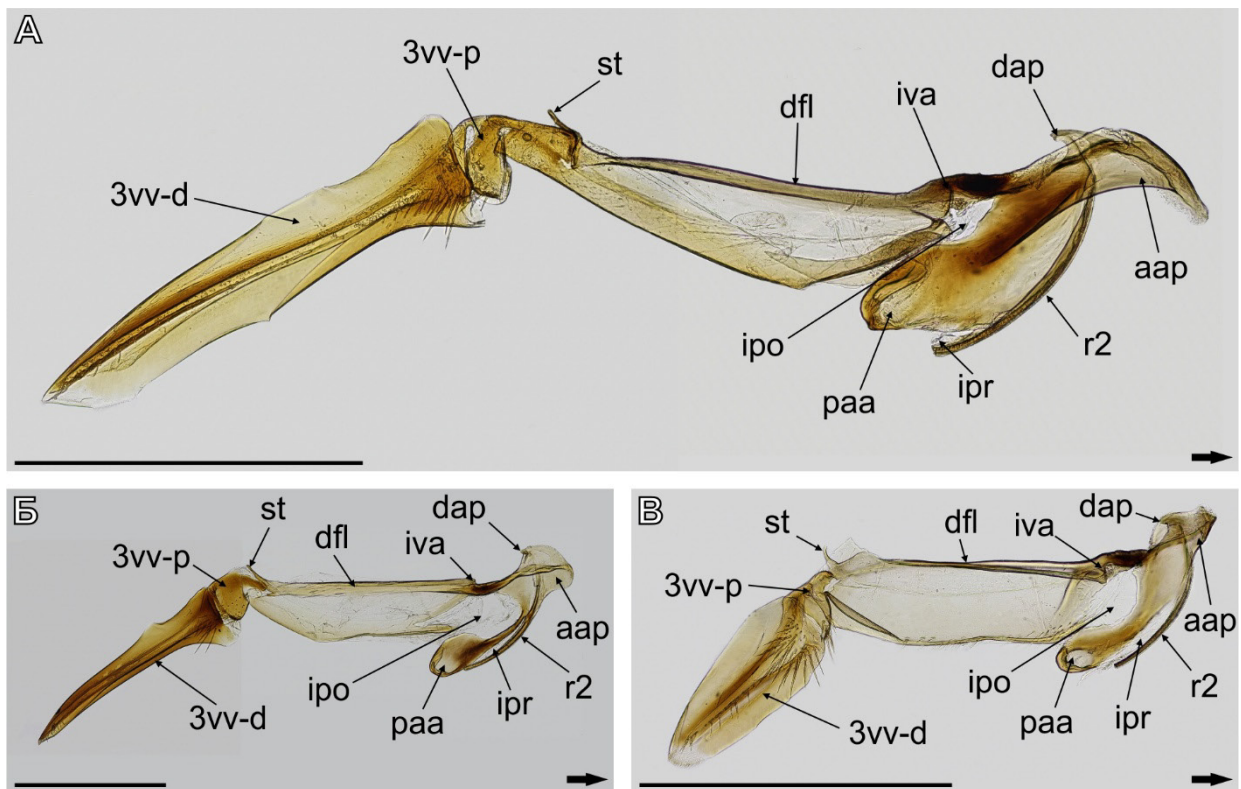


Рис. 3.2.9. Другий вальвіфер. А – *D. maura* (Dasylabrinae), Б – *R. brutia* (Mutillinae), В – *M. caucasica* (Myrmillinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 1 мм.

Жало та фурка. У досліджених нами видів жало сильно зігнуте у формі петлі (Hermann, 1968a; Kumranenko et al., 2022). Бульбус (**bb**) добре виражений, з наявною клапанною камерою (**vc**) (рис. 3.2.10). Вальвілії (**vlv**) розвинені (рис. 3.2.10 Б). Дорсо-медіальні ущільнення (**dms**) на перших стулках (**1vv**) не розвинені, на відміну від медіо-вентральних ущільнень (**mvs**) (рис. 3.2.10 В). Бокові суглобові відростки (**pra**) на другій стулці добре розвинені й разом із суглобовою западиною (**paa**) другого вальвіфера утворюють базальний суглоб (**ba**). Фурко-стулковий суглоб (**fva**) зміщений ближче до базального суглоба (**ba**), і таким чином знаходиться посередині бульбуса (**bb**). На кінці першої стулки наявні невеликі зубці, вершини яких спрямовані вперед (рис. 3.2.10 А). На другій стулці (**2vv**) зубці відсутні.

Фурка (**fu**) видовжена. У Dasylabrinae і Myrmillinae рівномірно зігнута, у Mutillinae латеральні руки (**la**) майже прямі, тоді як дорзальна рука (**da**) відходить від них майже під прямим кутом. Латеральні руки у Dasylabrinae і

Myrmillinae не набагато коротші або майже такої ж довжини, як і дорзальна рука, у Mutillinae дорзальна рука більше ніж в два рази коротша за латеральні, сплюснена в латеральній проекції (рис. 3.2.10).

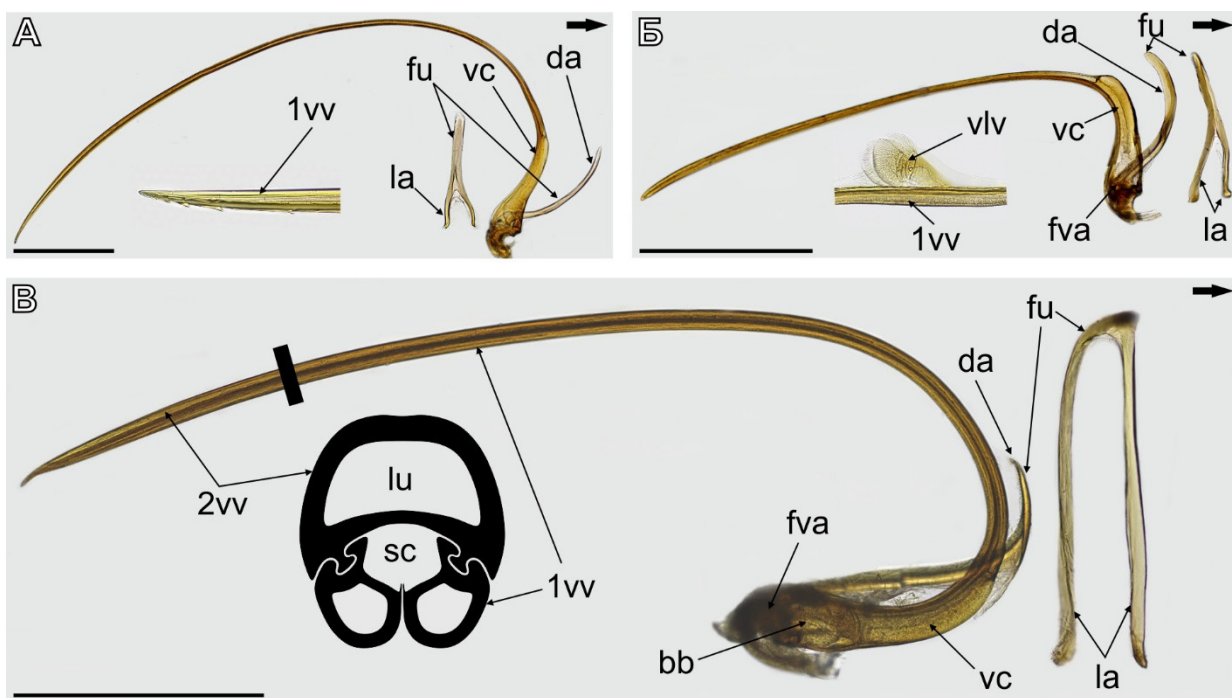


Рис. 3.2.10. Жало та фурка. А – *D. taura* (Dasylabrinae), Б – *M. caucasica* (Myrmillinae), В – *R. brutia* (Mutillinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

3.2.3. Родина мірмози (Myrmosidae)

Досліджені види: *Myrmosa atra*, *Paramyrmosa brunnipes* (Myrmosinae).

Восьмий тергум. Форма спіракулярних пластин близька до овальної. Дихальця (**sp**) розташовані майже на задніх краях пластинок. Склеротизований передній гребінь (**mr**) проходить вздовж переднього краю тергума (рис. 3.2.11). У парамірмози його медіальна частина дещо вигнута назад (рис. 3.2.11 А), тоді як у мірмози цей вигин значно глибший (рис. 3.2.11 Б).



Рис. 3.2.11. Восьмий тергум. А – *M. atra*, Б – *P. brunnipes* (Myrmosinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Дев'ятий тергум. Напівтергіти мають прямий верхній та закруглений нижній краї. Передній фланець (**afl**) повторює форму верхнього краю склерита. Мембранна лінія (**ml**) сильно вигнута донизу (рис. 3.2.12). Анальна арка (**aa**) дуже тоненька й присутня лише у *M. atra* (рис. 3.2.12 А), анальна пластинка (**ap**) відсутня у обох видів (рис. 3.2.12).

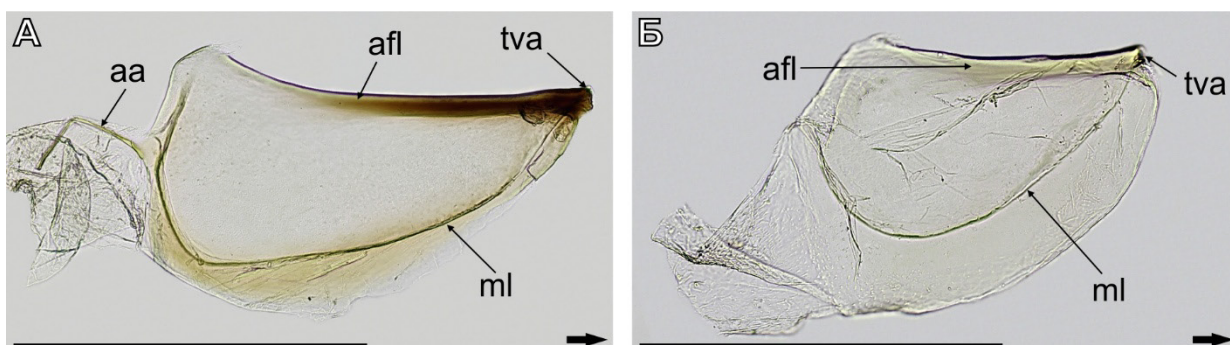


Рис. 3.2.12. Дев'ятий тергум. А – *M. atra*, Б – *P. brunnipes* (Myrmosinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Перший вальвіфер. Склерит має трикутну форму з увігнутим верхнім краєм. Аподема (**avf**) у вигляді невеликого бугорка (рис. 3.2.13).

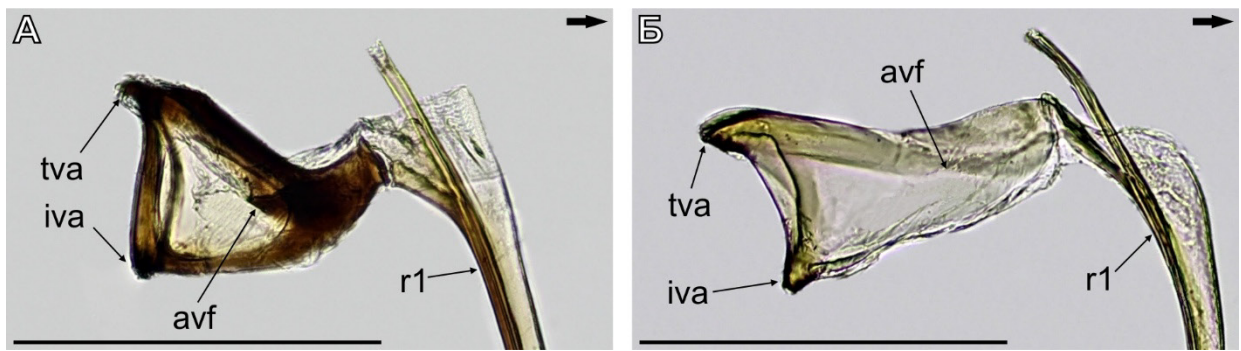


Рис. 3.2.13. Перший вальвіфер. А – *M. atra*, Б – *P. brunnipes* (Myrmosinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,25 мм.

Другий вальвіфер та третя стулка. У досліджених видів передня (**2vf-a**) та задня частини (**2vf-p**) другого вальвіфера рухливо з'єднані через суглоб (**vfa**), який розташований над післясуглобовою вирізкою (**ipo**). Верхній фланець (**dfl**) проходить по всій довжині верхнього краю задньої частини вальвіфера, а за суглобом другого вальвіфера (**vfa**) має трикутне розширення, верхній кут якого формує дорсоапикальний виріст (**dap**) (рис. 3.2.14).

Парамірмоза має добре розвинену суглобову западину (**pa**) базального суглоба (рис. 3.2.14 В), у мірмози вона значною мірою редукована (рис. 3.2.14 А). Передсуглобова вирізка (**ipr**) не виражена. Передні частини другого вальвіфера з'єднані між собою переднім мостом (**ab**) – склеротизованою ділянкою між двома вальвіферами (рис. 3.2.14 Б-Г). Вздовж переднього краю другого вальвіфера тягнеться другий раmus (**r2**) (рис. 3.2.14).

Субтермінальний відросток (**st**) у парамірмози відсутній, у мірмози залишається в формі невисокого гребеня, спрямованого всередину апарату жала (рис. 3.2.14 А). Мембранна лінія (**ml**) проходить по верхньому фланцю (**dfl**), лише у парамірмози вона дещо вигинається донизу на задній частині другого вальвіфера (рис. 3.2.14 В). Генітальна мембрана (**gm**) більш розвинена у мірмози (рис. 3.2.14 А). У мірмози нижній передній кут задньої частини другого вальвіфера має склеротизовану ділянку, яка дещо відокремлена вирізкою від задньої частини вальвіфера (рис. 3.2.14 А – біла стрілка).

Треті стулки (**3vv**) кріпляться через суглоб до другого вальвіфера біля заднього кута верхнього фланця (**dfl**). Передній сегмент (**3vv-p**) коротший за задній (**3vv-d**) (рис. 3.2.14 А, В). У мірмози задній сегмент біля основи розширений донизу (рис. 3.2.14 А), у парамірмози таке розширення відсутнє (рис. 3.2.14 В).

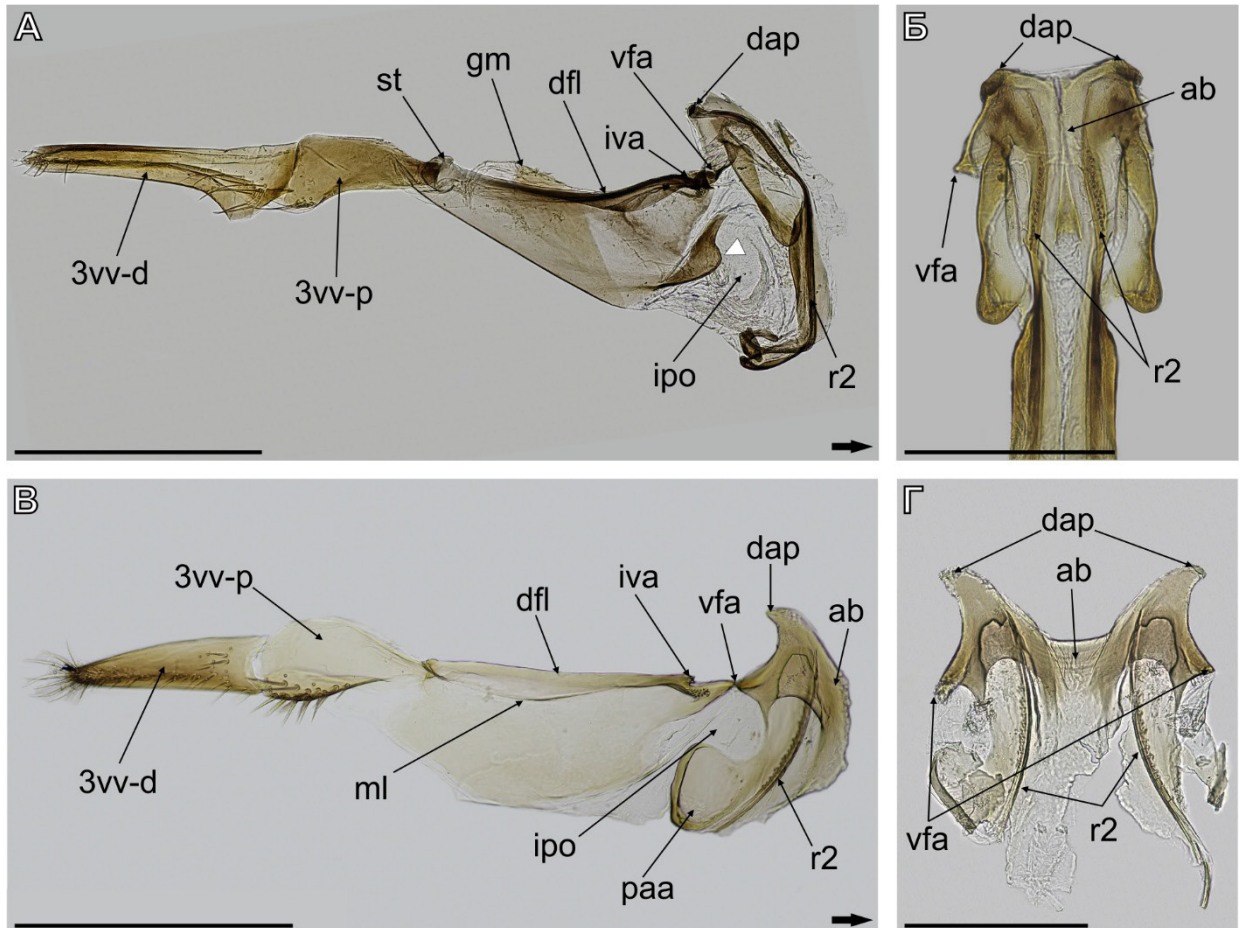


Рис. 3.2.14. Другий вальвіфер. А-Б – *M. atra*, В-Г – *P. brunripes* (Myrmosinae). А, В – вигляд збоку, Б, Г – вигляд спереду. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А, В – 0,5 мм, Б, Г – 0,25 мм.

Жало та фурка. Відносна довжина жала у мірмози значно більша за таку у парамірмози (рис. 3.2.15). Парамірмоза має рівномірно зігнуте донизу жало (рис. 3.2.15 Б), у мірмози вигин зміщений до бульбуса, а сам стрижень жала майже прямий, лише злегка зігнутий донизу (рис. 3.2.15 А). Бульбус (**bb**) та клапанна камера (**vc**) присутні, проте без чітко виражених меж (рис. 3.2.15). На перших стулках присутні вальвілії (**vlv**) (рис. 3.2.15 Б). Дорсо-медіальні ущільнення

(**dms**) на перших стулках (**1vv**) розвинені. Бокові суглобові відростки (**pra**) на другій стулці у парамірмози великі (рис. 3.2.15 Б), тоді як у мірмози вони значною мірою редуковані (рис. 3.2.15 А). На кінці першої стулки присутні кілька невеликих зубців. На другій стулці (**2vv**) зубці відсутні (рис. 3.2.15 А).

Фурка (**fu**) невелика, зігнута назад, має добре розвинені латеральні (**la**) та дорзальну (**da**) руки (рис. 3.2.15). У мірмози дорзальна рука значно більша за латеральні (рис. 3.2.15 А), у парамірмози вони майже однакові (рис. 3.2.15 Б).

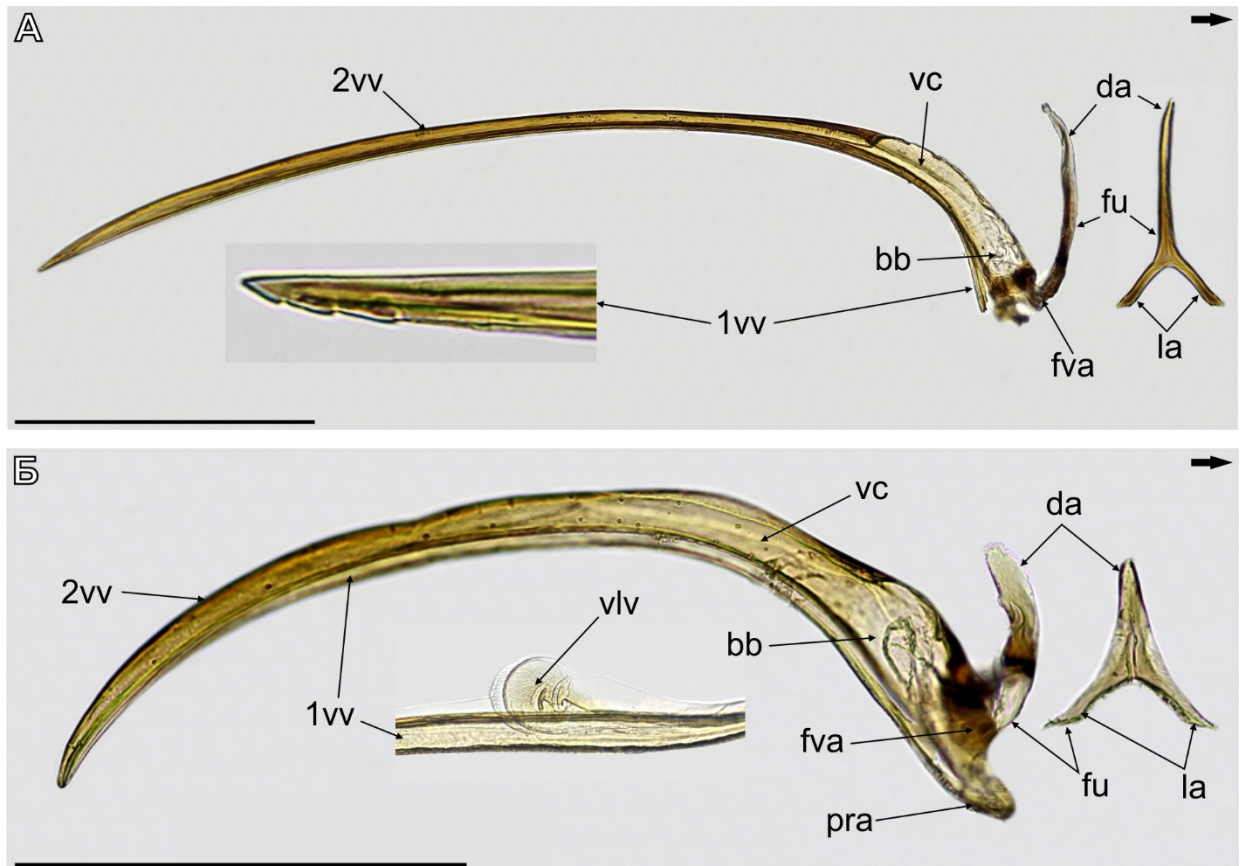


Рис. 3.2.15. Жало та фурка. А – *M. atra*, Б – *P. brunripes* (Myrmosinae). Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

3.2.4. Родина сапіги (Sapygidae)

Досліджені види: *Monosapyga clavicornis*, *Sapyga quinquepunctata*, *S. similis*, *Sapygina decemguttata* (Sapyginae).

Восьмий тергум. Спіракулярні пластини невеликі, у сапіги округлі (рис. 3.2.16 А), у моносапіги та сапігіни більш-менш трикутні (рис. 3.2.16 Б). Дихальце (**sp**) розташоване ближче до заднього верхнього кута пластики.

Передній гребінь (**mr**) добре виражений й має М-подібну форму (рис. 3.2.16). Біля медіального вигину гребня заходиться спрямована назад склеротизована ділянка. У сапіги та моносапіги вона посередині розділена на дві трикутні частини (рис. 3.2.16 А), у сапігінці ця ділянка суцільна й округла (рис. 3.2.16 Б).

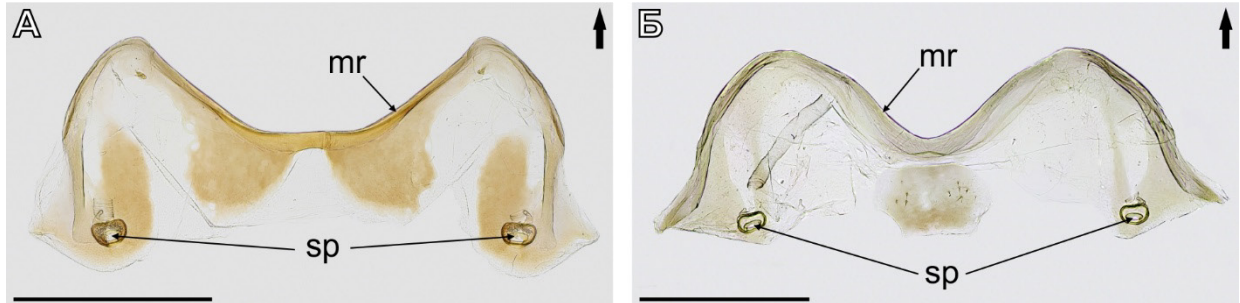


Рис. 3.2.16. Восьмий тергум. А – *S. quinquepunctata*, Б – *S. decemguttata*.

Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Дев'ятий тергум. Передній фланець (**afl**) дещо ввігнутий ближче до заднього краю. Мембранна лінія (**ml**) вигнута донизу (рис. 3.2.17). Анальна арка (**aa**) та анальна пластинка (**ap**) повністю відсутні.

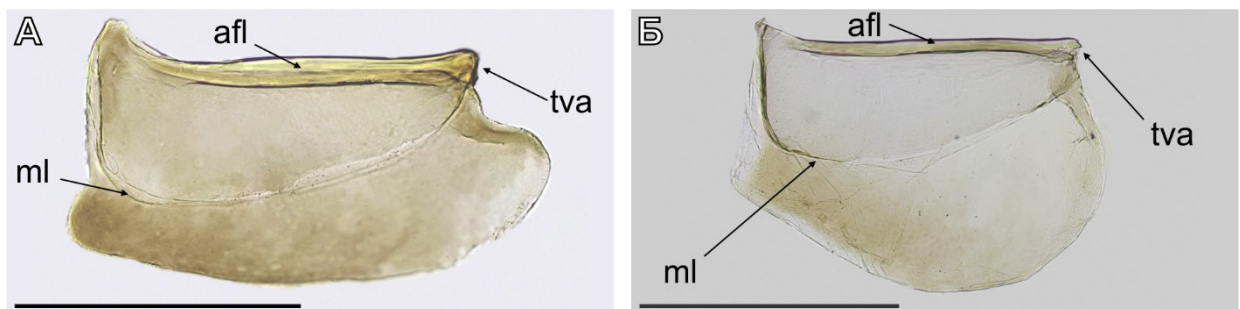


Рис. 3.2.17. Дев'ятий тергум. А – *M. clavicornis*, Б – *S. decemguttata*. Чорна

стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Перший вальвіфер. Склерит має форму вузького трикутника з дещо вигнутим верхнім краєм. Аподема (**avf**) присутня у вигляді спрямованого назад невеликого бугорка над терго-вальвіферним суглобом (**tva**) (рис. 3.2.18).

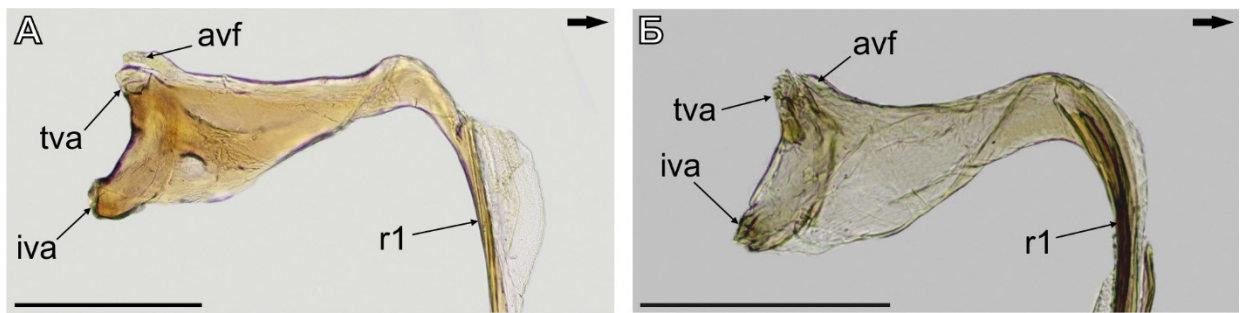


Рис. 3.2.18. Перший вальвіфер. А – *S. similis*, Б – *S. decemguttata*. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,25 мм.

Другий вальвіфер та третя стулка. Верхній фланець (**dfl**) проходить по всій довжині верхнього краю склерита. Передня частина вальвіфера (**2vf-a**) має дорсоапикальний відросток (**dap**) та суглобову западину (**paa**) (рис. 3.2.19). Між другим рамусом (**r2**) та передньою частиною вальвіфера, в районі суглобової западини, розвинена вузька передсуглобова вирізка (**ipr**). Нижній відросток із суглобовою западиною (**paa**) схожий за будовою у сапіг і моносапіг (рис. 3.2.19 А), однак дещо відрізняється від такого у сапігінні (рис. 3.2.19 Б), суглобова западина яких чітко виражена й оточена потовщеним кутикулярним валиком. Субтермінальний відросток (**st**) невиражений у всіх досліджених нами видів. Вигнута донизу лінія проходить від міжвальвіферного суглоба (**iva**) до заднього кута вальвіфера (рис. 3.2.19), проте вона не є мембранною лінією, так як мембрана від дев'ятого тергума до неї не приходить. Задня частина вальвіфера (**2vf-p**) розділена на нижню і верхню лопаті, ймовірно, саме по мембранній лінії (**ml**). У сапіги та моносапіги нижня лопать довга, загинається всередину вальвіфера майже сягаючи дорсоапикального відростка (**dap**) (рис. 3.2.19 А), тоді як у сапігінні вона коротка й, загинаючись, досягає лише міжвальвіферного суглоба (**iva**) (рис. 3.2.19 Б).

Треті стулки (**3vv**) кріпляться до нижньої лопаті задньої частини другого вальвіфера. Передній сегмент (**3vv-p**) короткий, і по нижньому краю має тонку склеротизовану ділянку, яка приєднується до вальвіфера (рис. 3.2.19). Задній сегмент (**3vv-d**) довгий, у сапіги й моносапіги має в передній частині виріст (**3vv-o**), спрямований вниз (рис. 3.2.19 А). Крім того, вільний кінець дистального

сегмента третіх стулок (**3vv-d**), на відміну від інших досліджених нами видів, не має явних трихоїдних сенсил (рис. 3.2.19) (Kumpanenko et al., 2019).

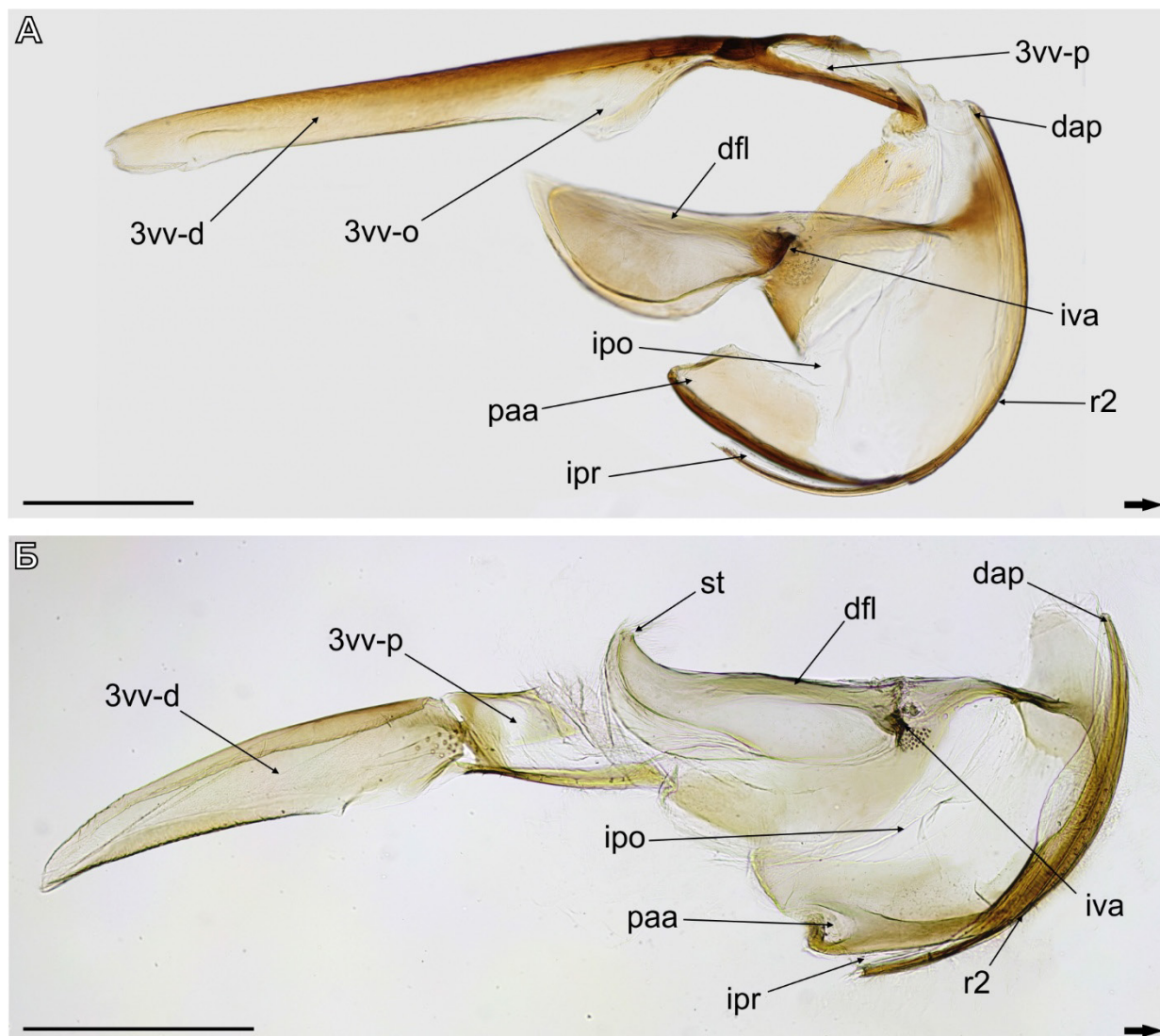


Рис. 3.2.19. Другий вальвіфер. А – *S. quinquepunctata*, Б – *S. decemguttata*. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

Жало і фурка. У сапіги і моносапіги передня половина жала вигнута, однак приблизно від середини жало пряме і лише його кінець трохи зігнутий донизу (рис. 3.2.20 А). У сапігіни жало більш-менш рівномірно вигнуте донизу (рис. 3.2.20 Б). У всіх досліджених нами видів бульбус (**bb**) в основі другої стулки (**2vv**) слабо вражений, клапанна камера (**vc**) повністю редукована. Суглобові відростки (**pra**) розвинені. Зверху перед ними знаходиться фурко-вальвіферний суглоб (**fva**) (рис. 3.2.20). У сапіг і моносапіг на прямій ділянці жала друга стулка (**2vv**) охоплює з боків перші стулки (**1vv**) (рис. 3.2.20 А). У сапігіни друга стулка

(**2vv**) охоплює перші стулки (**1vv**) лише в задній третині жала (рис. 3.2.20 Б). Задній кінець другої стулки (**2vv**) у сапіги і моносапіги має поперечні гребені, у сапігінні такі структури відсутні (рис. 3.2.20). У досліджених нами видів кінці перших стулок знизу без зубців. У сапіги і моносапіги перші стулки в задній третині веретеноподібно розширені. У сапігінні кінчики перших стулок трикутно розширені, і від їх нижнього кута по зовнішньому краю йде прозорий гребінь. Вальвілії (**vlv**) повністю редуковані у всіх представників родини (Oeser, 1961; Quicke et al., 1992; Kumpanenko & Gladun, 2024). Дорсо-медіальні (**dms**) та медіо-вентральні ущільнення (**mvs**) на перших стулках розвинені слабо або повністю відсутні (рис. 3.2.20).

У сапіги і моносапіги фурка (**fu**) злегка зігнута, без поздовжнього кіля на дорзальній руці (**da**) (рис. 3.2.20 А). У сапігінні – більш пряма з лопаточкоподібною дорзальною рукою (**da**) (рис. 3.2.20 Б). Бокові руки (**la**) у всіх досліджених нами видів дуже короткі (рис. 3.2.20).

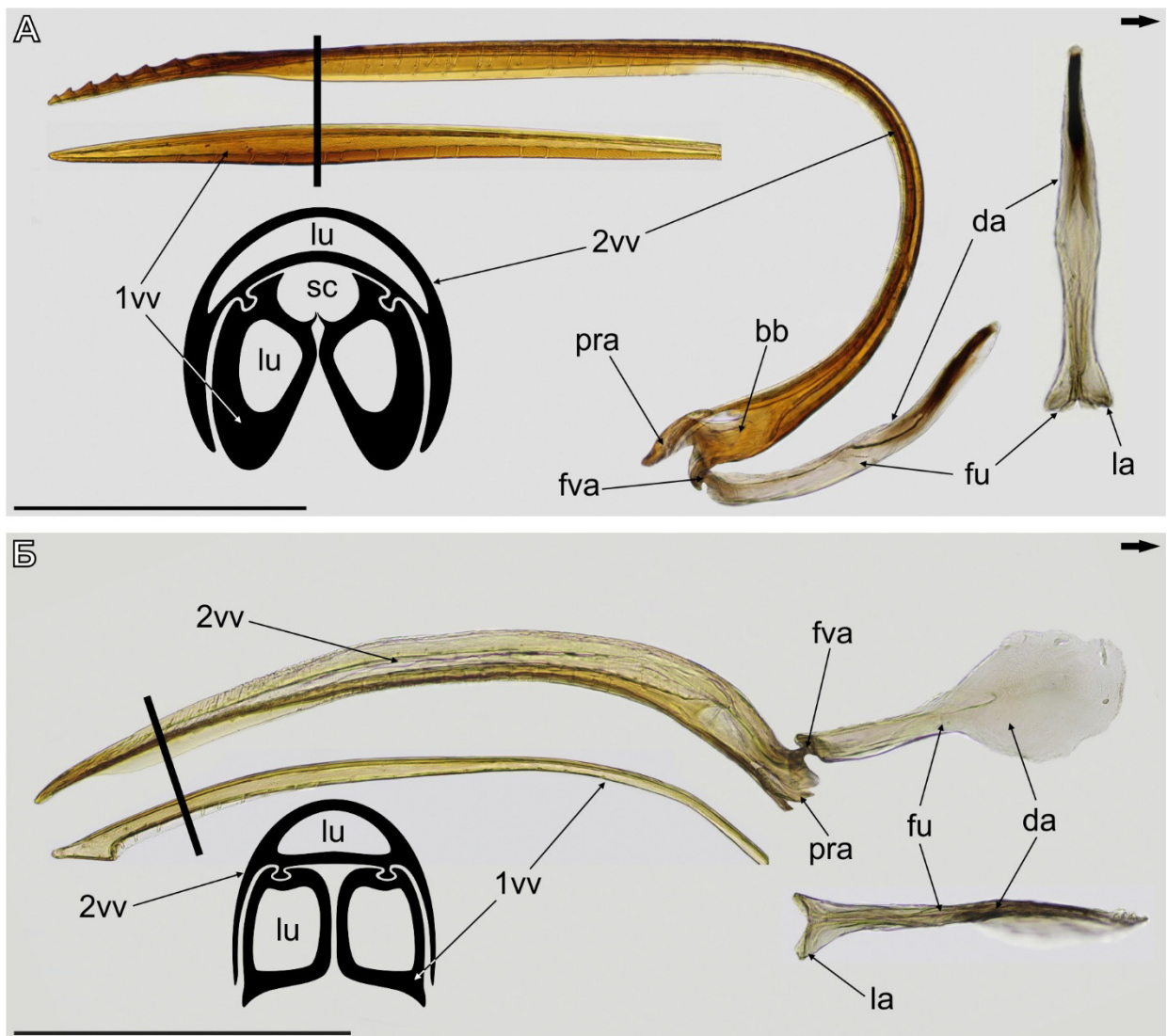


Рис. 3.2.20. Жало та фурка. А – *S. quinquepunctata*, Б – *S. decemguttata*. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: 0,5 мм.

3.3. Особливості будови апарату жала у представників родин Scoliidae, Tiphiidae та Vespidae (у якості зовнішніх груп)

3.3.1. Родина сколії (Scoliidae)

Досліджені види: *Colpa quinquecincta*, *Regiscolia maculata*, *Scolia flaviceps*, *S. hirta*, *S. sexmaculata* (Scoliinae).

Восьмий тергум. Склерит, як і в більшості інших досліджених нами комах має добре виражені спіракулярні пластинки та передній гребінь (**mr**). Від медіальної ділянки переднього гребеня в задньому напрямку відходить серединна пластинка, яка відокремлена від спіракулярних пластин вузькими

мембранними вирізками. Медіальна ділянка гребеня аркоподібно вигнута, і латеральні ділянки вигину утворюють передні кути восьмого тергуму, від яких починаються мембранні вирізки між серединною і спіракулярними пластинками. Дихальце (**sp**) знаходиться майже по центру спіракулярної пластинки (рис. 3.3.1).

Дев'ятий тергум. Напівтергіти за формою наближені до шестикутників. У досліджених нами видів добре розвинута широка і коротка анальна арка (**aa**), яка з'єднує напівтергіти. Анальна пластинка (**ap**) редукована, інколи лише по боках залишаються її невеликі вузькі склеротизовані ділянки.

По верхньому краю напівтергіта проходить передній фланець (**afl**). Мембранна лінія (**ml**) починається від переднього верхнього кута фланця, й доходить майже до початку анальної арки (**aa**), де розділяється на дві гілки. Одна гілка (з мембраною) продовжується на анальну арку, інша йде до верхнього заднього кута напівтергіта, де розширюється й утворює невелику латеральну лопать (**ll**). Передній нижній край напівтергіта загнутий всередину (рис. 3.3.1).

Перший вальвіфер. Склерит трикутної форми. Аподама (**avf**) добре розвинена, трикутної форми, розташована ближче до терго-вальвіферного суглоба (**tva**) й спрямована назад (рис. 3.3.1).

Другий вальвіфер та третя стулка. Другий вальвіфер розділений на дві частини: передню (**2vf-a**) та задню (**2vf-p**). Нижній край передньої частини другого вальвіфера (**2vf-a**) формує відросток із суглобовою западиною (**pa**) базального суглоба (**ba**). Зверху передня частина другого вальвіфера (**2vf-a**) закінчується дорсоапикальним відростком (**dap**). Післясуглобова вирізка (**ipo**) вузька, майже однакової ширини по всій довжині. По верхньому краю склерита проходить верхній фланець (**dfl**). Над післясуглобовою вирізкою верхній фланець має потоншення, що утворює рухливе з'єднання (**vfa**), поруч знаходиться суглобовий бугорок міжвальвіферного суглоба (**iva**). Від заднього краю верхнього фланця відходить субтермінальний відросток (**st**). Нижче субтермінального відростка (**st**) до задньої частини другого вальвіфера прикріплюється третя стулка (**3vv**), яка розділяється на передній (**3vv-p**) та

задній сегменти (**3vv-d**). Передній сегмент значно коротший заднього (рис. 3.3.1).

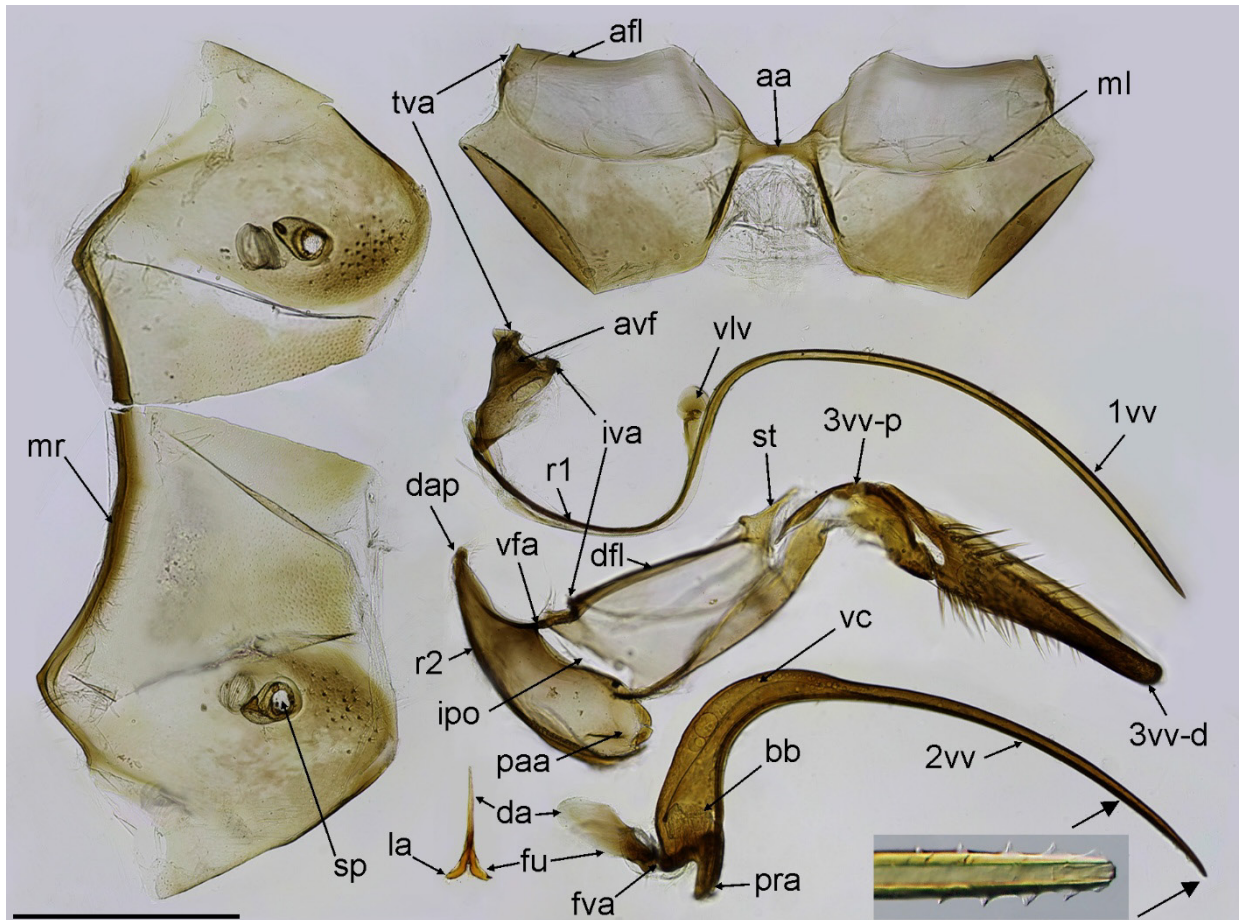


Рис. 3.3.1. Елементи апарату жала *S. sexmaculata*. Шкала: 0,5 мм.

Жало і фурка. Жало, недалеко від кінця клапанної камери (**vc**), зігнуте майже під кутом в 90° донизу. В основі другої стулки (**2vv**) добре вражені бульбус (**bb**) і клапанна камера (**vc**). Спереду і нижче бульбуса є добре розвинені суглобові відростки (**pra**), які із суглобовими западинами (**paa**) других вальвіферів формують базальний суглоб (**ba**). Зверху перед бульбусом знаходиться фурко-вальвіферний суглоб (**fva**). Задній кінець другої стулки по боках має ряд трикутних зубців, спрямованих вентро-латерально. Перша стулка також на кінчику має ряд зубців, розташованих латерально, вершини яких спрямовані вперед. Вальвілії (**vlv**) на перших стулках присутні. Дорсо-медіальні ущільнення (**dms**) слабо розвинені.

Фурка (**fu**) невелика, пряма. Бокові руки (**la**) значно коротші дорзальної руки (**da**). Дорзальна рука сплюснена з боків, витягнуто-овальна (рис. 3.3.1).

3.3.2. Родина тифії (Tiphidae)

Досліджені види: *Pseudotiphia fulvipennis*, *Tiphia femorata*, *T. unicolor* (Tiphinae).

Восьмий тергум. Тергум складається з двох спіракулярних пластинок, з'єднаних жорстким переднім гребенем (**mr**), який утворює передній край склерита. Латеральніше передніх кутів жорсткий гребінь сягає лише середини переднього краю спіракулярних пластинок. На нижньому краю кожної пластики також присутній потовщений гребінь, що вільно виступ вперед. Дихальце (**sp**) зміщене до заднього краю спіракулярної пластики (рис. 3.3.2).

Дев'ятий тергум. Анальна арка (**aa**) відсутня, тому тергум складається з двох окремих напівтергітів. Також повістю редукована анальна пластинка (**ap**). Передній фланець (**afl**) проходить по верхньому краю напівтергіта від терговальвіферного суглоба (**tva**) до заднього краю склерита. Від суглоба до середини верхнього краю напівтергіта фланець має вигляд гребеня, однак у задній частині він розширюється і сплющується. Мембранна лінія (**ml**) починається від переднього верхнього кута фланця, відхиляється донизу й доходить до середини заднього краю напівтергіта (рис. 3.3.2).

Перший вальвіфер. Вальвіфер має форму трикутника з сильно увігнутою верхньою стороною. Аподама (**avf**) коротка й широка, тягнеться вздовж верхнього краю (рис. 3.3.2).

Другий вальвіфер та третя стулка. Передня частина другого вальвіфера (**2vf-a**) широка. В її нижній частині знаходиться суглобова западина (**раа**), а її верхня частина формує дорсоапикальний відросток (**dap**), вершина якого спрямована назад. Післясуглобова вирізка (**ipo**) зверху широка і звужується донизу. Верхній фланець (**dfl**) проходить по верхньому краю вальвіфера й має спрямований всередину гребінь, який дуже сильно розвинений в передній частині. Суглобовий бугорок міжвальвіферного суглоба (**iva**) знаходиться над

заднім краєм післясуглобової вирізки (**ipo**). Поле сенсил (**sf**) розташоване на невеликій склеротизованій ділянці в післясуглобовій вирізці, в її верхньому задньому куті. Субтермінальний відросток (**st**) слабо виражений. Генітальна мембрана (**gm**) має склеротизовану ділянку над жалом.

До заднього краю верхнього фланця через суглоб прикріплюється третя стулка (**3vv**). Передній сегмент (**3vv-p**) короткий і широкий, задній сегмент (**3vv-d**) значно довший за передній (рис. 3.3.2).

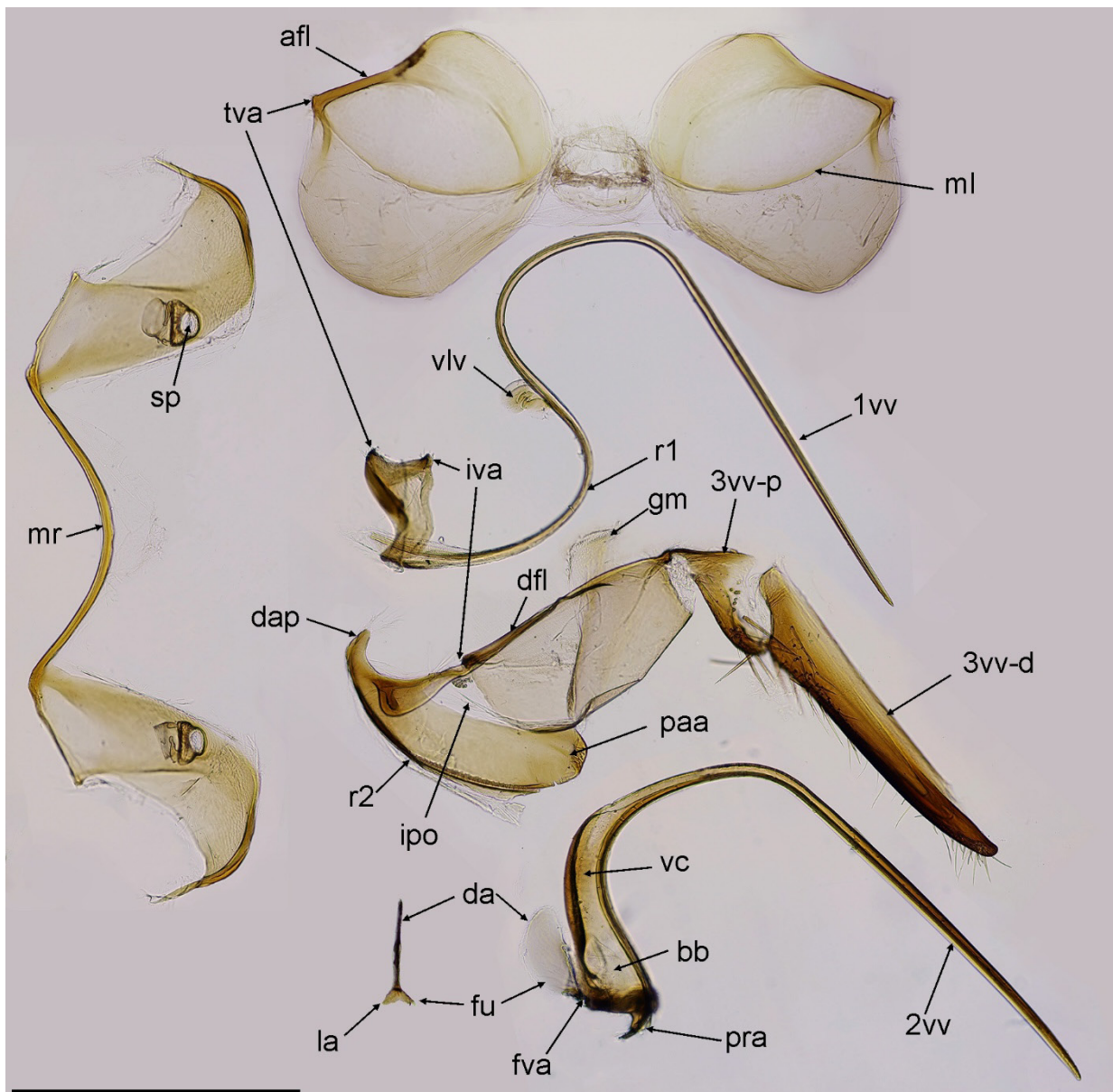


Рис. 3.3.2. Елементи апарату жала *T. femorata*. Шкала: 0,5 мм.

Жало і фурка. Жало в передній половині S-подібно вигнуте, однак, приблизно від середини, воно більш-менш пряме. Біля основи другої стулки

(2vv) є добре виражений бульбус (**bb**), який продовжується в клапанну камеру (**vc**). Спереду і нижче бульбуса наявні короткі суглобові відростки (**pra**). На початку бульбуса знаходиться фурко-вальвіферний суглоб (**fva**). Задній кінець другої стулки з неглибокою поперечною борозенкою. Кінчик першої стулки знизу має кілька зубчиків, вершини яких спрямовані вперед. Вальвілії (**vlv**) на перших стулках розвинені. Дорсо-медіальні ущільнення (**dms**) розвинені, ближче до кінця жала вони дотикаються один до одного.

Дорзальна рука (**da**) фурки (**fu**) сплющена з боків і напівкругла в латеральній проєкції зверху. Бокові руки (**la**) дуже короткі (рис. 3.3.2).

3.3.3. Родина складчастокрилі оси (Vespidae)

Досліджені види: *Allodynerus rossii*, *Ancistrocerus nigricornis*, *Eumenes coronatus*, *E. pedunculatus*, *Microdynerus parvulus*, *Pterocheilus phaleratus*, *Stenodynerus bluethgeni*, *Symmorphus murarius* (Eumeninae), *Polistes gallicus*, *P. opinabilis* (Polistinae), *Dolichovespula saxonica*, *Vespa crabro*, *Vespula germanica*, *V. rufa*, *V. vulgaris* (Vespinae), *Discoelius dufourii* (Zethinae).

Восьмий тергум. Спіракулярні пластинки півовальні. Передній гребінь (**mr**) тягнеться майже вздовж всього переднього краю тергума, лише на спіракулярних пластинках дещо відходить від краю та розгалужується. Медіальна частина переднього гребня рівномірно вигнута назад й у деяких видів (наприклад у *S. murarius*) має вузьку склеротизовану ділянку вздовж заднього краю. Дихальце (**sp**) знаходиться майже по центру спіракулярної пластинки (рис. 3.3.3).

Дев'ятий тергум. Верхні краї напівтергітів майже прямі, з лише загнутими доверху задніми кутами, а нижні краї округлі. Чітко виражений передній фланець (**afl**) проходить від терго-вальвіферного суглоба (**tva**) по верхньому краю напівтергіта до його заднього кута. Мембранна лінія (**ml**) на відтинку від терго-вальвіферного суглоба (**tva**) і майже до заднього краю напівтергіта більш-менш пряма. Біля заднього краю вона вигинається доверху й доходить на

найвищої точки загнутого доверху заднього кута напівтергіта, де утворює латеральну лопать (II).

У досліджених видів анальна арка (**aa**), що з'єднує напівтергіти, посередині перервана. Анальна пластинка (**ap**) присутня, медіально розділена на дві бокові частини вузькою мембранною зоною (рис. 3.3.3).

Перший вальвіфер. Склерит трикутної форми. Аподема (**avf**) не розвинена (рис. 3.3.3).

Другий вальвіфер та третя стулка. Передня частина другого вальвіфера (**2vf-a**) формує дорсоапикальний відросток (**dap**). Відросток (**pa**), що формує з'єднання з другою стулкою (**2vv**) присутній без суглобової западини. Таким чином, з'єднання між другим вальвіфером і другою стулкою сформоване не суглобом, а завдяки тяжам еластичної кутикули. Післясуглобова вирізка (**ipo**) у досліджених видів значно відрізняється за формою. Верхній фланець (**dfl**) добре розвинутий й проходить вздовж верхнього краю вальвіфера. Біля бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**) знаходиться поле сенсил (**sf**). Субтермінальний відросток (**st**) добре розвинений. Відразу під ним до вальвіфера прикріплюється третя стулка (**3vv**). Треті стулки хоча й складаються з двох сегментів, поділ на ці сегменти можна провести лише по ділянці потоншеної кутикули (у досліджених Eumeninae, Zethinae та більшості Vespinae), а у деяких видів ця ділянка відсутня (у досліджених Polistinae та *D. saxonica*). У видів, у яких можливо розрізнити сегменти стулок, передній сегмент (**3vv-p**) довший за задній (**3vv-d**) (рис. 3.3.3).

Жало і фурка. Жало або слабо зігнуте донизу, або майже відразу за бульбусом має більш виражений згин, тоді як задня його частина пряма. Бульбус (**bb**) в основі другої стулки (**2vv**) слабо виражений, як і клапанна камера (**vc**). Суглобові відростки (**pra**) присутні у вигляді спрямованих вперед трикутних виростів нижніх кутів другої стулки, але вони не формують суглоб та з'єднані з другим вальвіфером завдяки тяжам еластичної кутикули. Над бульбусом знаходиться фурко-вальвіферний суглоб (**fva**). Друга стулка в кінці клапанної камери (**vc**) має непарний клапан (**fvd**), що закриває отрутовивідну протоку від

каналу жала. Вальвілії (**vlv**) на перших стулках відсутні. Дорсо-медіальні ущільнення (**dms**) розвинені. Кінці перших стулок мають кілька невеликих зубців, кінець другої стулки без зубців.

Фурка (**fu**) невелика, рівномірно зігнута. Бокові руки (**la**) приблизно такої ж довжини, як і дорзальна рука (**da**), у деяких видів (наприклад у *P. gallicus*) дещо довші за неї. Дорзальна рука може мати округлу сплюснену з боків вершину або кіль по верхньому краю (у *V. crabro*) (рис. 3.3.3).

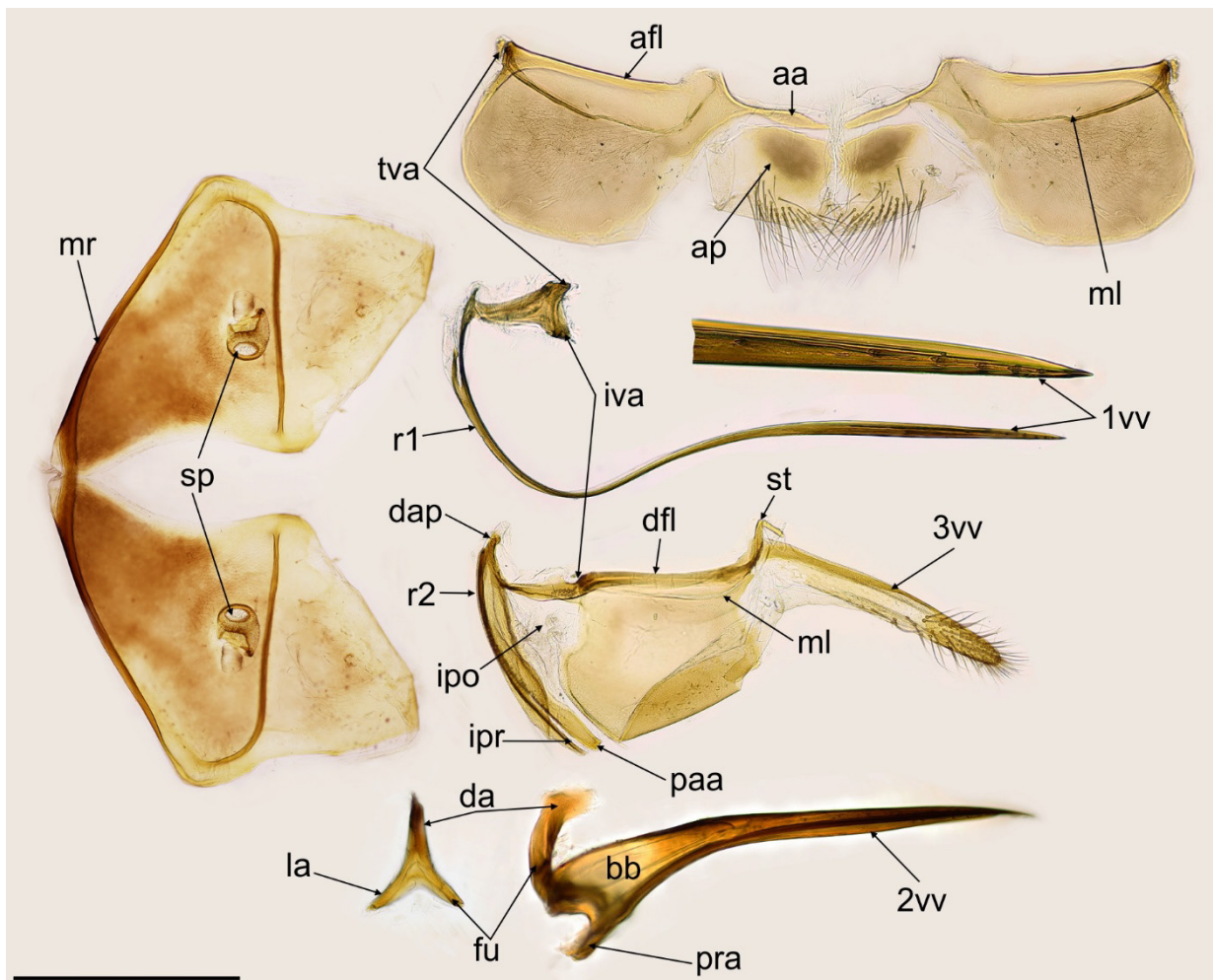


Рис. 3.3.3. Елементи апарату жала *D. saxonica*. Шкала: 0,5 мм.

3.4. Обговорення та висновки

Наші дослідження показали, що представники різних родин надродини Pompiloidea мають значні відмінності у будові апаратів жала. Окрім того в деяких випадках нами виявлені значні відмінності на рівні підродин, триб і

родів, що можна використовувати як таксономічні ознаки. З іншого боку, показано, що певні специфічні ознаки можуть бути характерними для представників кількох родин.

Функція восьмого тергума (T8) полягає в опорі та стабілізації для всього апарату жала під час його рухів. Тому серед досліджених видів у різних родинах він має різну будову, яка, з однієї сторони, відповідає будові решти апарату жала, а з іншої – виконує свої функції. Адже ширина і ступінь склеротизації медіальної ділянки восьмого тергума, а також наявність додаткових ребер чи гребенів на спіракулярних пластинах, забезпечують більш жорстку опору під час викидання жала, та, ймовірно, збільшує «пробивну силу» (ефективність) жала й влучність ужалення.

У представників родини дорожніх ос (Pompilidae) унікальними особливостями будови є: *розширена* анальна арка, редукція нижньої частини другого вальвіфера з суглобовою западиною до невеликої лускоподібної пластинки та наявність клапана, що закриває отрутовивідний канал у другій стулці жала. Серед досліджених видів анальна арка присутня лише у представників родин сколій (Scoliidae) та складчастокрилих ос (Vespidae), а також у *M. atra* (Myrmosidae). Однак у сколій анальна арка коротка та потовщена, проте без зрослих верхніх задніх кутів дев'ятих напівтергітів. У складчастокрилих ос анальна арка може бути присутня або як вузька відокремлена від анальної пластинки структура (приклад, рис. 3.3.3), або як більш широка, повністю (без швів) злита з анальною пластинкою (наприклад у *S. murarius*). Проте в обох випадках вона посередині розділена мембраною і не має подібної до помпілід будови. У *M. atra* анальна арка має вигляд дуже вузької слабосклеротизованої смужки.

Крім дорожніх ос редукція нижньої частини другого вальвіфера є характерною для складчастокрилих ос (Vespidae), проте вона не виглядає як лускоподібна пластинка, а зникає лише сама суглобова западина. Таким чином, з'єднання другої стулки з другим вальвіфером відбувається через тяж еластичної кутикули. Це, ймовірно, забезпечує досить швидкий викид жала.

Серед досліджених нами комах, окрім дорожніх ос, клапан, який перекриває отрутовивідну протоку присутній лише у веспід (Vespidae), проте на відміну від дорожніх ос він має овальну форму та розташований ближче до середини другої стулки. Відмінності в розташуванні клапанів у представників вказаних родин, ймовірно, свідчать про незалежне виникнення цієї структури в процесі еволюції.

Певні особливості будови апарату жала дорожніх ос є характерними і для представників кількох інших досліджених нами родин. До них можна віднести: наявність анальної пластинки, приєднання третіх стулок нижче мембранної лінії другого вальвіфера, редукція бульбуса, відсутність клапанної камери на другій стулці, відсутність вальвілій, а також зубців на кінцях перших стулок.

Крім того нами виявлені деякі особливості будови апаратів жала в дорожніх ос на рівні підродин, триб і родів.

До таких особливостей можна віднести зростання других вальвіферів біля субтермінального відростка через склеротизований місточок, що є характерним для абсолютної більшості дорожніх ос. Однак у представників підродини церопалін (Ceropalinae) вальвіфери з'єднані через мембранозну кутикулу. Серед представників підродини Pompilinae лише представники триби Aroginі (наприклад *A. pollux*, рис. 3.2.4 Е) мають мембранозне з'єднання між вальвіферами.

Проксимальний сегмент третіх стулок має гофровану поверхню у представників підродин Persinae та Pompilinae, однак у Ceropalinae така мікроскульптура відсутня.

Більшість досліджених нами помпілід мають добре розвинені дорсо-медіальні ущільнення на перших стулках жала, які, утворюючи склепіння, закривають отрутовивідний канал ближче до кінця стулки (рис. 3.2.5 Г). У Ceropalinae вказані ущільнення не розвинені і отрутовивідний канал зверху не замкнений. Ймовірно, це пов'язано з екологією представників підродини Ceropalinae, які є клептопаразитами інших дорожніх ос і не полюють на павуків.

У більшості досліджених нами видів дорожніх ос на першому вальвіфері присутня добре розвинена аподема (**avf**). Однак у представників підродини *Ceropalinae* а також *A. pollux* (*Pompilinae*) ця аподема або слабо виражена, або повністю відсутня (рис.3.2.3 В-Г). Ймовірно, це пов'язане з особливостями використання жала.

Досліджені види роду *Deuteraenia* мають жало хвилястої форми, на відміну від інших представників підродин *Pepsinae* та *Pompilinae*. Можливо це пов'язано з місцем ужалення під час паралізації павука, однак дослідження екології даного роду нам невідомі. Схожу форму жала мають деякі представники мурах (Hermann, 1975; Kugler, 1978a).

Деякі специфічні ознаки, характерні для будови апарату жала дорожніх ос, незалежно виникли у представників філогенетично віддалених родин. Як і дорожні оси, *Scolecbythidae* мають закритий отрутовивідний канал (Quicke et al., 1994). А сколії характеризуються наявністю великої аподеми на першому вальвіфері (**avf**).

У немок (*Mutillidae*) унікальними особливостями будови апарату жала є: наявність передньої аподеми другого вальвіфера (рис. 3.2.9) та спіральна форма жала (рис. 3.2.10). У всіх інших досліджених нами видів передня аподема відсутня. Проте в досліджені Генрі Германна (Hermann, 1968a, 1975) на зображеннях апарату жала у *Dasymutilla occidentalis* (*Mutillidae*, *Sphaerophthalminae*) передня аподема другого вальвіфера відсутня. На жаль, ми не мали можливостей дослідити представників підродини *Sphaerophthalminae*. На нашу думку, рисунок в роботі Г. Германа може бути неточним, позаяк ця аподема в інших немок є місцем, де починаються функціонально важливі м'язи M_8 та M_{10} . З іншого боку, є ймовірність, що в родині *Mutillidae* певні морфологічні відмінності у будові апаратів жала існують на рівні підродин.

Подібний за формою до спірального жала немок яйцеклад є характерним для деяких представників паразитичних перетинчастокрилих, наприклад горіхотворки *Ibalia rufipes* (Ronquist & Nordlander, 1989), проте в цих комах спіраль жала закручена в протилежному ніж в немок напрямку. Дещо схожу з

немками форму жала мають також сапіги та тифії (рис. 3.2.20 А, 3.3.2). Функціональне значення такої форми жала ми обговоримо у розділі 5.

Низка особливостей будови апарату жала у немок є характерною і для представників інших, у тому числі філогенетично віддалених родин, що може вказувати на конвергентне походження таких структур. Йдеться про збільшену фурку (рис. 3.2.10), дуже короткий проксимальний сегмент третіх стулок (рис. 3.2.9) та генітальну мембрану з ділянками склеротизації.

Збільшена фурка є характерною також для сапіг (рис. 3.2.20), проте у цих комах лише дорзальна рука сильно видовжена, тоді як латеральні – сильно вкорочені. Натомість у немок видовжені як дорзальна рука фурки, так і латеральні руки.

Короткий проксимальний сегмент третіх стулок характерний окрім немок також для сапіг, сколій та тифій. Іншими дослідниками короткий проксимальний сегмент третіх стулок описаний і в деяких представників надродини хризидоїдних ос (*Chrysidoidea*) (Evans et al., 1979; Barbosa et al., 2021) та тинід (*Thynnidae*) (Oeser, 1961; Hermann, 1975).

Склеротизація на генітальній мембрані присутня крім немок також і у тифій (*Tiphiidae*). Ймовірно, у представників цих родин генітальна мембрана утримує жало в спіральній формі, оскільки при її пошкодженні жало розпрямляється.

На рівні підродин родини *Mutillidae* відмінності стосуються форми передньої аподеми та фурки. Так у мутілін (*Mutillinae*) латеральні руки фурки дуже довгі, тоді як дорзальна коротка, на відміну від дасилабрин (*Dasylabrinae*) та мирмілін (*Myrmillinae*), у яких довжина обох рук майже однакова.

У досліджених нами мірмоз (*Myrmosidae*) унікальною особливістю є наявність склеротизованої ділянки в мембранозній кутикулі, що з'єднує спереду другі вальвіфери – переднього мосту. Також, функціонально важливою особливістю будови апарату жала є наявність рухливого з'єднання між передньою і задньою частинами другого вальвіфера (рис. 3.2.14), який також присутній і у досліджених нами видів сколій (*Scoliidae*). Функція цього з'єднання буде описана в розділі 5.

На жаль, ми мали можливість дослідити лише два види з однієї підродини мірмозид. Через відсутність матеріалів по представникам іншої підродини ми не маємо даних для порівняння будови апарату жала між підродинами.

Для сапіг (Sapygidae) важко виділити якісь загальні для всіх представників родини унікальні особливості будови, позаяк апарат жала у підродини федченкіїн (Fedtschenkiinae) дуже відрізняється від такого у сапігін (Sapyginae). Проте окремі морфологічні особливості все ж є спільними для представників обох підродин, а саме: збільшена фурка, відсутність вальвілій на перших стулках та редукція бульбуса з клапанною камерою другої стулки (Тобиас, 1965).

Як вказано вище, збільшена фурка характерна і для представників родини немок (Mutillidae). Відсутність вальвілій на перших стулках, так же як і редукція бульбуса та клапанної камери, характерні для видів жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) із впорскуючим типом введення отрути (van Marle & Piek, 1986), таких як дорожні (Pompilidae) та складчастокрилі оси (Vespidae).

У представників підродини сапігін (Sapyginae) є унікальні особливості будови апарату жала, відмінні від інших жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata), в тому числі й федченкії (Fedtschenkiinae). До таких ознак можна віднести розділення задньої частини другого вальвіфера на вентральну і дорзальну лопаті (рис. 3.2.20), відсутність сенсил на кінцях третіх стулок (рис. 3.2.19) та наявність поперечних гребенів («зазубреність») на кінці другої стулки (2vv) (рис. 3.2.20 A).

Поперечні гребені на другій стулці відсутні у сапігіни (*S. decemguttata*). Ймовірно, це пов'язане з еволюцією взаємовідносин між хазяїном і клептопаразитом, про що буде обговорено в іншому розділі нижче. Владимир Тобиас (1965) пов'язує відсутність сенсил на кінцях третіх стулок та «зазубреність» другої стулки з екологічними особливостями сапіг, а саме з відкладанням яєць через перетинку гніздової комірки бджоли. Так, на його думку, «зазубреність» вершини жала пов'язана, ймовірно, з пропилюванням

перетинки гніздової комірки, а відсутність сенсил з тим, що ці комахи не обмацують жертву третіми стулками.

Розділення задньої частини другого вальвіфера на вентральну і дорзальну лопаті, на нашу думку, пов'язане з формою жала, що наближена до спіральної (рис 3.2.20 А). У сапігін (*S. decemguttata*) розділення менш виражене, ніж у інших досліджених нами видів сапігін (Sapyginae), до того ж жало зігнуте донизу більш-менш рівномірно і фурка має лопатоподібну форму. Крім сапігін (Sapyginae) подібну форму жала мають тифії (Tiphidae) (рис. 3.3.2). Проте у них відсутнє розділення задньої частини другого вальвіфера на дорзальну і вентральну лопаті.

Таким чином, представники різних родин помпілоїдних ос (Pompiloidea) мають цілу низку функціонально важливих відмінностей щодо будови апарату жала. Форма жала, як і особливості будови скелету його апарату, очевидно пов'язані з особливостями екології, біології і етології видів, які відносяться до тієї чи іншої родини. Схожість екології, біології і етології у представників філогенетично віддалених груп може призводити до незалежного виникнення в апараті жала схожих структур, що виконують схожі функціональні завдання.

РОЗДІЛ 4

М'ЯЗОВА СИСТЕМА АПАРАТУ ЖАЛА У ПРЕДСТАВНИКІВ ДОСЛІДЖЕНИХ РОДИН

Дослідження м'язової системи апарату жала є важливим для розуміння як рухів склеритів так і всього апарату жала в цілому. Розуміння функціонування скелетно-м'язового апарату жала дозволяє зробити висновки щодо його рухливих можливостей, його використання, і відповідно, щодо особливостей екології, біології та поведінки виду.

Положення і розміри м'язів у деяких випадках суттєво відрізняються у представників різних родин, що досліджені нами, але все ж їх гомологія зберігається. Ми переважно використовували нумерацію м'язів за роботою Ларса Вільгельмсена (Vilhelmsen, 2000), що була присвячена дослідженню м'язового апарату в сидячечеревних перетинчастокрилих (Symphyta). В деяких випадках ми доповнили та дещо змінили, відповідно до власних досліджень (Kumpanenko & Gladun, 2018), вище згадану нумерацію через відмінності у будові апарату жала у сидячечеревних (Symphyta) і жалоносних (Aculeata) перетинчастокрилих.

4.1. Загальний огляд м'язової системи апаратів жала у досліджених видів комах

Загалом в апаратах жала у досліджених нами видів знайдено 12 м'язів, серед яких один непарний, а решта парні. Парний м'яз M_1 за Ларсом Вільгельмсеном (Vilhelmsen, 2000), який у сидячечеревних починається на сьомому стернумі та закінчується на першій стулці у досліджених нами видів відсутній.

М'яз M_2 (восьмий тергум – дев'ятий тергум) – невеликий парний м'яз, що починається на передньому гребні восьмого тергума і закінчується на верхньому задньому куті дев'ятого напівтергіта (рис. 4.1.1 В).

М'яз M_3 (восьмий тергум – дев'ятий тергум) – парний широкий м'яз трикутної форми із звуженим початком та широким закінченням. Починається на передньому гребені восьмого тергума, латеральніше від м'яза M_2 . Закінчується на мембранній лінії зовні дев'ятого напівтергіта, однак у представників різних родин місце приєднання до мембранної лінії дещо відрізняється (рис. 4.1.1 Б-В).

М'яз M_4 (восьмий тергум – перший вальвіфер) – парний довгий м'яз, який починається на восьмому тергумі, недалеко від дихальця, і приєднується до аподеми першого вальвіфера (**avf**) (рис. 4.1.1 В).

М'яз M_5 (дев'ятий тергум – другий вальвіфер) – довгий парний м'яз, який на своєму початку огинає задній верхній кут дев'ятого напівтергіта. Таким чином, місце прикріплення м'яза розташоване як на зовнішній, так і на внутрішній поверхні напівтергіта. Закінчується по верхньому фланцю другого вальвіфера. Зона прикріплення простягається вздовж верхнього краю передньої частини другого вальвіфера (рис. 4.1.1 А-Б, Г).

М'яз M_6 (дев'ятий тергум – другий вальвіфер) – довгий парний м'яз. М'яз починається від переднього краю дев'ятого напівтергіта, недалеко від терговальвіферного суглоба. Закінчується M_6 на задньому краї вальвіфера, зазвичай неподалік від місця прикріплення третіх стулок (рис. 4.1.1 А-Б, Г).

М'яз M_7 (дев'ятий тергум – другий вальвіфер) – парний тоненький м'яз, який був виявлений не в усіх досліджених видів. Він бере початок на дев'ятому напівтергіті недалеко від заднього верхнього краю і закінчується на субтермінальному відростку другого вальвіфера (рис. 4.1.1 А-Б, Г).

М'яз M_8 (другий вальвіфер – фурка) – парний широкий м'яз, який у представників деяких родин може розділятися на кілька окремих тяжів. Починається від нижнього краю другого вальвіфера, і закінчується на дорзальній руці фурки (рис. 4.1.1 Б-В).

М'яз M_9 (другий вальвіфер – фурка) – довгий парний м'яз. Бере початок на задньому краї другого вальвіфера і закінчується на латеральній руці фурки, або

(у випадку, коли латеральні руки дуже короткі) на нижній ділянці дорзальної руки (рис. 4.1.1 А-В).

М'яз M_{10} (другий вальвіфер – друга стулка) – відносно невеличкий м'яз трикутної форми. Починається широкою основою від переднього краю другого вальвіфера, відразу за другим рамусом, і закінчується на другій стулці в основі суглобового відростка або поруч із ним (рис. 4.1.1 Г).

М'яз M_{11} (внутрішній м'яз бульбуса) – маленький парний м'яз присутній лише у кількох родин із впорскуючим типом введення отрути (van Marle & Piek, 1986). М'яз кріпиться до потовщеного краю бульбуса в основі другої стулки та до клапана другої стулки на межі бульбуса або на межі редукованої клапанної камери і канала жала (рис. 4.1.1 Г, 4.2.1 А).

М'яз M_a (дев'ятий тергум – анальна пластинка) – парний тонкий м'яз, відсутній у представників родин, що не мають анальної пластинки у складі апарату жала. Цей м'яз описаний нами вперше для жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata). M_a починається біля заднього краю дев'ятого напівтергіта над анальною аркою і закінчується приблизно на середині бічного краю анальної пластинки (рис. 4.1.1 В).

М'яз M_{vf} (другий вальвіфер – другий вальвіфер) – єдиний непарний м'яз в апараті жала, виявлений не у всіх досліджених видів. З'єднує між собою другі вальвіфери в районі поля сенсил (рис. 4.1.1 Г).

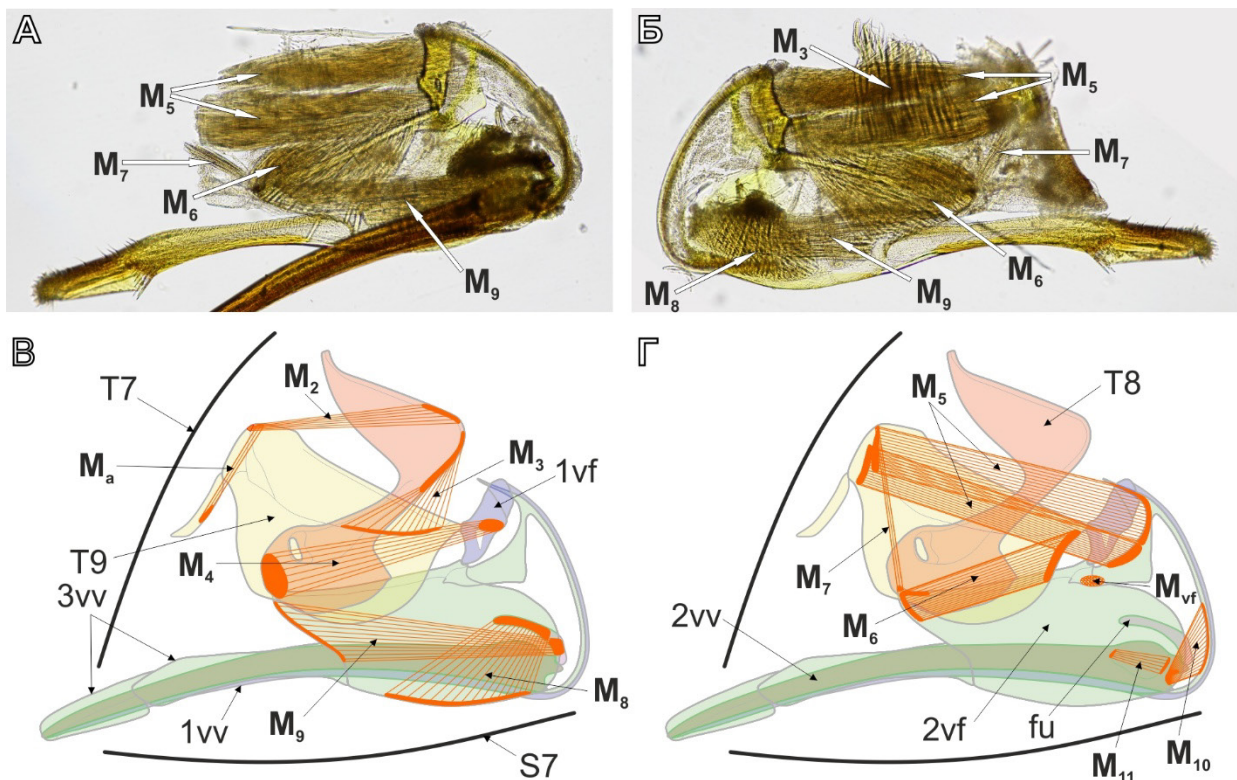


Рис. 4.1.1. М'язова система апарату жала *C. versicolor* (Pompilidae). А-Б – світлова мікроскопія (А – ліва половина з видаленими восьмим і дев'ятим тергумами; Б – права половина з видаленим восьмим тергумом, жалом і фуркою); В-Г – схема розташування груп м'язів.

4.2. Резиліноподібні елементи в апараті жала

В апараті жала нами були виявлені резиліноподібні елементи. Ми припускаємо, що функціонально вони можуть бути антагоністами м'язів або повністю замінити їх в певних випадках, оскільки забезпечують повернення скелетних елементів після зміни їх положення чи конфігурації у початкове положення. Резилін виявлений в апараті жала медоносної бджоли в 5 місцях (Hermann & Willer, 1986): в нижній частині першого рамуса, в базальному суглобі, в міжвальвіферному суглобі, на першій стулці в місці прикріплення вальвілії та на восьмому тергумі.

Нами проведені дослідження апаратів жала у різних видів жалоносних перетинчастокрилих, які також виявили присутність резиліноподібних елементів в апаратах жала цих видів (Kumpanenko & Gladun, 2018; Kumpanenko

et al., 2019). Так, в апараті жала дорожньої осі (*C. versicolor*) нами виявлені резиліноподібні елементи в терго-вальвіферному, міжвальвіферному та фурко-стулковому суглобах, а також між клапаном другої стулки та самою другою стулкою (Kumranenko & Gladun, 2018) (рис. 4.2.1 Б-Г).

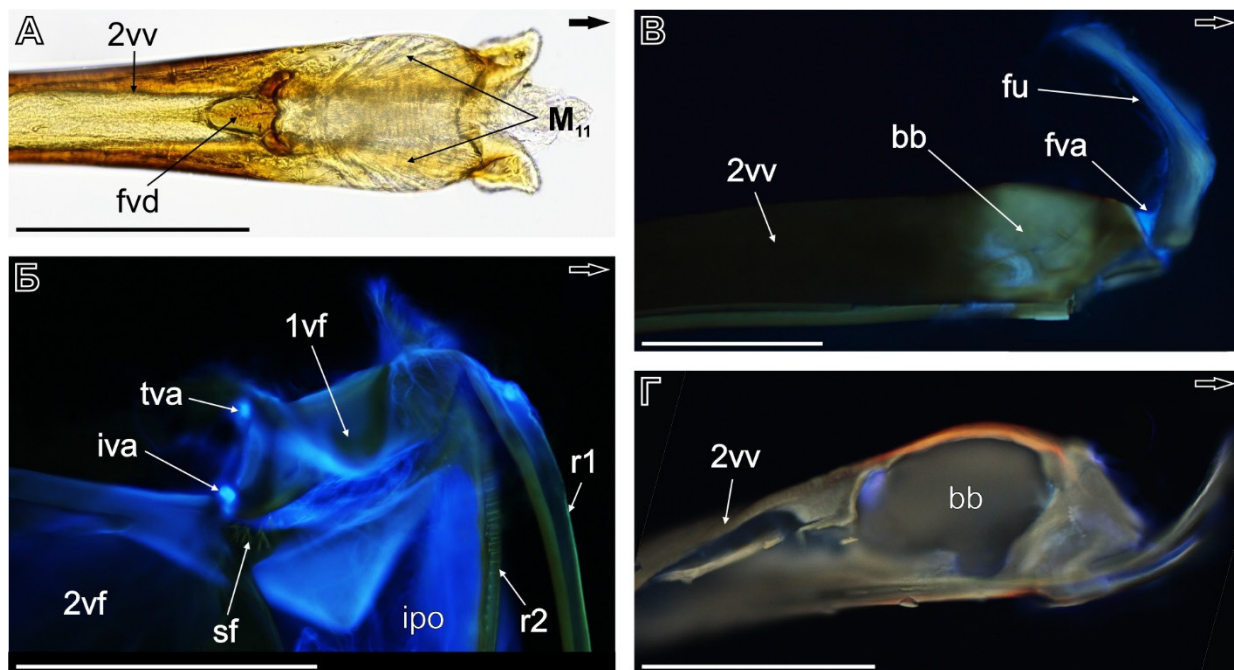


Рис. 4.2.1. Окремі деталі будови апарату жала дорожньої осі (*C. versicolor*), світлова (А) та УФ (Б-Г) мікроскопія. А – основа жала (вид зверху), Б – перший і частина другого вальвіферів, В – основа жала з фуркою, Г – основа жала в розрізі. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А, В-Г – 0,25 мм, Б – 0,5 мм.

4.3. Основні функції м'язів апарату жала

Загалом всі рухи апарату жала під час його використання можна умовно розділити на три фази, в яких задіяні різні комбінації м'язів (рис. 4.3.1). Перша фаза – орієнтація апарату жала перед ужаленням, друга фаза – це рух жала за межі черевця осі (ужалення) та третя фаза – рух перших стулок відносно другої стулки жала (впорскування отрути).

В першій фазі беруть участь м'язи, пов'язані з восьмим тергумом, який виступає як основа апарату жала, відносно якого й відбуватимуться рухи решти

скелетних складових апарату. М'язи M_2 та M_4 є антагоністами один до одного. Так, при скороченні M_4 при нерухомому восьмому тергумі відбувається підведення решти скелету апарату до заднього кінця черевця, натомість скорочення M_2 викликає зворотній рух. М'яз M_3 ймовірно контролює положення решти апарату жала відносно восьмого тергума та отвору між останніми сегментами черевця, через який буде виходити жало (рис. 4.3.1 А).

В другій фазі задіяні м'язи M_8 та M_9 . У більшості досліджених видів м'яз M_8 відхиляє жало донизу. В той час як при скороченні м'яза M_9 жало виходить за межі третіх стулок – відбувається ужалення (рис. 4.3.1 Б-В).

В третій фазі головними м'язами, завдяки яким саме й рухаються перші стулки, є M_5 та M_6 . М'яз M_5 відповідає за висунення перших стулок за кінець другої стулки, а м'яз M_6 , навпаки, за втягнення першої стулки (рис. 4.3.1 Г).

М'яз M_7 , ймовірно, стабілізує положення дев'ятого тергума відносно другого вальвіфера, а м'яз M_{10} адаптує кривизну другого рамуса для полегшення ковзання по ньому першого рамуса.

М'яз M_{11} присутній лише у представників двох родин – Pompilidae і Vespidae й відповідає за перекривання каналу жала клапаном другої стулки. Однак, відмінність в будові клапанів, що перекривають канал жала, і їх розташуванні може свідчити про конвергентне походження цих структур, а відтак і м'язів пов'язаних з ними. М'яз M_a не бере участі в процесі ужалення, а відповідає за рух анальної пластики відносно дев'ятого тергума, закриваючи анальний отвір. Як зазначено вище, м'яз M_a описаний нами вперше для перетинчастокрилих.

Непарний м'яз M_{vf} ймовірно забезпечує стабілізацію положення других вальвіферів, щоб забезпечити влучність ужалення. У нашому дослідженні апарату жала дорожньої осі *C. versicolor* (Kumpanenko & Gladun, 2018) м'язи M_a та M_{vf} нами не були описані, проте пізніше вони виявлені в інших досліджених видів цієї родини. М'яз M_{vf} серед жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) описаний у риючої осі *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) як м'яз 2vf-2vf (Graf et al., 2021).

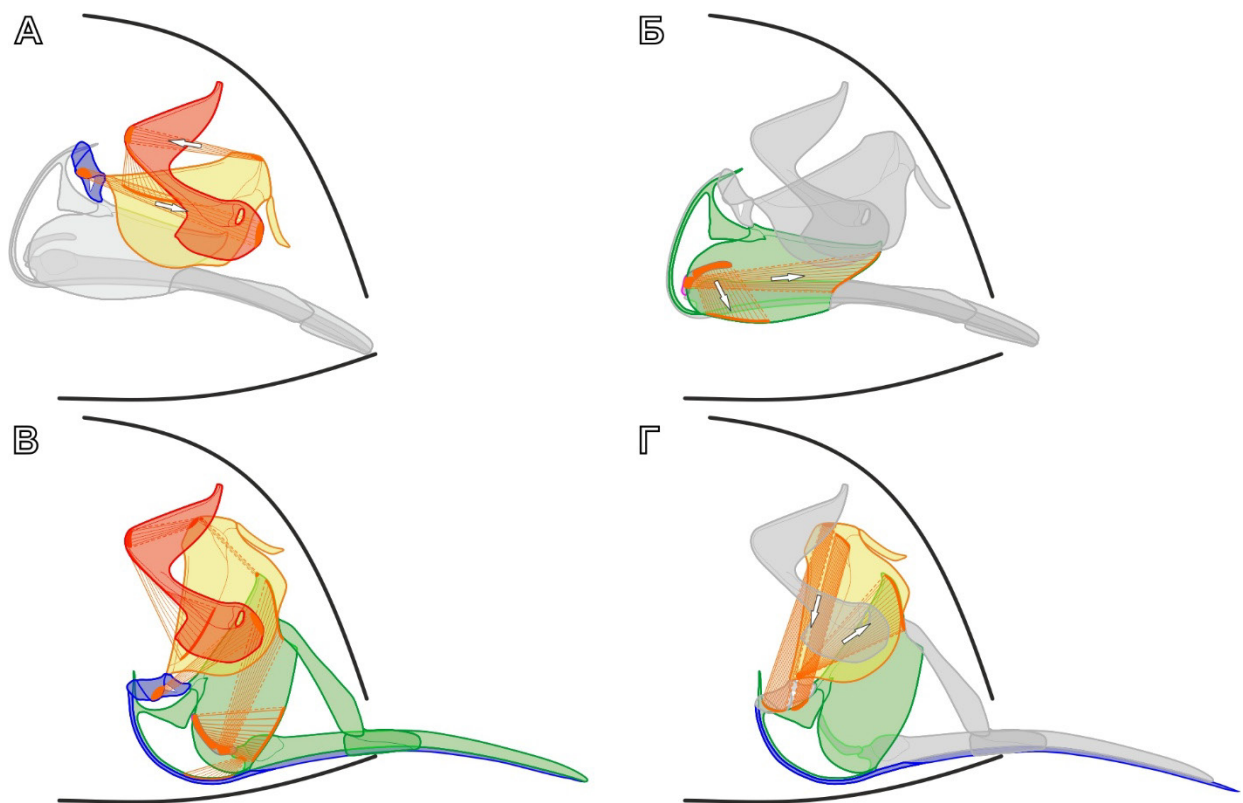


Рис. 4.3.1. Положення апарату жала під час ужалення на прикладі дорожньої оси (*Pompilidae*). А – перша фаза, Б – друга фаза, В – положення апарату жала та м'язів перед третьою фазою, Г – третя фаза.

4.4. Основні відмінності м'язової системи апарату жала у представників досліджених родин

У представників різних родин кількість і розташування м'язів дещо відрізняється. Так, серед досліджених видів деякі м'язи нами не виявлені, а деякі відсутні через відсутність скелетних елементів, з якими вони пов'язані.

4.4.1. Родина дорожні оси (*Pompilidae*)

Досліджені види: *Cryptocheilus versicolor* (Pepsinae), *Parabatozonus lacerticida* (Pompilinae).

У досліджених представників родини присутні всі описані вище м'язи. М'яз M_2 починається на внутрішній поверхні переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), від його кута до середини, і закінчується на дев'ятому напівтергіті

(**T9**) по верхньому краю потовщеної анальної арки (**aa**) (рис. 4.4.1 А-Б). М'яз M_3 широкий, починається на внутрішній поверхні переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), від його кута до спіракулярної пластики, і закінчується по мембранній лінії (**ml**) дев'ятого напівтергіта (**T9**), майже від терговальвіферного суглоба (**tva**) й приблизно до середини тергума (рис. 4.4.1 А-Б). М'яз M_4 починається на внутрішній поверхні восьмого тергума (**T8**), нижче дихальця (**sp**) і закінчується на аподемі першого вальвіфера (**avf**) (рис. 4.4.1 А, Г). Зовнішня частина м'яза M_5 кріпиться на дорсоапикальному відростку (**dap**) передньої частини другого вальвіфера (**2vf-a**), а починається в середині «кишені», утвореної стінками дев'ятого напівтергіта та латеральної лопаті (**ll**). Початок внутрішньої частини M_5 заходить на розширеній анальній арці дев'ятого тергума (**aa**) і закінчується на другому вальвіфері нижче дорсоапикального відростка по верхньому фланцю (**dfl**) (не досягаючи бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**)) (рис. 4.4.1 Б-В). М'яз M_6 починається від кордальної аподеми (**cap**) дев'ятого тергума (**T9**) і приходить ззовні другого вальвіфера до його заднього краю де закінчується на мембранній лінії (**ml**) (рис. 4.4.1 Б-В). М'яз M_7 невеликий, починається на внутрішній поверхні розширеної анальної арки (**aa**) дев'ятого напівтергіта і закінчується на субтермінальному відростку (**st**) другого вальвіфера (рис. 4.4.1 Б-В). Початок м'яза M_8 знаходиться по нижньому краю задньої частини другого вальвіфера (**2vf-p**), від післясуглобової вирізки (**ipo**) і до місця приєднання третьої стулки (**3vv**), а закінчується на дорзальній руці (**da**) фурки (**fu**) (рис. 4.4.1 В, Г). М'яз M_9 починається на внутрішній поверхні заднього краю другого вальвіфера (**2vf**), від субтермінального відростка (**st**) до місця прикріплення третьої стулки (**3vv**), і закінчується на латеральній руці (**la**) фурки (**fu**). Сам м'яз проходить між фуркою і попереднім м'язом, таким чином м'яз M_8 огортає м'яз M_9 зверху і збоку (рис. 4.4.1 В, Г). М'яз M_{10} невеликий та тонкий, трикутної форми, який кріпиться широкою основою до нижньої частини другого рамуса (**r2**), а місце його закінчення знаходиться поряд з редукованим суглобовим відростком (**pra**) другої стулки (**2vv**) (рис. 4.4.1 В, Г). Дорожні осі мають впорскуючий тип

введення отрути, тому м'яз M_{11} присутній і кріпиться до потовщеного краю бульбуса (**bb**) в основі другої стулки і до клапана другої стулки (**fvd**) на межі бульбуса і канала жала (**sc**) (рис. 4.4.1 Г). Присутні також м'язи M_a (кріпиться зсередини дев'ятого напівтергіта до його верхнього краю, недалеко від початку анальної арки (**aa**), і до бокових країв анальної пластинки (**ap**)) (рис. 4.4.1 Б) та M_{vf} (кріплення в районі поля сенсил (**sf**)) (рис. 4.4.1 В).

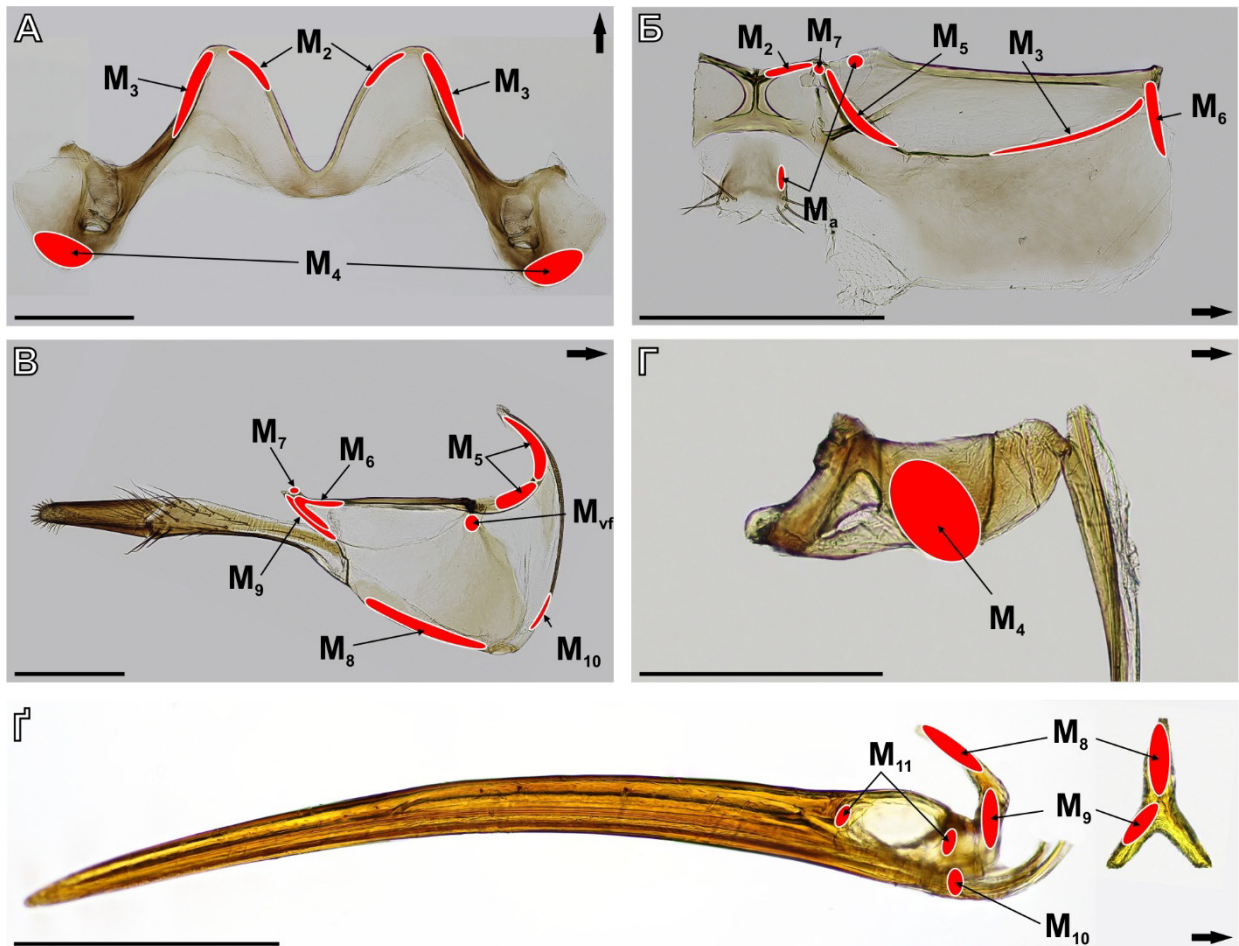


Рис. 4.4.1. Місця прикріплень м'язів в апараті жала дорожніх ос (Pompilidae). А – восьмий тергум, Б – дев'ятий тергум, В – другий вальвіфер, Г – перший вальвіфер, Г – жало та фурка. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А-В, Г – 0,5 мм, Г – 0,25 мм.

4.4.2. Родина немки (Mutillidae)

Досліджені види: *Myrmilla caucasica* (Myrmillinae).

М'яз M_2 невеликий, починається з внутрішньої поверхні переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), недалеко від його переднього кута до

центру тергума і закінчується на дев'ятому напівтергіті (**T9**) в районі верхнього вигину переднього фланця (**afl**) (рис. 4.4.2 А-Б). М'яз M_3 відносно менш широкий, ніж у представників попередньої родини, починається на передньому куті гребеня восьмого тергума (**mr**) і приєднується до задньої четверті мембранної лінії (**ml**) дев'ятого напівтергіта (**T9**) (рис. 4.4.2 А-Б). М'яз M_4 має широку основу в серединній частині бічного відтинка переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), а закінчується на аподемі першого вальвіфера (**avf**) (рис. 4.4.2 А, Г). Початок зовнішньої та внутрішньої частин м'яза M_5 знаходяться в задній частині переднього фланця (**afl**) дев'ятого напівтергіта, від його верхнього вигину і майже до заднього краю. Зовнішня частина приходить до дорсоапикального відростка (**dap**), внутрішня – до верхнього фланця (**dfl**) другого вальвіфера (**2vf**), від основи дорсоапикального відростка (**dap**) і майже до суглобового бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**) (рис. 4.4.2 Б-В). М'яз M_6 є двоголовим м'язом із верхньою та нижньою головками. Верхня голівка кріпиться до переднього фланця (**afl**) дев'ятого напівтергіта (**T9**), від терговальвіферного суглоба (**tva**) і до верхнього вигина фланця, а нижня голівка м'яза кріпиться по нижньому краю дев'ятого напівтергіта. Обидві голівки м'яза приходять до верхнього фланця другого вальвіфера (**dfl**), від суглобового бугорка (**iva**) до субтермінального відростка (**st**). Через загальне розташування дев'ятого тергума (**T9**) і другого вальвіфера (**2vf**) в апараті жала немок, будова м'язу нагадує перо, волокна якого спрямовані вперед й косо доверху і вниз (рис. 4.4.2 Б-В). М'яз M_7 ймовірно присутній у вигляді дуже тонкого й погано помітного волокна. Починається воно на верхньому краю дев'ятого напівтергіта, вище його заднього кута, і закінчується на вершині субтермінального відростка (**st**) (рис. 4.4.2 Б-В). М'яз M_8 , на відміну від інших досліджених видів, починається на передній частині верхнього фланця (**dfl**), над місцем відходження другого рамуса (**r2**), але, як і у інших досліджених видів, закінчується на дорзальній руці (**da**) фурки (**fu**) (рис. 4.4.2 В, Г). М'яз M_9 кріпиться майже по всьому нижньому краю задньої частини другого вальвіфера (**2vf**) і приходить до латеральної руки (**la**) фурки і нижньої частини дорзальної

(**da**) (рис. 4.4.2 В, Г). Місце початку м'яза M_{10} також відрізняється і розташоване на передній аподемі другого вальвіфера (**aap**), нижче верхнього фланця, а місце закінчення знаходиться біля основи суглобового відростка (**pra**) другої стулки (рис. 4.4.2 В, Г). М'язи M_{11} , M_a та M_{vf} відсутні.

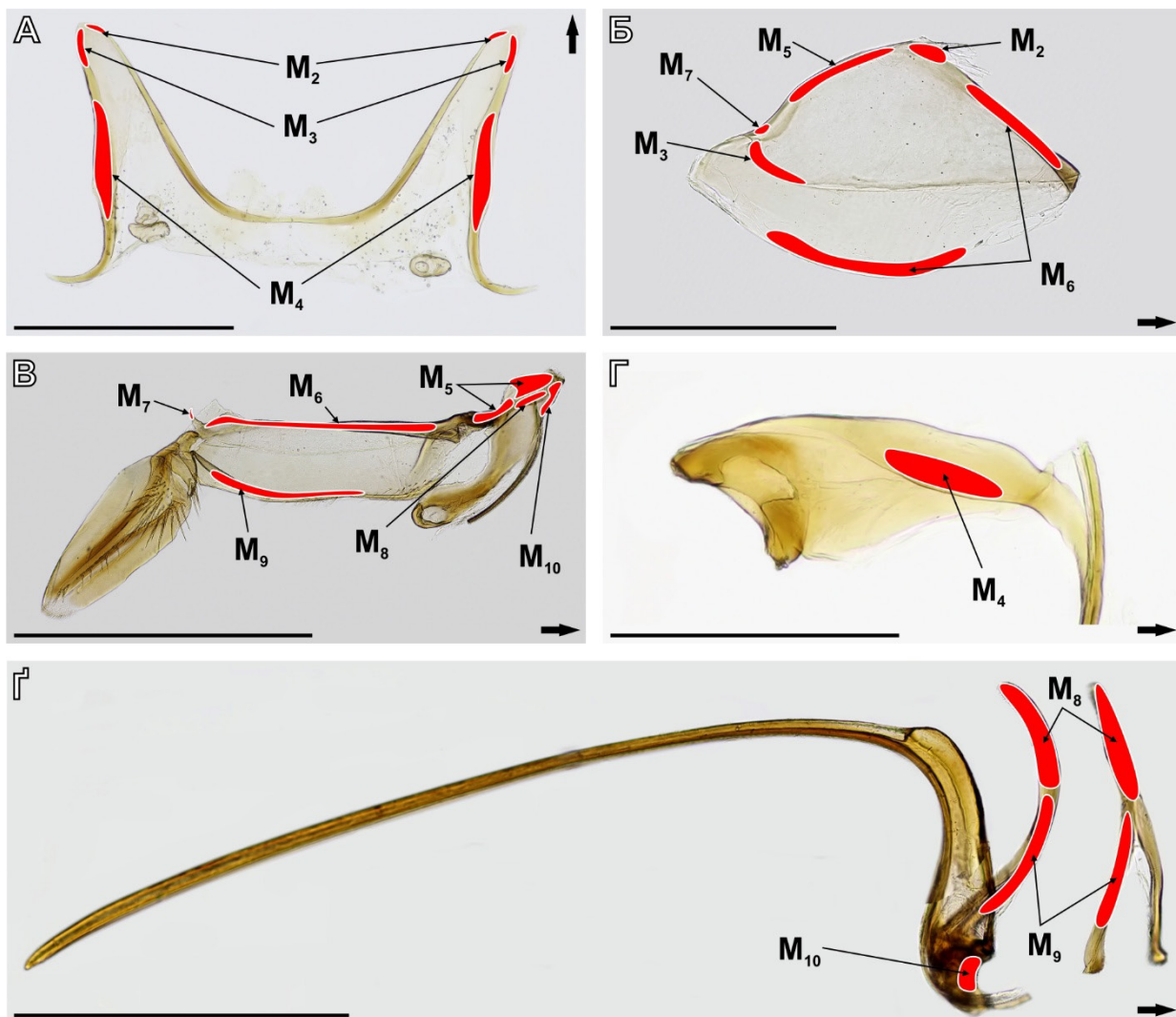


Рис. 4.4.2. Місця прикріплень м'язів в апараті жала немок (Mutillidae). А – восьмий тергум, Б – дев'ятий тергум, В – другий вальвіфер, Г – перший вальвіфер, Г – жало та фурка. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А-В, Г – 0,5 мм, Г – 0,25 мм.

4.4.3. Родина мірмози (Myrmosidae)

Досліджені види: *Paramyrmosa brunripes* (Myrmosinae).

М'яз M_2 починається на передньому гребені (**mr**) восьмого тергума (**T8**), біля його переднього кута і закінчується на верхньому задньому куті дев'ятого

напівтергіта (**T9**) (рис. 4.4.3 А-Б). Основа м'яза M_3 невелика, знаходиться на бічному відтинку переднього гребня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), біля його переднього кута, а кріпиться до дев'ятого напівтергіта майже по всій довжині мембранної лінії (**ml**) (рис. 4.4.3 А-Б). М'яз M_4 починається на частині восьмого тергума (**T8**) навколо дихальця (**sp**) і закінчується на аподемі першого вальвіфера (**avf**) (рис. 4.4.3 А, Г). Зовнішня і внутрішня частини м'яза M_5 починаються на верхній частині заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) і закінчуються на передній частині другого вальвіфера (**2vf**), від дорсоапикального відростка (**dap**) до суглоба другого вальвіфера (**vfa**), зовнішня розташована вище, а внутрішня – нижче (рис. 4.4.3 Б-В). М'яз M_6 починається на внутрішній поверхні переднього фланця (**afl**) дев'ятого тергума (**T9**), від терговальвіферного суглоба (**tva**) і майже до заднього кута напівтергіта, й приходить до верхнього фланця (**dfl**) другого вальвіфера (**2vf**), від субтермінального відростка (**st**) і, приблизно, до середини задньої частини другого вальвіфера (**2vf-p**) (рис. 4.4.3 Б-В). М'яз M_7 ймовірно присутній, так як посередині заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) кріпиться невеликий м'яз, проте місце, куди приходить цей м'яз, нами не виявлене через дуже маленький розмір самого апарату жала і наявність в цій ділянці дуже крупних м'язів M_5 і M_6 . Ймовірно, місце його прикріплення до другого вальвіфера (**2vf**) знаходиться, як і у інших досліджених видів, на субтермінальному відростку (**st**) (рис. 4.4.3 Б-В). М'яз M_8 починається в районі нижнього переднього кута задньої частини другого вальвіфера (**2vf-p**) і приходить до дорзальної руки фурки (**da**) (рис. 4.4.3 В-Г). М'яз M_9 великий і починається на задньому краю другого вальвіфера (**2vf**), від місця прикріплення третьої стулки (**3vv**) і вниз до нижнього краю, приходить до латеральної руки фурки (**la**) (рис. 4.4.3 В-Г). М'яз M_{10} кріпиться до передньої частини другого вальвіфера (**2vf-a**), в її найвужчій ділянці, відразу за другим рамусом (**r2**), і до другої стулки (**2vv**) між основою суглобового відростка (**pra**) і фурко-стулкового суглоба (**fva**) (рис. 4.4.3 В-Г). М'яз M_{11} відсутній, так як мірмозиди мають клапанно-насосний тип впорскування отрути, який забезпечується вальвіліями (**vlv**) на перших стулках (**1vv**). М'яз M_a також

відсутній, оскільки відсутня анальна пластинка (**ap**). М'яз M_{vf} нами не виявлений, можливо відсутній через наявність переднього моста (**ab**) між другими вальвіферами (**2vf**), який ймовірно стабілізує апарат жала під час ужалення.

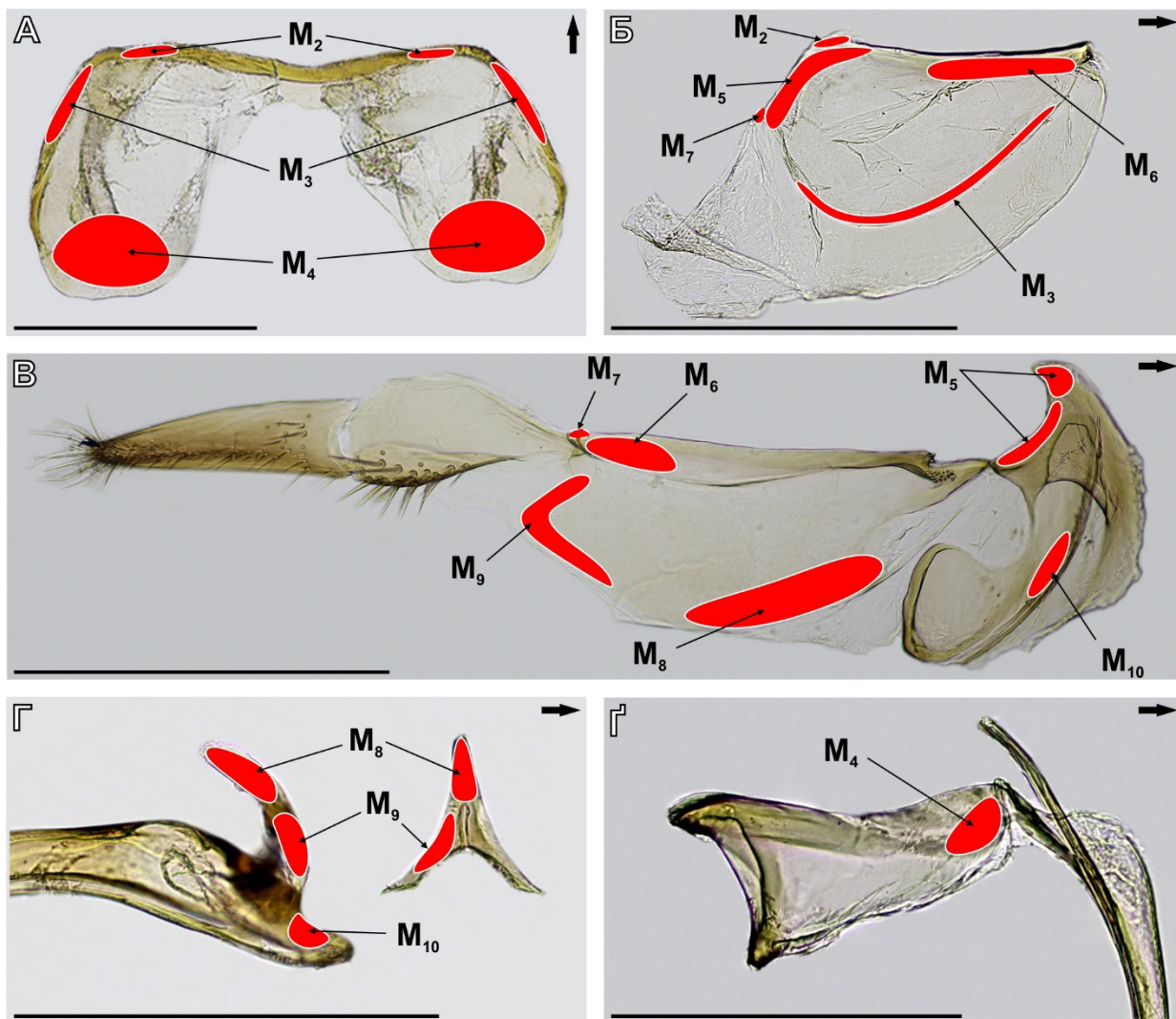


Рис. 4.4.3. Місця прикріплень м'язів в апараті жала мірмоз (Myrmosidae). А – восьмий тергум, Б – дев'ятий тергум, В – другий вальвіфер, Г – основа жала та фурка, Г – перший вальвіфер. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А-Г – 0,5 мм, Г – 0,25 мм.

4.4.4. Родина сапіги (Sapygidae)

Досліджені види: *Sapyga quinquepunctata* (Sapyginae).

М'яз M_2 починається на передньому гребні (**mr**) восьмого тергума (**T8**), за його переднім кутом, і приєднується до верхнього заднього кута дев'ятого

напівтергіта (**T9**) (рис. 4.4.4 А, В). М'яз M_3 широкий з обох кінців, починається від переднього кута до приблизно середини бічного відтинку переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**). Приходить цей м'яз до дев'ятого напівтергіта (**T9**), майже по всій довжині мембранної лінії (**ml**) (рис. 4.4.4 А, В). М'яз M_4 починається на восьмому тергумі (**T8**), недалеко від дихальця (**sp**) на невеликій, спрямованій вперед, трикутній ділянці перед переднім гребенем (**mr**) і приєднується до аподеми першого вальвіфера (**avf**) (рис. 4.4.4 А-Б). Обидві частини м'яза M_5 починаються на задньому краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) (ззовні і зсередини відповідно) і приєднуються до дорсоапикального відростка (**dap**) (зовнішня частина) та верхнього фланця (**afl**) другого вальвіфера (**2vf**) від основи дорсоапикального відростка (**dap**) й майже до бугорка міжвальвіферного суглоба (**vfa**) (внутрішня частина) (рис. 4.4.4 В, Г). Місце прикріплення м'яза M_6 на дев'ятому напівтергіті (**T9**) займає кордальну аподему (**cap**) та передню частину переднього фланця (**afl**), а на другому вальвіфері (**2vf**) проходить по всьому нижньому краю верхньої лопаті (рис. 4.4.4 В, Г). М'яз M_7 не виявлений. М'яз M_8 розділений на три тяжі. Задня частина починається від вигнутої лінії (проходить від бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**) до заднього кута верхньої лопаті другого вальвіфера (**2vf**)), і приходить до верхньої частини дорзальної руки фурки (**da**). Середня частина кріпиться до нижньої лопаті другого вальвіфера, недалеко від місця прикріплення третьої стулки (**3vv**), і приходить, огинаючи м'яз M_9 ззовні, знизу і зсередини, приблизно до середини дорзальної руки фурки (**da**). Передня частина починається на суглобовому відростку (**pa**) другого вальвіфера, біля базального суглоба (**ba**), і приходить до серединної частини дорзальної руки фурки (**da**) (рис. 4.4.4 Г-Г). М'яз M_9 йде від заднього краю верхньої лопаті другого вальвіфера (**2vf**) до нижньої частини дорзальної руки фурки (**da**) (рис. 4.4.4 Г-Г). М'яз M_{10} починається широкою основою по передньому краю другого вальвіфера (**2vf-a**), від його середини і майже до базального суглоба (**ba**), та закінчується в основі суглобового відростка (**pra**) другої стулки (**2vv**) (рис. 4.4.4 Г-Г). М'яз M_{11} відсутній, як і м'яз M_{vf} . По середині заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) присутній дуже

тонкий м'яз, який йде до мембрани над жалом, можливо, це м'яз M_a , але через відсутність анальної пластинки (**ap**) змінилось його місце прикріплення.

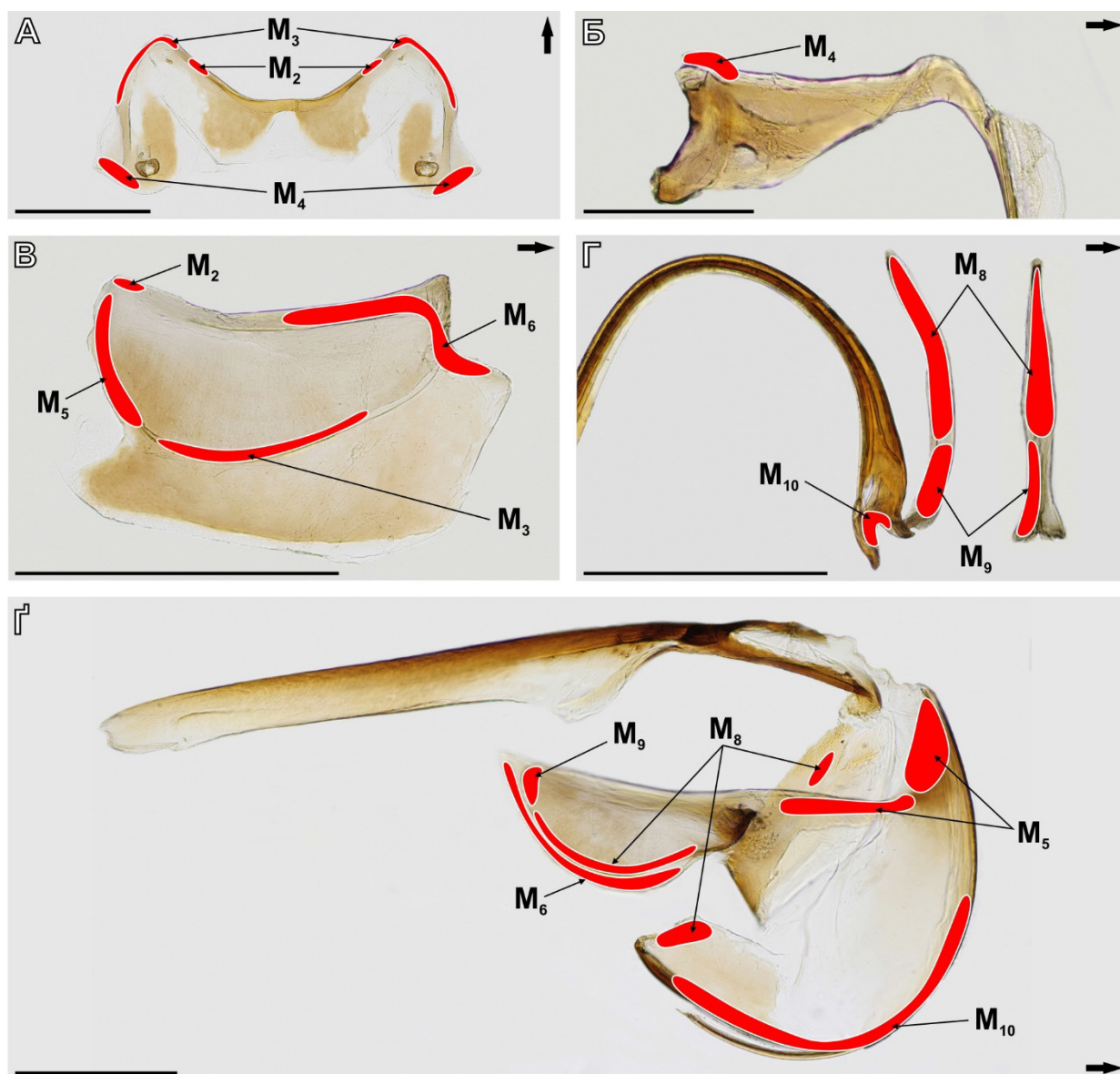


Рис. 4.4.4. Місця прикріплення м'язів в апараті жала сапіг (Sapygidae). А – восьмий тергум, Б – перший вальвіфер, В – дев'ятий тергум, Г – основа жала та фурка, Г – другий вальвіфер. Чорна стрілка – напрям до голови. Шкала: А, В-Г – 0,5 мм, Б – 0,25 мм.

4.4.5. Родина сколії (Scoliidae)

Досліджені види: *Scolia hirta* (Scoliinae).

М'яз M_2 починається на передньому гребні (**mr**) восьмого тергума (**T8**), за його переднім кутом в районі мембранної вирізки між спіракулярною та

серединною пластинками, і закінчується на верхньому задньому куті дев'ятого напівтергіта (**T9**). М'яз M_3 починається на восьмому тергумі (**T8**) до переднього кута переднього гребеня (**mr**) і приходить до передньої частини мембранної лінії (**ml**) дев'ятого тергума (**T9**). М'яз M_4 починається на задньому нижньому куті восьмого тергума (**T8**), за дихальцем (**sp**), закінчується на аподемі першого вальвіфера (**avf**). Зовнішня частина м'яза M_5 починається на задньому відтинку мембранної лінії (**ml**) дев'ятого напівтергіта (**T9**) і приєднуються до дорсоапикального відростка (**dap**), внутрішня частина починається на задньому краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) та приєднується до верхнього фланця (**dfl**) другого вальвіфера (**2vf**) від основи дорсоапикального відростка (**dap**) й майже до бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**). М'яз M_6 починається широкою основою на дев'ятому напівтергіті (**T9**), що займає кордальну аподему (**cap**) та нижній край напівтергіта, а місце, куди він приходить, знаходиться на задньому краї та в основі субтермінального відростка (**st**) другого вальвіфера (**2vf**). М'яз M_7 починається посередині відтинку заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**), від його верхнього кута до анальної арки (**aa**), й приходить до субтермінального відростка (**st**) другого вальвіфера. М'яз M_8 починається в нижній частині заднього краю другого вальвіфера (**2vf**) і йде до дорзальної руки (**da**) фурки (**fu**). М'яз M_9 йде від заднього краю другого вальвіфера (**2vf**) до латеральної (**la**) та нижньої частини дорзальної руки (**da**) фурки (**fu**). М'яз M_{10} має широку основу по передньому краю другого вальвіфера (**2vf**), та приходить до основи суглобового відростка (**pra**) другої стулки (**2vv**). М'яз M_{11} відсутній. М'яз M_a починається дещо нижче верхнього кута заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) і приходить до бічного краю залишку анальної пластинки (**ap**). М'яз M_{vf} знаходиться відразу під бугорком міжвальвіферного суглоба (**iva**) (рис. 4.4.5).

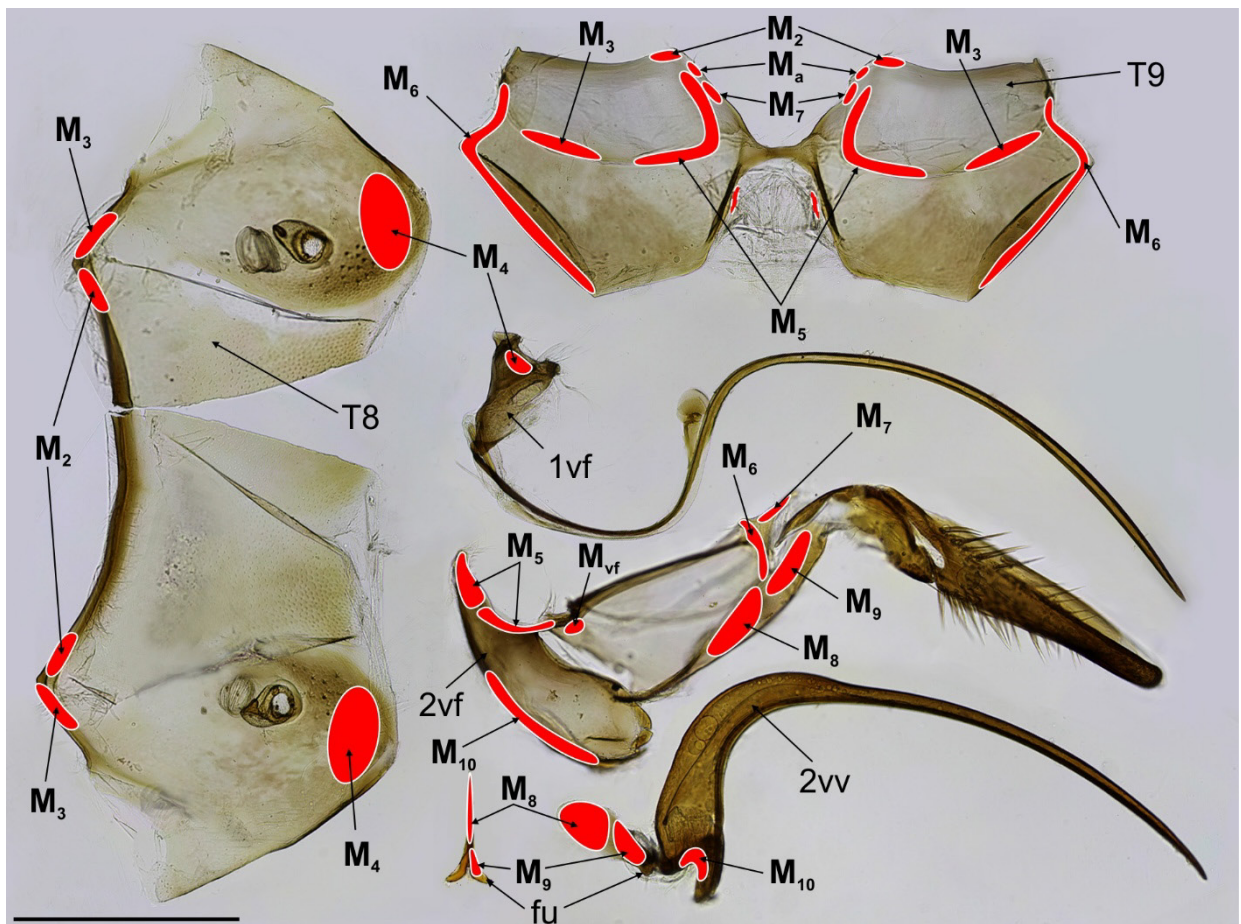


Рис. 4.4.5. Місця прикріплення м'язів в апараті жала сколій (Scoliidae).
Шкала: 0,5 мм.

4.4.6. Родина тифії (Tiphidae)

Досліджені види: *Tiphia femorata* (Tiphinae).

М'яз M_2 починається на передньому гребні (**mr**) в районі переднього кута восьмого тергума (**T8**) і закінчується в середній частині заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**). М'яз M_3 починається від переднього гребеня (**mr**) на бічному краю восьмого тергума (**T8**), від його переднього кута до вирізки, і приходить до задньої третини мембранної лінії (**ml**) і нижньої частини заднього краю дев'ятого напівтергіта (**T9**). М'яз M_4 починається на восьмому тергумі (**T8**), в районі нижнього краю під дихальцем (**sp**), і закінчується на аподемі першого вальвіфера (**avf**). Зовнішня і внутрішня частини м'яза M_5 починаються на задньому краю дев'ятого напівтергіта (**T9**) і приходять до дорсоапикального відростка (**dap**) (зовнішня частина) та верхнього фланця (**dfl**) під ним (внутрішня

частина). М'яз M_6 на дев'ятому напівтергіті (T_9) починається від терговальвіферного суглоба (tva), займає кордальну аподему (cap) та весь нижній край напівтергіта і приходить до верхнього фланця (df) другого вальвіфера ($2vf$), майже від бугорка міжвальвіферного суглоба (iva) до субтермінального відростка (st). Початок м'яза M_7 знаходиться на верхньому задньому куті дев'ятого напівтергіта (T_9), і як у інших досліджених видів закінчується на субтермінальному відростку (st) другого вальвіфера. М'яз M_8 починається від нижнього краю задньої частини другого вальвіфера ($2vf$) й приходить до верхньої частини дорзальної руки (da) фурки (fu). М'яз M_9 йде від заднього краю другого вальвіфера ($2vf$) до нижньої частини дорзальної руки (da) фурки (fu). Основа м'яза M_{10} займає майже весь передній край передньої частини другого вальвіфера ($2vf-a$), а місце прикріплення до другої стулки ($2vv$) знаходиться біля основи суглобового відростка (pra). М'яз M_{11} відсутній, м'яз M_a нами не виявлений. М'яз M_{vf} кріпиться перед суглобовим бугорком міжвальвіферного суглоба (iva), вище поля сенсил (sf) (рис. 4.4.6).

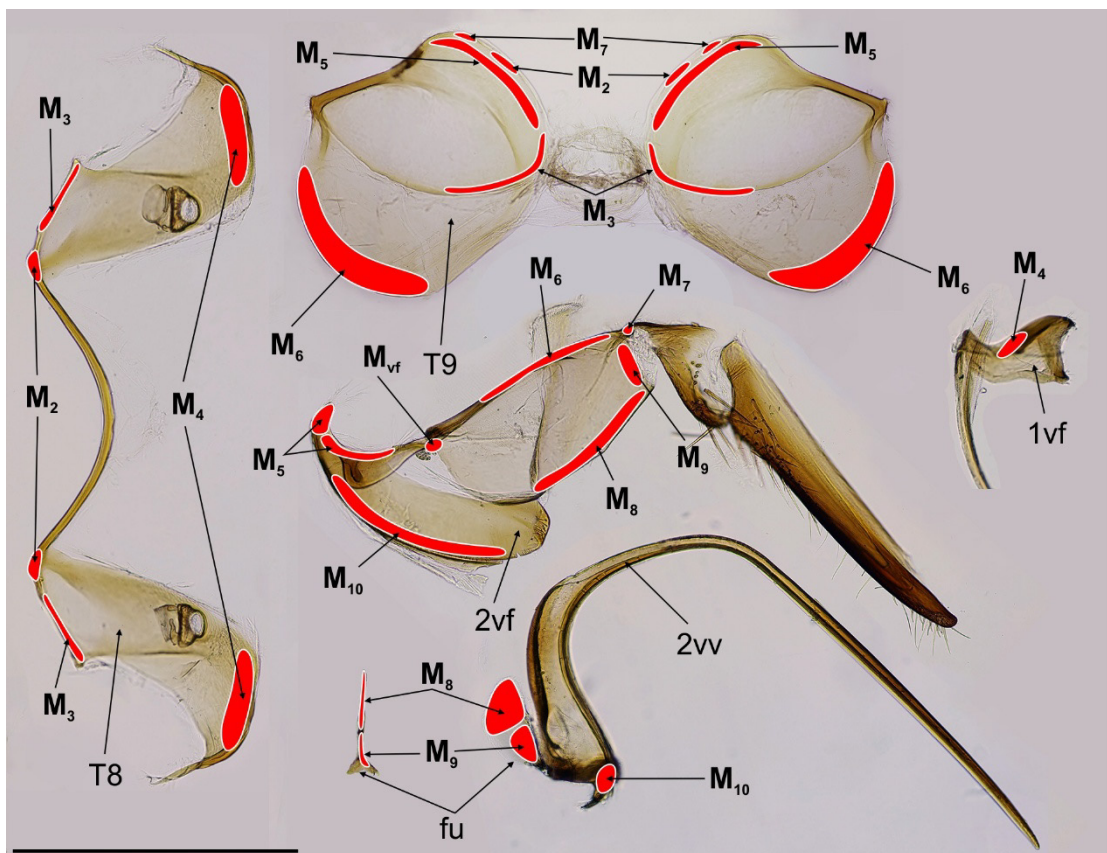


Рис. 4.4.6. Місця прикріплення м'язів в апараті жала тифій (Tiphiidae).

Шкала: 0,5 мм.

4.4.7. Родина складчастокрилі оси (Vespidae)

Досліджені види: *Vespa crabro* (Vespinae).

М'яз M_2 починається на передньому куті восьмого тергума (**T8**) і закінчується на верхньому задньому куті дев'ятого напівтергіта (**T9**). М'яз M_3 широкий, його основа лежить вздовж переднього гребеня (**mr**) восьмого тергума (**T8**), на відтинку від переднього кута до майже його середини. До дев'ятого тергума (**T9**) цей м'яз кріпиться в задній частині мембранної лінії (**ml**). М'яз M_4 починається на задньому краю восьмого тергума (**T8**), недалеко від дихальця (**sp**) в районі переднього гребеня (**mr**), і закінчується на дев'ятому напівтергіті (**T9**) біля бугорка терго-вальвіферного суглоба (**tva**). Зовнішня частина м'яза M_5 починається в «кишені», сформованій латеральною лопаттю (**ll**) на дев'ятому напівтергіті (**T9**), внутрішня частина починається від заднього краю цього напівтергіта. Обидві частини закінчуються на передній частині другого вальвіфера (**2vf-a**), на відтинку від вершини дорсоапикального відростка (**dap**) до суглобового бугорка міжвальвіферного суглоба (**iva**). М'яз M_6 починається від передньої частини мембранної лінії (**ml**) дев'ятого напівтергіта (**T9**) у западині на внутрішній поверхні склерита, яка формується завдяки вгинанню його частини в середину. Закінчується цей м'яз на мембранній лінії (**ml**), у задньому куті другого вальвіфера (**2vf**). Місце початку м'яза M_7 на дев'ятому напівтергіті (**T9**) знаходиться в основі анальної арки (**aa**). Закінчується м'яз M_7 на другому вальвіфері (**2vf**), в основі субтермінального відростка (**st**). Основа м'яза M_8 лежить вздовж нижнього краю другого вальвіфера (**2vf**). Приходить M_8 до дорзальної руки (**da**) фурки (**fu**). М'яз M_9 йде від заднього краю другого вальвіфера (**2vf**) до латеральної руки (**la**) фурки (**fu**). М'яз M_{10} невеликий, починається широкою основою в нижній частині переднього краю другого вальвіфера (**2vf**), та приходить до основи суглобового відростка (**pra**) другої стулки (**2vv**). М'яз M_{11} кріпиться зсередини до переднього латерального краю бульбуса (**bb**) і, з допомогою зв'язок, до бічних країв клапана другої стулки. М'яз M_{vf} присутній, але на відміну від всіх інших досліджених нами видів, він парний і кріпиться до міжсуглобового гребеня (**ir**) першого вальвіфера (**1vf**) та

верхнього краю дорзальної руки фурки (**da**). М'яз M_a розвинений, починається дещо нижче заднього верхнього кута дев'ятого напівтергіта (**T9**) і йде до латерального краю анальної пластинки (**ap**) (рис. 4.4.7).

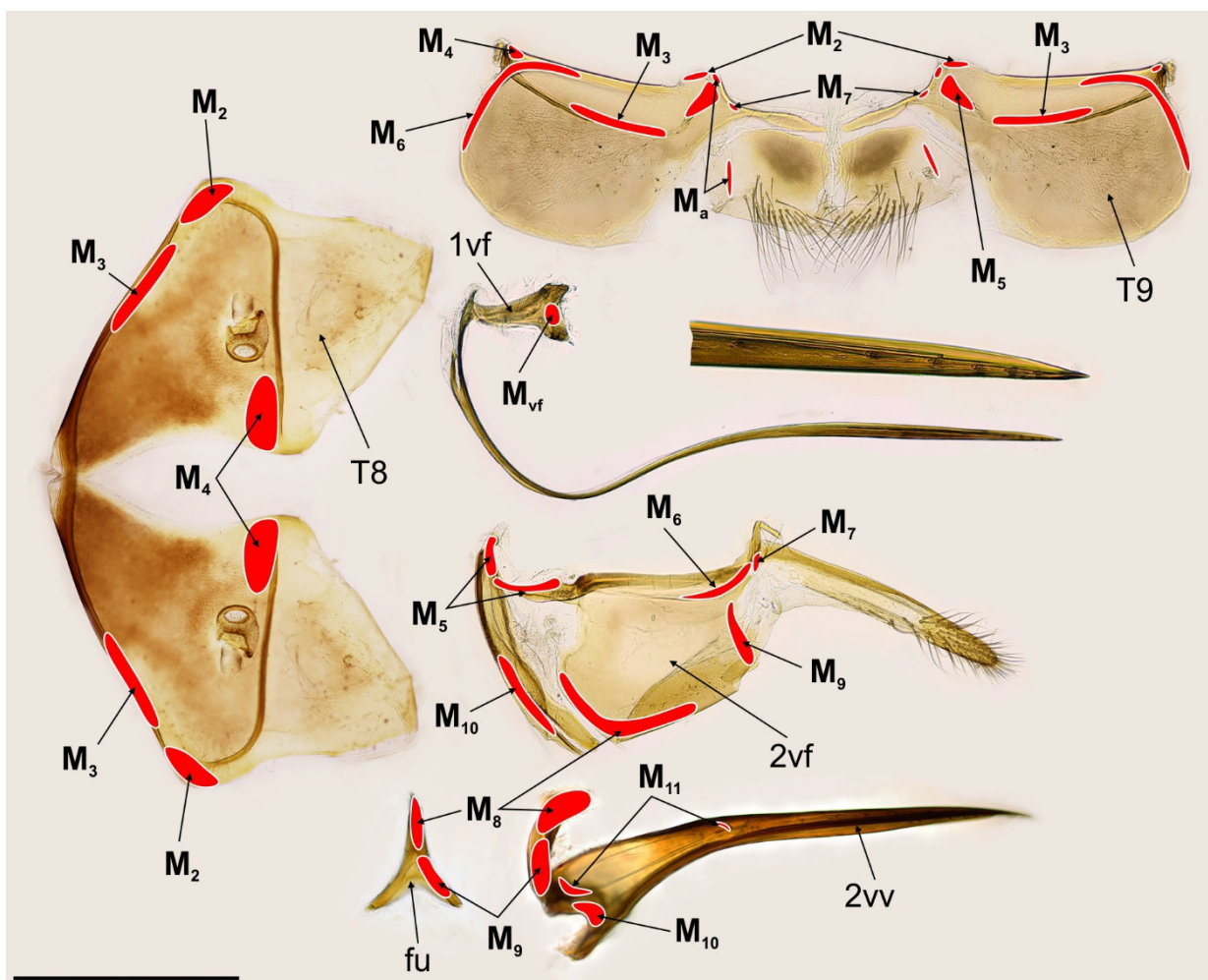


Рис. 4.4.7. Місця прикріплення м'язів в апараті жала складчатокрилих ос (Vespidae). Шкала: 0,5 мм.

4.5. Обговорення та висновки

Серед досліджених видів зберігається один план будови м'язової системи апарату жала. За літературними даними, подібну будову також мають представники родин Ampulicidae, Sphecidae, Apidae (Snodgrass, 1933; Graf et al., 2021). Певні відмінності від інших досліджених нами родин ми виявили у складчатокрилих ос (Vespidae) та немок (Mutillidae). Ці відмінності переважно стосуються місць прикріплення м'язів. Проте розміри певних груп м'язів у всіх родинях залишається однаковими. Крім м'язів, в з'єднаннях між склеритами

апарату жала присутні резиліноподібні елементи, які можуть діяти як антагоністи м'язів (Hermann & Willer, 1986; Kumpanenko & Gladun, 2018; Kumpanenko et al., 2019) (рис. 4.2.1 Б-Г).

У групі м'язів, що забезпечують першу фазу руху апарату жала м'яз M_4 є найбільшим. Саме він відповідає за підведення апарату жала до кінця черевця й, можливо, за утримування (фіксацію) апарату в такому положенні під час ужалення. Ймовірно саме тому його розміри відносно більші розмірів м'яза антагоніста M_2 .

Серед групи м'язів другої фази, м'язи M_8 та M_9 однаково добре розвинені у всіх досліджених видів, так як саме ці м'язи відповідають за вихід жала за межі черевця і третіх стулок. Крім того, у більшості досліджених видів, м'яз M_8 , який кріпиться на фурці вище м'яза M_9 , огортає ззовні м'яз M_9 , тобто проходить між цим м'язом та внутрішньою поверхнею другого вальвіфера. І лише у немок (Mutillidae) цей м'яз починається на передній аподемі другого вальвіфера. Ймовірно, завдяки цьому він компенсує відсутність м'яза M_{vf} у цих ос.

Серед групи м'язів третьої фази найбільшими є м'язи M_5 та M_6 , які є антагоністами один до одного і відповідають за рухи перших стулок відносно другої стулки. Рухи перших стулок, забезпечують проникнення жала в тіло жертви (здобичі або хижака) завдяки наявності зубців, які виступають в якості якорів (Quicke et al., 1999), а також прокачують отруту по каналу жала за допомогою вальвілій (Quicke et al., 1992). Для видів із клапанно-насосним типом введення отрути (van Marle & Piek, 1986) присутність цих м'язів є очевидною, проте ці ж м'язи наявні й у видів із впорскуючим типом введення отрути, в яких є зубці на кінцях перших стулок відсутні. У складчатокрылих ос (Vespidae) перші стулки на кінцях мають зубці, і дія м'язів M_5 та M_6 , ймовірно, забезпечує проникнення жала глибше в тіло жертви. У дорожніх ос (Pompilidae) і сапіг (Sapygidae) на перших стулках зубці відсутні. Тому, рухи перших стулок, які забезпечуються цими м'язами, ймовірно, вирішують інші задачі.

М'язи (M_a , M_{vf}) можуть бути відсутніми у представників деяких родин через особливості будови апарату жала. Наприклад, петля спірального жала у

немок разом із мембраною перекриває простір між другими вальвіферами, і, відповідно, “шлях” м’язу M_{vf} . А через відсутність анальної пластинки на дев’ятому тергумі у представників деяких родин відсутній і м’яз M_a .

Таким чином, загальний план будови м’язової системи у представників надродини помпілоїдних ос (*Pompiloidea*) схожий у різних родинах. Відмінності щодо розташування місць кріплення м’язів або відсутність м’язів зумовлена передусім особливостями будови скелета апарату жала у представників конкретної родини. Наявність певних груп м’язів та їх ступінь розвитку, ймовірно, вказує на їх важливість в певній фазі під час ужалення.

РОЗДІЛ 5

ФУНКЦІОНУВАННЯ ТА АДАПТАЦІЇ БУДОВИ АПАРАТУ ЖАЛА ПОМПІЛОЇДНИХ ОС (POMPILOIDEA), ПОВ'ЯЗАНІ З ЕКОЛОГІЄЮ

Екологія у представників різних родин сильно відрізняється, хоча є й деякі спільні особливості. Відмінність та подібність екологічних особливостей серед родин помпілоїдних ос представлено в таблиці 5.1.

Таблиця 5.1. Екологічні особливості родин помпілоїдних ос (Pompiloidea).

	Pompilidae	Mutillidae	Myrmosidae	Sapygidae
Тип екологічних відносин	паразитоїди, клептопаразити	паразитоїди	паразитоїди	клептопаразити
Здобич/хазяїн	павуки	перетинчастокрилі двокрилі лускокрилі твердокрилі	перетинчастокрилі	перетинчастокрилі
Фаза здобичі	імаго, ювенільні	передлялечки лялечки	передлялечки лялечки	провіант
Активність здобичі	активна	малоактивна	малоактивна	неактивна
К-сть здобичі для розвитку личинки	одна	одна	одна	одна
К-сть личинок на здобичі	одна*	одна	одна	одна
Небезпека від здобичі/хазяїна	для імаго, для яйця	відсутня	відсутня	для яйця
Паралізація здобичі	тимчасова, постійна	постійна	?	відсутня
Місце ужалення	є	немає	?	немає
Функції жала	для паралізації, для захисту	для зондування, для паралізації, для захисту	для паралізації (?), для захисту	для відкладання яйця

Примітки: * – відмічено розвиток п'яти личинок на одному павуку у клептопаразитичного виду *Nipponodipogon nagasei* Ishikawa, 1965 (Shimizu et al., 2011).

5.1. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у дорожніх ос (Pompilidae)

Дорожні осі (Pompilidae) найбільша родина в надродині помпілоїдних ос (Pompiloidea). Головною особливістю представників цієї родини є використання павуків для розвитку потомства. На одному павуку розвивається лише одна

личинка (Richards & Hamm, 1939; Evans, 1953). Це є одним з екологічних аспектів, разом з морфологією, який підтверджує монофілію родини (Waichert et al., 2015). У різних представників родини існують незначні відмінності в екології, які здебільшого пов'язані зі стратегією полювання на павука, його транспортуванні, ступені паралізації або розвитку личинки осі на павуку. Переважна більшість дорожніх ос розвивається в закритих комірках з паралізованим павуком, тобто є ідіобіонтами. Однак деякі представники родини є койнобіонтами, тобто розвиваються на павуках, які залишаються активними й ведуть звичний для них спосіб життя (Shih et al., 2024). Серед досліджених видів койнобіонтом є *Homonotus sanguinolentus*, який полює на павуків роду *Cheiracanthium* (Nielsen, 1936). Паралізація таких павуків є тимчасовою, і з часом павук повністю відновлює свою рухливість. Однак відмінності в будові апарату жала у *H. sanguinolentus* від більшості інших досліджених видів є незначними. Паралізація павука (постійна чи тимчасова), ймовірно, залежить від складу отрути, позаяк серед ідіобіонтів також є види з тимчасовою паралізацією (Dashevsky & Rodriguez, 2021). Крім того не було знайдено суттєвих відмінностей в будові апарату жала у видів дорожніх ос, які полюють на велику кількість різних видів павуків з різних родин, серед досліджених видів такими є *Auplopus carbonarius* та *Pompilus cinereus* (Richards & Hamm, 1939; Honchar et al., 2024), та видів, які спеціалізуються на полюванні на павуків однієї родини або одного роду, серед досліджених видів такими, наприклад, є *Episyron arrogans* та *Eoferreola manticata* відповідно (Richards & Hamm, 1939; Grandi, 1957)

Після підведення апарату жала до кінця черевця (перша фаза) відбувається скорочення м'язів M_8 та M_9 , що призводить до викиду жала (друга фаза). При скороченні м'яза M_8 апарат жала піднімається доверху, а при скороченні M_9 рухається назад. Таким чином відбувається розходження жала і другого вальвіфера (рис. 5.1.1). На нашу думку, цей рух, через редукцію базального суглоба, може бути більш швидким ніж у видів, у яких базальний суглоб присутній. Однак через відсутність жорсткої основи для жала, сила удару,

ймовірно, менша. Це може бути пов'язано з місцем ужалення при паралізації здобичі, яке не має жорстких покривів. Адже дорожні осі жалять павука або в область ротового отвору або в просому між другими та третіми тазиками ніг (Gros, 2013). В обох випадках рухи жала будуть однакові.

Під час викидання жала дистальні сегменти третіх стулок залишаються навколо жала і, ймовірно, продовжують контролювати місце ужалення. Слід зауважити, що гофрована поверхня проксимального сегмента третіх стулок вірогідно компенсує розтягнення цього сегмента при його відхиленні вниз.

Для дорожніх ос характерний впорскуючий тип введення отрути, який забезпечують м'язи навколо міхура з отрутою (Kumpanenko & Gladun, 2024). Швидке скорочення цих м'язів забезпечує потрапляння отрути в тіло жертви. В такому випадку вальвілії відсутні, і поперемінні рухи перших стулок для прокачування отрути по каналу жала не потрібні. Однак у представників цієї родини м'язи M_5 та M_6 , які саме відповідають за рухи перших стулок, розвинені так само, як і у представників родин із клапанно-насосним типом введення отрути. Тому, можна зробити висновок, що рухи перших стулок, притаманні третій фазі, відбуваються у дорожніх ос. Також потрібно зауважити, що зубчики на кінці перших чи другої стулок, які виступають якорями при проникненні жала глибше в тіло жертви, відсутні. Ймовірно, що поперемінних рухів перших стулок також немає, що може бути пов'язане з широкою анальною аркою, яка поєднує обидва дев'ятих напівтергіти в єдиний жорсткий склерит. В зв'язку з чим стулки можуть рухатись лише разом. На поперечному зрізі жала видно як дорсо-медіальні ущільнення перекриваються під другою стулкою, таким чином утворюючи додаткове склепіння каналу жала. Теоретично, спільний рух перших стулок, які мають канал утворений дорсо-медіальними ущільненнями, за межі другої стулки дозволяє дуже швидко доставляти отруту в потрібну точку з мінімальними пошкодженнями нервової тканини здобичі та втратами отрути.

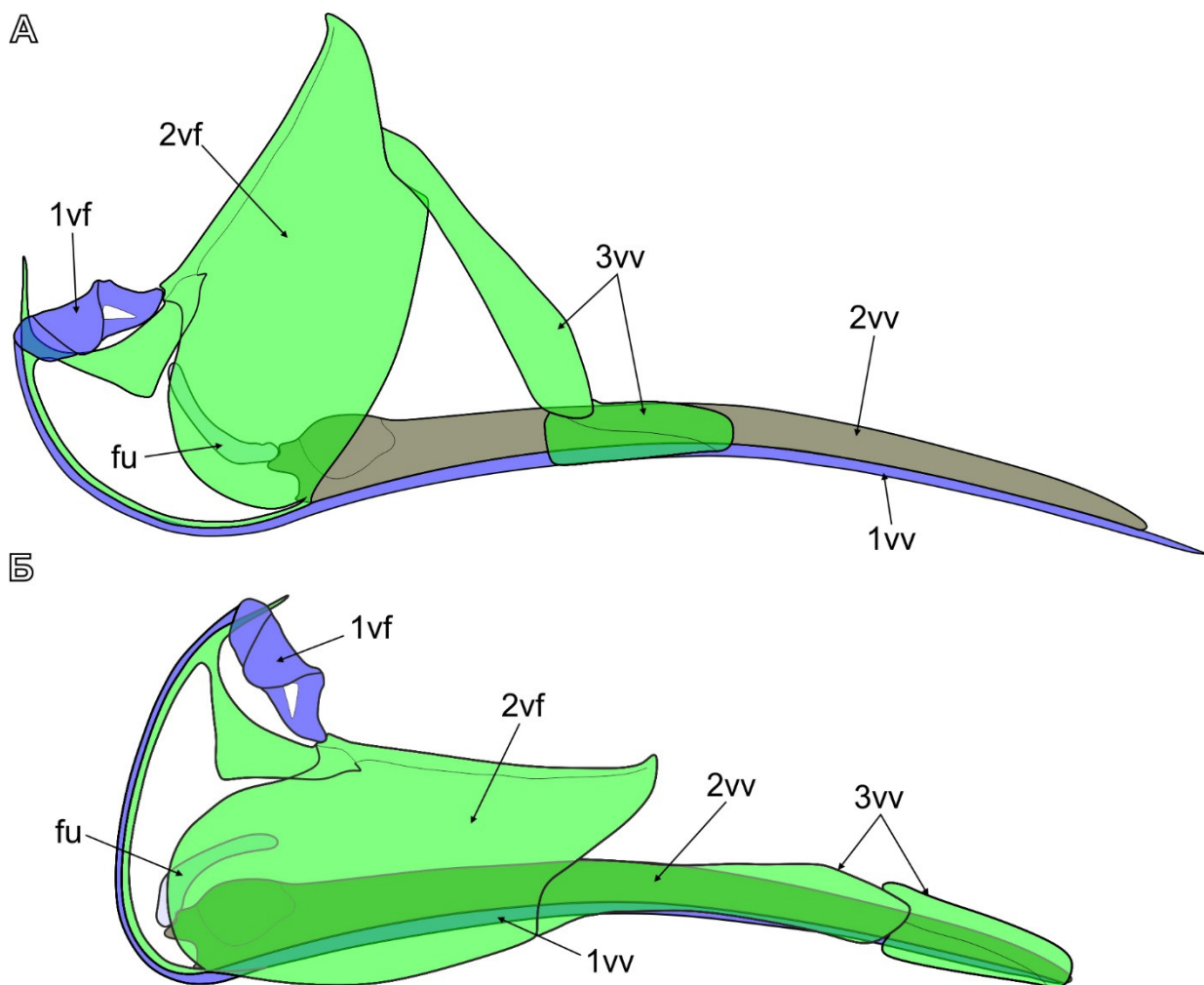


Рис. 5.1.1. Схематичне зображення розташування основних склеритів апарату жала під час ужалення (А) та в стані спокою (Б) у дорожніх ос.

Виникнення в процесі еволюції такої будови апарату жала, яка б досить швидко знешкоджувала потенційно небезпечну здобич, ймовірно, пов'язане з будовою центральної нервової системи павуків. В сучасних павуків центральна нервова система (ЦНС) складається зі зрощених гангліїв і майже вся знаходиться в просомі (головогрудях) (Park & Moon, 2013), лише незначні відмінності в її організації присутні у павуків підряду Mesothelae (Bristowe, 1933). Крім того, її частини розташовані по-різному. Частина, яка відповідає за чотири пари ходильних ніг, розташована ближче до вентральної сторони просоми, тоді як сам мозок розташований дорзальніше відносно неї і ближче до передньої частини просоми (Steinhoff et al., 2024). Ймовірно, дорожні осі жалять павука або в область ротового отвору або в просому між другими та третіми

тазиками ніг (Gros, 2013), позаяк ці місця розташовані найближче до центральної нервової системи павуків. Однак в літературі описані випадки, коли самка оси жалить павука кілька раз. Так, для виду *Episyron* sp. вказується два швидких ужалення (біля 2 секунд кожне) в місце з'єднання просоми з черевцем, проте після яких оса все ж жалить протягом 30 секунд під просому між тазиками ніг (Andrietti et al., 2008). Слід відмітити, що такі швидкі ужалення можуть бути без введення отрути.

На жаль, через відсутність даних для роду *Deutragenia* про місце ужалення павука, ми не можемо достовірно описати функції жала хвилястої форми. Достовірно можна припустити, що така форма жала не пов'язана з полюванням на павуків, з якоїсь конкретної родини. Так, за літературними даними серед досліджених нами видів, для *D. bifasciata* вказуються лише павуки з родини Thomisidae (Oehlke & Wolf, 1987), в той час як для *D. subintermedia* – павуки з родин Araneidae, Clubionidae, Salticidae та Segestriidae (Livory et al., 2008). Тому, ймовірно, форма жала пов'язана саме з тим, як відбувається паралізація здобичі осою.

Також складно робити припущення щодо функціонального значення склеротизованого місточка у представників підродин *Pepsinae* та *Pompilinae*. Можливо цей місточок запобігає деформації заднього краю другого вальвіфера при скороченні парного м'яза M_9 , місця кріплення якого знаходяться недалеко від місточка. Однак, залишається незрозумілим функціональне значення мембранозного з'єднання між вальвіферами у *A. pollux*. Можливо це якимось пов'язане з його здобиччю, а саме з павуками-землекопами роду *Atypus* (Edwards, 1997). Особливістю представників даного роду є масивні хеліцери, якими вони копають собі нірки, а ловча сітка формується з павутинної трубки, частина якої занурена в ґрунт (Прокопенко та ін., 2010). На жаль невідомо, де відбувається паралізація здобичі і куди саме оса її жалить. Хоча можна припустити, що місцем ужалення є ротовий отвір, адже не паралізовані (рухливі) дуже великі хеліцери можуть загрожувати як яйцю так і личинці оси. Нервові ганглії, які відповідають за рухи хеліцер знаходяться ближче до ротового отвору

і розділені стравоходом (Park & Moon, 2013), що, можливо, для їх знешкодження, потребує ужалення обох цих гангліїв. І саме мембранозне з'єднання між вальвіферами, на нашу думку, може забезпечувати потрібну мобільність жала під час паралізації, яка у інших дорожніх ос може забезпечуватися рухливістю черевця (у *A. pollux* кінець черевця може бути затиснений між хеліцерами і тому менш мобільним). Представники роду *Atypus* єдині мігаломорфні павуки (Mygalomorphae) в фауні України (Прокопенко та ін., 2010). В європейській фауні є рід дорожніх ос (*Entomobora*), який спеціалізується на полюванні на павуків цього інфраряду з інших родин (Gros, 2004). На жаль в Україні ці осі не відмічені, тому вони нами не досліджені.

Крім видів, що полюють на павуків, серед дорожніх ос присутні й клептопаразитичні види. Як було описано вище (розділ 1), клептопаразитичні види мають дві різні стратегії для проникнення в гніздо вида-хазяїна.

Клептопаразитичні види з підродин *Pepsinae* (рід *Poecilagenia*) і *Pompilinae* (рід *Evagetes*), знаходять нещодавно закриті комірочки з паралізованим павуком і яйцем іншої дорожньої осі-хазяїна, яке знищують і замість нього залишають своє яйце (Shimizu, 2000; Shimizu et al., 2023). В такому випадку павук вже є паралізованим і повторна паралізація здобичі не потрібна. Апарат жала у досліджених представників з таким типом клептопаразитизму не відрізняється від такого у видів, що полюють на павуків. Тому, жало в цих видів використовується лише для захисту від хижаків, і без виникнення нових функцій будова апарату жала залишається незмінною.

Інша стратегія полягає в приховуванні свого яйця, щоб його не помітила оса-хазяїн (Shimizu, 2000; Shimizu et al., 2023). Таку стратегію використовують представники підродини *Ceropalinae*. Самиці роду *Ceropales* залишають яйце в легені вже паралізованого павука під час його транспортування іншою дорожньою осою, а саме в момент коли оса-хазяїн залишає павука й займається будівництвом комірки. Весь процес відкладання яйця в легеню павука займає лише кілька секунд (Bouwman, 1915). В такому разі постійний контроль місця ужалення під час паралізації, як у видів-мисливців, їм не потрібний, тому треті

стулки не мають гофрованої поверхні по верхньому краю та розділені на сегменти лише ділянкою з тонкою мембраною. Адже така їх будова не зможе забезпечити прилягання дистального сегмента при викиді жала. Про відсутність контролю місця ужалення може свідчити й форма сьомого стернума, яка не має загнутих всередину бокових відростків. Ці загнуті відростки присутні у інших дорожніх ос і формують щілину, яка є стабільною точкою для жала і всі його відхилення відбуваються відносно цієї точки. Окрім церопалін таку будову сьомого стернума мають всі досліджені нами види складчатокрылих ос (Vespidae), у яких також поділ на сегменти третіх стулок можна провести лише по ділянці потоншеної кутикули. Крім того, відсутність аподеми першого вальвіфера може бути пов'язаною з відсутністю потреби тримати апарат жала максимально підведеним до кінця черевця під час ужалення.

Для роду *Ceropales* характерним є форма сьомого стернума та пряме жало, що пов'язують з еволюцією цих структур для клептопаразитизму (Waichert et al., 2022). Форма сьомого стернума наводить на думку, що саме завдяки йому яйце направляється в легеню павука. Однак залишається невідомим положення апарату жала під час яйцекладіння, що може дати інформацію як яйце проходить по сьомому стернуму.

Слід відмітити, що будова більшості склеритів апарату жала у складчатокрылих ос (Vespidae) подібна. Хоча розташування деяких м'язів у веспід знаходиться на інших склеритах, ніж у помпілід, значних відмінностей при рухах апарату жала, ймовірно, не буде, так як райони прикріплення цих м'язів залишаються незмінними. З цього можна зробити висновок, що і рухи під час ужалення у представників обох родин схожі. Відмінності полягають у положенні третіх стулок, які у веспід не залишаються навколо викинутого жала, і у можливості поперемінних рухів перших стулок, на кінцях яких у веспід є зубці. Можливо, ці відмінності пов'язані з вибором здобичі, адже веспіди полюють на дрібніших за себе комах і для їх паралізації достатньо потрапляння отрути лише в тіло здобичі, а не безпосередньо в нервові ганглії. Тому й контроль місця ужалення непотрібний. Схожість рухів апарату жала під час

ужалення у філогенетично віддалених родин, може свідчити, що такий тип рухів розвинувся незалежно у різних групах жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata).

5.2. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у немок (Mutillidae) та мірмоз (Myrmosidae)

Немки (Mutillidae) та мірмози (Myrmosidae) – родини в надродині помпілоїдних ос (Pompiloidea), які мають подібну екологію (біологію, поведінку, вибір здобичі). Ці осі не полюють на активну здобич, їх личинки розвиваються на малорухливих стадіях розвитку комах-хазяїв: передлялечках і лялечках. Переважно комахами-хазяями є різні перетинчастокрилі (Mickel, 1928; Brothers, 1972, 1989; Ronchetti & Polidori, 2020), проте деякі види немок розвиваються на лялечках мух, жуків та метеликів (Mickel, 1928; Brothers, 1989; Amini et al., 2014). Головною умовою для немок і мірмоз при виборі здобичі є наявність захисної оболонки навколо атакованої лялечки/передлялечки (кокона, пупарія, закритої комірки, тощо) та її розмір, достатній щоб забезпечити повний розвиток паразитоїда (Brothers, 1989).

Однак будова апарату жала у досліджених видів немок та мірмоз значно відрізняється. Для немок характерне дуже довге жало спірального типу, в той час як у мірмоз жало відносно коротке. Якщо порівнювати немок з іншими жалоносними перетинчастокрилими (Aculeata), то саме ці осі мають найдовше жало (Sadler et al., 2018). Таку довжину жала деякі автори пов'язували із захистом комах від хижаків. Зокрема, за думкою Генрі Германа (Hermann, 1968a) завдяки довгому жалю можна вразити будь-яку точку навколо тіла комах при нападі хижака. Проте існує низка досліджень, присвячених саме захисним механізмам немок (Schmidt & Blum, 1977; Schmidt et al., 2021), які показують що у цих ос, окрім жала, присутня ціла низка пристосувань для захисту від хижаків: апосематичне забарвлення, стридуляція, їдкі виділення, тверда кутикула (покриви). Слід зазначити, що у більшості жалоносних ос жало не збільшене

(Sadler et al., 2018), однак його ефективність, як засобу захисту, зберігається. Таким чином, збільшення довжини жала не обов'язково пов'язане з функцією захисту. Деніс Бразерс (Brothers, 1972) відмічає, що при проникненні в гніздо бджоли галікта (Halictidae) немка *Pseudomethoca frigida* (Smith, 1855) не використовує жало для захисту від мешканця гнізда, якщо він її атакує. Очевидно, еволюція функцій жала відбувалася в різних напрямках.

Через низьку мобільність передлялечок і лялечок хазяїв ймовірність пошкодження яйця чи личинки немок і мірмоз є мінімальною, тому ці комахи жалять лише останню фазу розвитку комахи-хазяїна (лялечку) для зупинки її подальшого розвитку (Mickel, 1928; Brothers, 1972). На жаль, через невелику кількість досліджень поведінки представників родини мірмоз (Myrmosidae), інформація про ужалення здобичі цими осами відсутня. Досліджена Денісом Бразерсом (Brothers, 1978) мірмоза *Myrmosula parvula* (Fox, 1893) в якості здобичі обирає передлялечок та лялечок бджіл роду *Lasioglossum*, і, ймовірно, не жалить їх, так як вони зберігають рухливість та продовжують розвиватися. Тобто, розвиток осі, від відкладання яйця до заляльковування, може проходити без паралізації здобичі.

Таким чином, на нашу думку, виникнення довгого жала у немок для полегшення паралізації здобичі в замкнутому просторі є малоімовірним, позаяк мірмози зі схожою поведінкою й відносно коротким жалом успішно розвиваються і без паралізації здобичі.

Яйця у немок, як і у переважної більшості інших акулеат, не проходять по каналу жала (Bischoff, 1927; Brothers, 1972). Однак жало немок може виконувати іншу функцію яйцеклада, а саме сенсорну. На кінці яйцеклада у перетинчастокрилих присутні різні сенсили, які використовуються для пошуку здобичі (Le Ralec et al., 1996; Ahmed et al., 2013). Про це свідчать і дослідження біології немки *P. frigida* (Brothers, 1972). Після відкриття комірки, в перегородці якої робиться невеликий отвір за допомогою мандибул, вміст досліджується вусиками протягом кількох секунд. Ймовірно, для перевірки стадії розвитку личинки бджоли-хазяїна, чи досягла вона розмірів, потрібних для розвитку

власної личинки. Якщо розміри придатні для паразитування, немка розвертається й досліджує вміст комірки за допомогою жала. Таке зондування комірки й потомства бджоли в ній займає біля двох хвилин. Після цього вже відбувається яйцекладіння й відмічається, що яйце може рухатися по низу жала від отвору статевого каналу до місця, де воно буде лежати (немає якогось певного місця в комірці чи на тілі жертви, куди б відкладалось яйце). Проте інший вид немок (*Chrestomutilla glossinae* (Turner, 1915)), який паразитує на пупаріях мухи це-це (*Glossina*), ймовірно, не зондує лялечку мухи за допомогою жала (Lamborn, 1915). Як вказує автор, самка проводить лише кілька секунд над зробленим отвором у стінці пупарія з притисненням до нього кінцем черевця для відкладання яйця. Однак ми не знайшли жодних відмінностей в будові апарату жала між видами, що паразитують на перетинчастокрилих (майже всі досліджені види), та *Physetopoda halensis*, що паразитує на лялечках жуків. На нашу думку, саме для зондування жертви в комірці й еволюціонувало жало немок.

Функціонування спірального жала відрізняється від такого у дорожніх ос. Через довжину жала, його викид за межі апарату завдяки підніманню другого вальвіфера відносно основи жала, ймовірно, не можливий. Сам викид забезпечується парним м'язом M_9 , який при скороченні підтягує фурку у задньому напрямку. Фурка тисне на жало й забезпечує його рух назовні (рис. 5.2.1 А). Ймовірно, для полегшення ковзання першого рамуса по другому в районі базального суглоба [місце, де в стані спокою перший рамус робить петлю (рис. 5.2.1 Б)], м'яз M_{10} змінює кривизну другого рамуса. Вихід першої стулки за межі другої забезпечують м'язи M_5 та M_6 . Повернення фурки в початкове положення можливе при скороченні м'яза M_8 . Через такі рухи при викиді жала, відхилення дев'ятого тергума від другого вальвіфера мінімальні, у зв'язку з чим, ймовірно, і редукований м'яз M_7 , а контроль за положенням дев'ятого тергума виконує м'яз M_6 . Повернення самого жала в початковий стан, ймовірно, забезпечується збільшенням напруження в спіралі жала, і при відведенні фурки, жало самостійно повертається в стан спокою. В стані спокою жало також має напруження, яке стримується генітальною мембраною, позаяк після її

пошкодження жало змінює кривизну спіралі. Склеротизація цієї мембрани забезпечує її форму та міцність. Наявність такої мембрани в апараті жала тифій (Tirphiidae), вірогідно, вказує на схожі рухи під час ужалення.

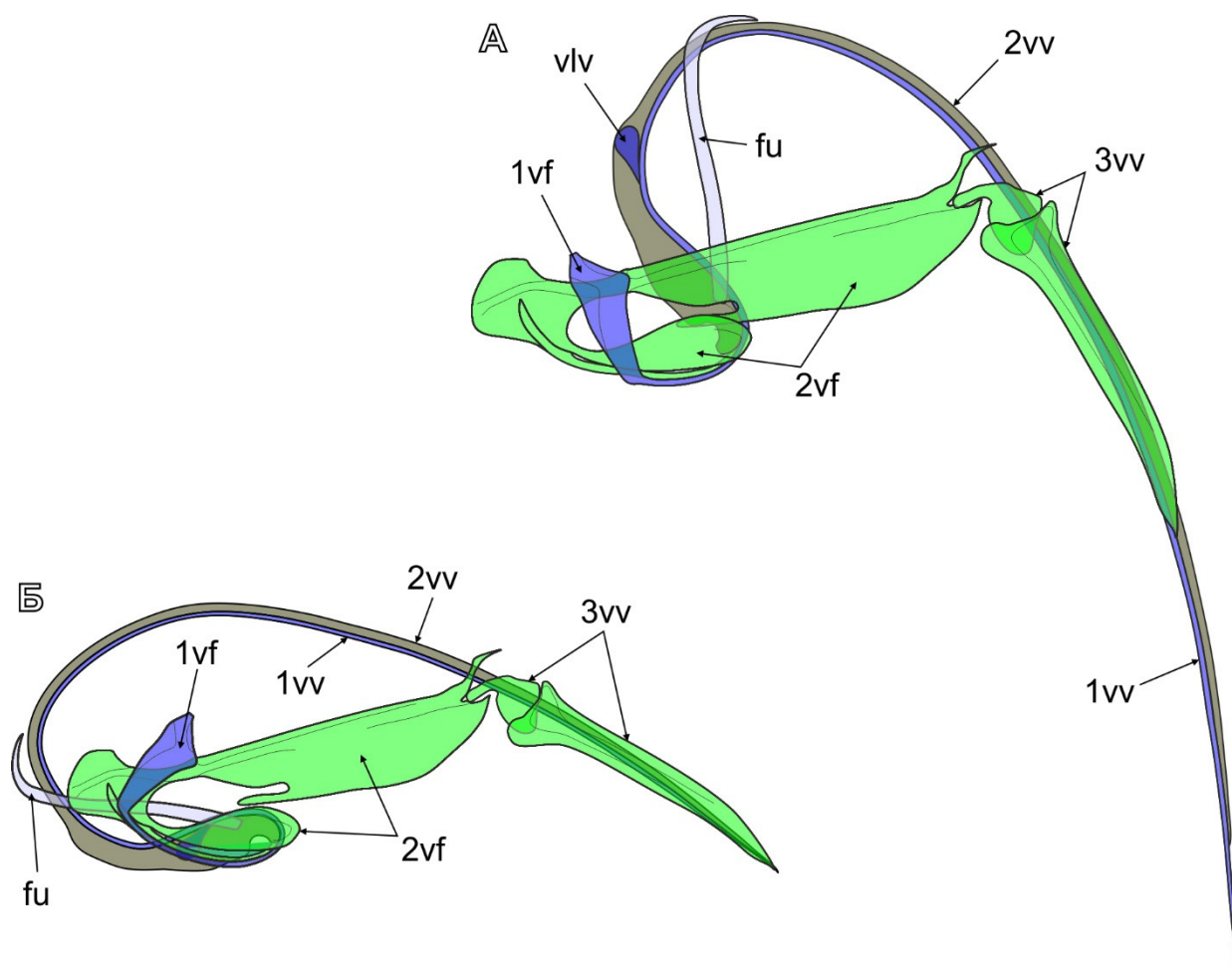


Рис. 5.2.1. Схематичне зображення розташування основних склеритів апарату жала під час ужалення (А) та в стані спокою (Б) у немек.

Нам невідомі дослідження щодо маніпуляцій мірмозами жалом в процесі ужалення. Проте, ймовірно, у мірмоз рухи апарату жала подібні на такі у сколій (Scoliidae). Адже у сколій і мірмоз частини другого вальвіфера з'єднані між собою рухливо (рис. 5.2.2). Це рухливе з'єднання, на нашу думку, й забезпечує викид жала (ужалення). Крім того на подібність рухів може вказувати наявність у мірмози (*M. atra*) склеротизованої ділянки на задній частині другого вальвіфера відразу за післясуглобовою вирізкою (рис. 3.2.14 А – біла стрілка) та подібної структури у досліджених видів сколій (рис. 3.3.1) в тому ж місці, яка є направляючою для мембрани під час згинання другого вальвіфера. Схожість

будови апаратів жала у мірмоз та сколій можуть бути пов'язаними з умовами, в яких вони його використовують. Адже представники обох родин знаходять здобич в обмеженому просторі.

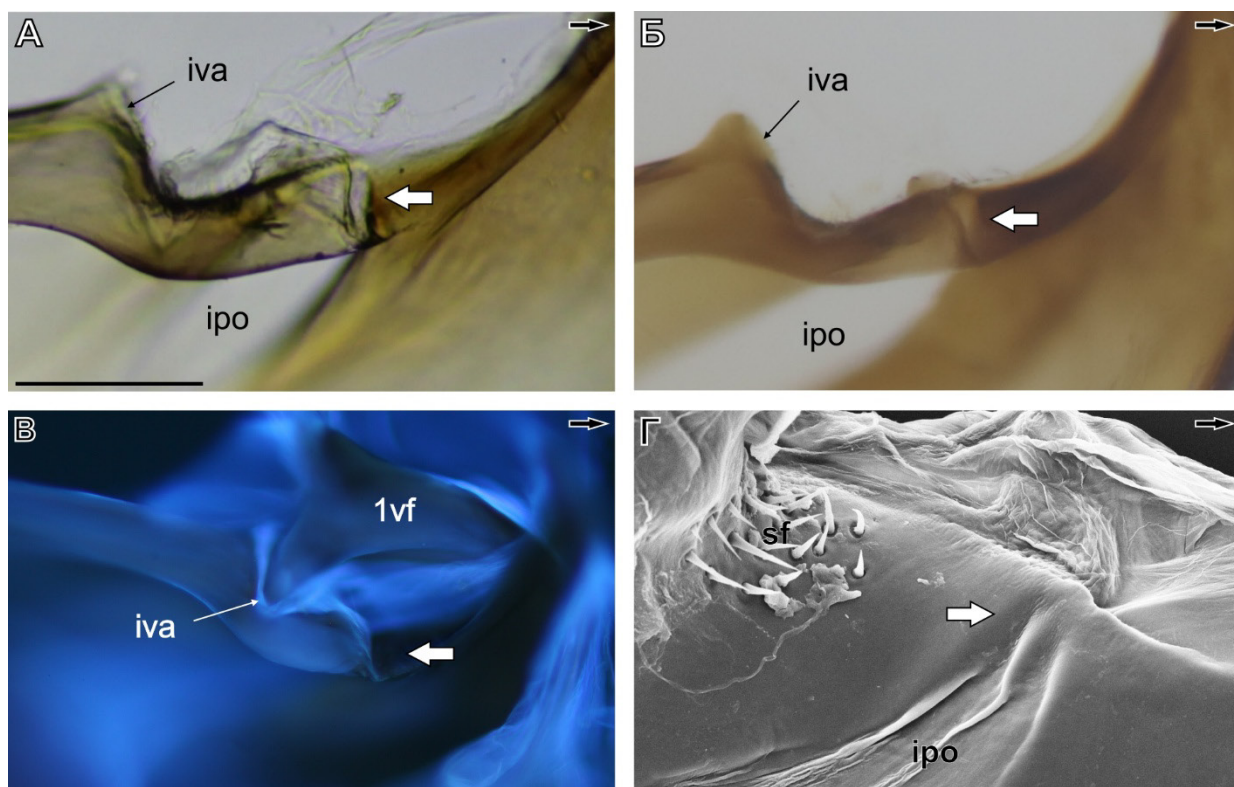


Рис. 5.2.2. Рухливе з'єднання частин другого вальвіфера (біла стрілка) у сколій (*S. sexmaculata*). А – світлова мікроскопія в прохідному світлі; Б – світлова мікроскопія в падаючому світлі; В – ультрафіолетова мікроскопія; Г – скануюча електронна мікроскопія. Шкала: 0,1 мм.

При скороченні м'язів M_8 та M_9 відбувається рух відростка передньої частини другого вальвіфера із суглобовою западиною назад, що рухає і жало в тому ж напрямі. Повернення назад можуть забезпечувати резиліноподібні елементи в суглобі другого вальвіфера. При цьому рухи перших стулок при прокачуванні отрути такі ж, як і в інших перетинчастокрилих (рис. 5.2.3). Таке функціонування апарату жала у мірмоз може означати, що вони не використовують жало для зондування жертви, а це є суттєвою відмінністю в екології мірмоз та немок.

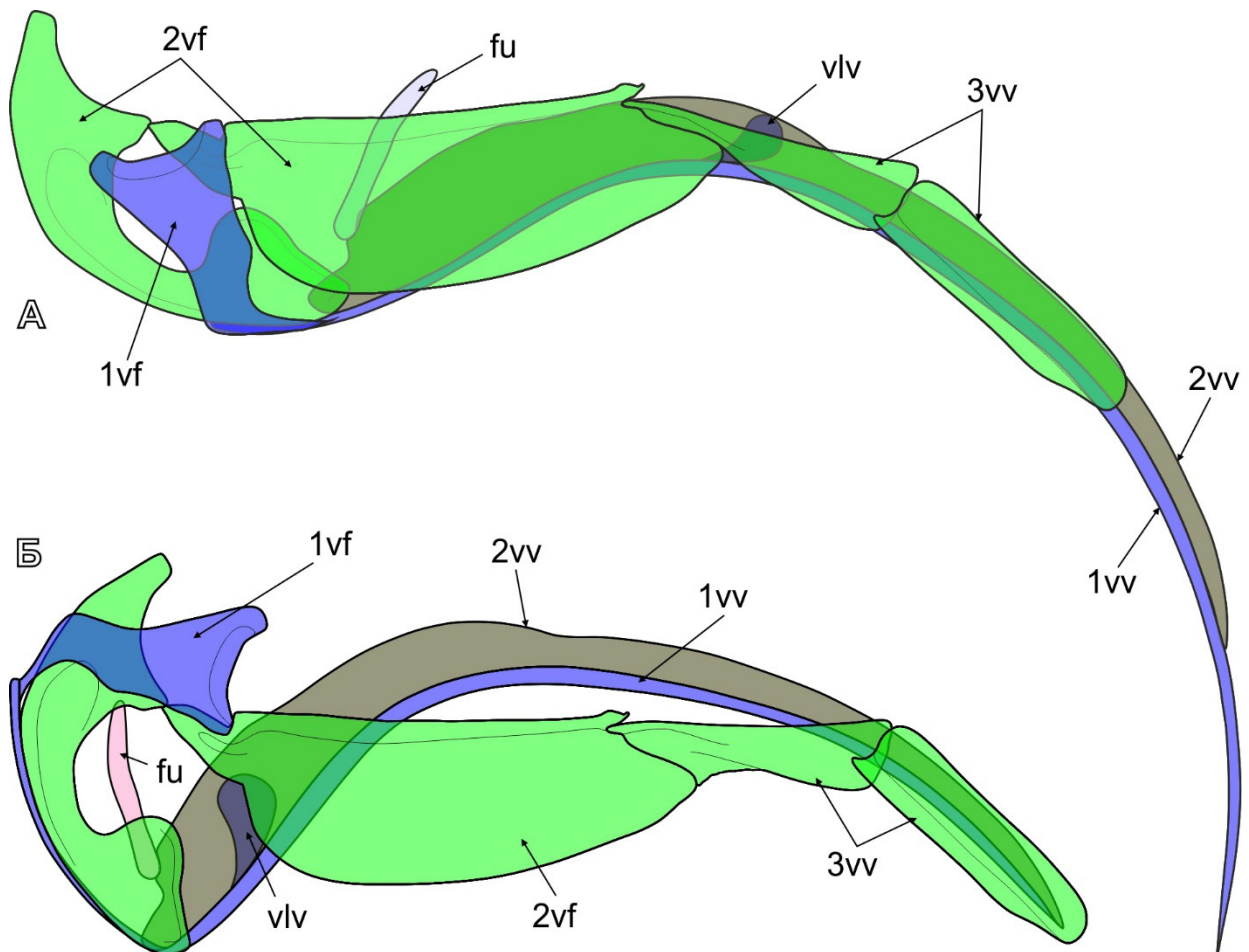


Рис. 5.2.3. Схематичне зображення розташування основних склеритів апарату жала під час ужалення (А) та в стані спокою (Б) у мірмоз.

5.3. Екоморфологічні особливості та функціонування апарату жала у сапіг (Sapygidae)

Сапіги (Sapygidae) єдина родина в надродині помпілоїдних ос (Pompiloidea), до якої належать лише клептопаразитичні види. Про поведінку представників підродини федченкіїн (Fedtschenkiinae) відомостей майже немає, лише *Fedtschenkia anthracina* була знайдена в гнізді одиночної складчастокрилої осі *Pterocheilus trichogaster* з підродини Eumeninae, що може вказувати на паразитування на личинках цього виду (Bohart & Schuster, 1972). Представники іншої підродини, а саме сапігін (Sapyginae), паразитують на бджолах декількох родин (Apidae, Colletidae та Megachilidae) (Hallett, 1920; Linsley, 1944; Hurd & Moure, 1961; Münster-Swendsen & Calabuig, 2000; Rozen &

Kamel, 2009; Bitsch, 2017). Ймовірно, це може вказувати, що представники цих підродин мають різну стратегію проникнення в гнізда видів-хазяїв. Такі висновки зробив В. Тобіас (Тобиас, 1965) після дослідження апарату жала у двох видів федченкій (Fedtschenkiinae). Ці висновки ґрунтувалися на наявності сенсорних щетинок на кінцях третіх стулок у федченкій, що свідчило про їх тактильну функцію для пошуку місця для відкладання яйця. У сапіг кінці стулок без щетинок, що автор пов'язував з відкладанням яйця за перетинку комірки бджоли. Таким чином, цим комахам не потрібно шукати конкретне місце всередині комірки для розміщення яйця. Автор також вказує на наявність зубців на кінці другої стулки жала у сапіг (крім роду *Sapygina*) для пропилювання перетинки комірки гнізда бджоли, тоді як у федченкій кінець другої стулки гладенький.

Представники підродини сапігін (*Sapyginae*) відкладають яйця як в закриту комірку (van Lith, 1957; Torchio, 1972; Münster-Swendsen & Calabuig, 2000; Minckley & Danforth, 2019), так і в незакриту, але провіантування якої вже завершено (Westrich, 1983; van Breugel, 2014; Yan et al., 2022). Навіть представники одного виду (наприклад, *Monosapyga clavicornis*), за даними різних авторів, відкладають яйця за вже побудовану перетинку (Münster-Swendsen & Calabuig, 2000) або в комірку без перетинки (van Breugel, 2014). Відкладання яйця в незакриту комірку несе небезпеку для цього яйця, адже бджола – хазяйка гнізда може знайти і знищити його. Ймовірно, саме тому й виникла стратегія відкладання яєць за перетинку комірки гнізда, де бджола-хазяйка вже не зможе його знищити. Проте й тут існують небезпеки для майбутнього потомства сапіг, адже деякі бджоли роблять спеціальні пусті комірки для запобігання паразитуванню (Münster-Swendsen & Calabuig, 2000).

Апарат жала у сапігіни (*Sapygina*) суттєво відрізняється від такого у інших досліджених нами видів сапіг, що може бути пов'язане саме з особливостями будівництва гнізд видами бджіл, на яких вони паразитують. Так, наприклад, *Monosapyga clavicornis* паразитує на бджолі *Chelostoma florissomne* (Linnaeus, 1758), яка робить перетинки комірок із суміші глини, слини й нектару (Münster-

Swendsen & Calabuig, 2000). Для цього виду вказується відкладання яйця за перетинку комірки через невеликий отвір по її центру (van Lith, 1957). Для сапігіни (*Sapygina decemguttata*) хазяїном вказують бджолу *Heriades truncorum* (Linnaeus, 1758), яка робить перетинки комірок з використанням рослинних смол. Для цього ж виду вказано відкладання яйця в пилкову масу до моменту закриття комірки бджолою (Westrich, 1989).

Відкладання яйця за перетинку комірки є цікавим, бо як і в більшості жалоносних перетинчастокрилих (Aculeata) у сапіг яйце не проходить по каналу жала. Таким чином, будова апарату жала у сапіг адаптована для подолання перешкоди, у вигляді перетинки комірки, під час відкладання яйця. На наш погляд, у сапіг, як і в інших досліджених видів, восьмий тергум забезпечує орієнтацію кінця жала до початку пробивання перетинки. Пробивання перетинки відбувається за допомогою збільшеної фурки, яка при скороченні м'язів M_8 та M_9 тисне на частину жала, що прилягає до неї. Тим самим забезпечується викид жала за межі останнього сегмента черевця. Концентричні гребені на кінці другої стулки можуть слугувати якорями для утримування жала при проходженні яйця через перетинку комірки. Саме проходження яйця забезпечують поперемінні рухи перших стулок, які мають спеціальну мікроскульптуру на поверхні з внутрішньої сторони поза каналом жала. Схожі мікроскульптури на внутрішній поверхні перших стулок присутні й в інших перетинчастокрилих і забезпечують проходження яйця по каналу яйцеклада (Austin & Browning, 1981). Для захисту перших стулок від пошкоджень матеріалом перетинки під час їх рухів, на другій стулці присутні тонкі вирости, спрямовані вниз, які закривають собою перші стулки ззовні. Саме ж яйце проходить по трикутній щілині між першими стулками, яка знизу обмежується сьомим стернумом. Такий спосіб проходження яйця по низу яйцеклада поза його каналом відомий у деяких видів їздців (Shaw & Wahl, 2014; Takasuka et al., 2018). При цьому треті стулки не беруть участі в процесі знаходження місця ужалення, а їх функція, ймовірно, залишається в захисті жала під час спокою. Проте залишається незрозумілим, яке положення вони займають під час відкладання

яєць. Ймовірно, саме з положенням третіх стулок під час пробивання перетинки, задня частина другого вальвіфера розділяється на вентральну та дорзальну лопаті. І саме підгинання вентральної лопаті, до якої й кріпляться треті стулки, всередину апарату жала збільшує їх мобільність. Такий процес відкладання яєць зображений на рисунку 5.3.1.

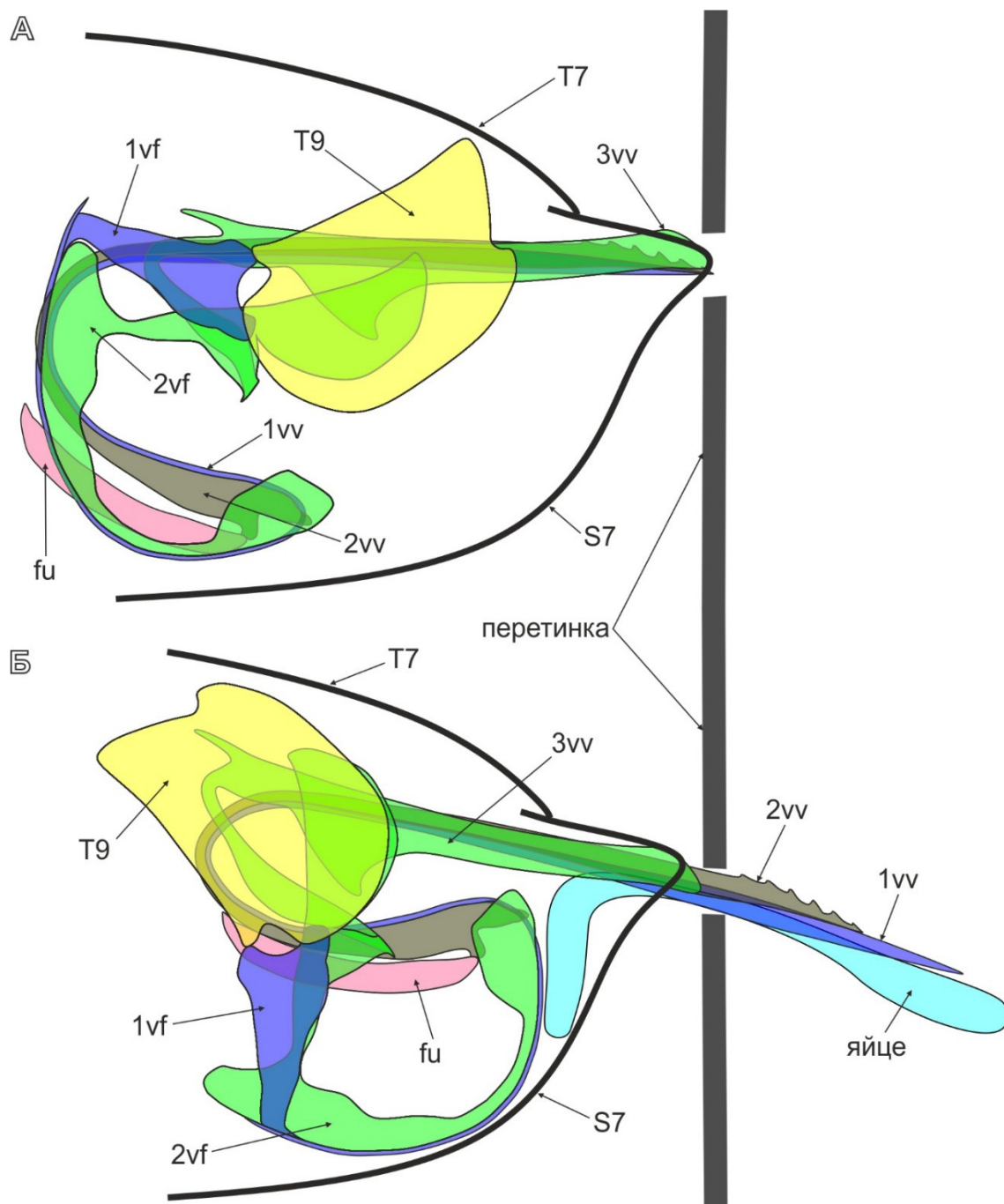


Рис. 5.3.1. Схематичне зображення положень апарату жала у сапіги під час відкладання яйця в комірку вида-хазяїна (восьмий тергум відсутній). А – початкове положення, Б – положення під час відкладання яйця.

У сапігіни (*S. decemguttata*) жало відрізняється від форми жала у інших досліджених видів підродини. Ймовірно, будова апарату жала змінилася через зміну стратегій відкладання яйця в комірку бджоли-хазяйки. Використання бджолою *Heriades truncorum* рослинних смол при будівництві перетинок у гнізді унеможливорює пробивання такої перетинки жалом. Що, ймовірно, й призвело до зміни форми жала та і всього апарату у цього виду сапіг. Хоча, у представників цього виду залишається розділення задньої частини другого вальвіфера на вентральну і дорзальну лопаті, як і збільшена фурка. Проте повністю відсутні концентричні гребені на кінці другої стулки. Ймовірно, під час відкладання яйця жало бере участь, так як воно повністю не редуковане. Адже через кривизну жала і наявність трикутних розширень на перших стулках утворюється щілина в пілковій масі, в яку по низу жала і потрапляє яйце.

Слід зазначити, що сапіги не використовують жало для захисту, оскільки в них відсутні вальвілії на перших стулках для прокачування отрути по каналу жала. Крім того, м'язи навколо міхура з отрутою, що наявні у представників видів з впорскуючим типом введення отрути (İşcanoglu & Bağcıoğlu, 2011), у сапіг відсутні (Kumpanenko & Gladun, 2024).

Ми припускаємо, що будова апарату жала подібна до такої у досліджених нами видів родів *Sapyga* і *Monosapyga*, та притаманна для більшості видів підродини Sapyginae, позаяк на фото у роботах деяких авторів можна побачити наявність концентричних гребенів на кінці другої стулки жала (van Achterberg, 2014; Yue et al., 2017). Проте відмінності в будові апарату жала у *S. decemguttata* пов'язана зі зміною стратегії поведінки у зв'язку з особливостями екології бджоли-хазяйки.

ВИСНОВКИ

За результатами досліджень будови скелету, м'язової системи та функціонування апаратів жала в контексті відомостей щодо екології досліджених видів можна зробити наступні висновки:

1. Вперше проведені детальні морфологічні дослідження будови скелету апарату жала у 43 видів помпілоїдних ос (Pompiloidea: Pompilidae, Mutillidae, Myrmosidae, Sapygidae) та 24 видів з трьох родин зовнішніх груп (Vespidae, Scoliidae, Tiphiidae). Вперше описано клапан другої стулки, що закриває отрутовивідний канал, в представників родини дорожніх ос, передній міст між другими вальвіферами у мірмоз, рухоме з'єднання між передньою і задньою частинами другого вальвіфера у мірмоз та сколій.

2. Виявлено, що представники різних родин помпілоїдних ос (Pompiloidea) мають значні відмінності у будові апаратів жала. Значні відмінності в будові апарату жала присутні на рівні деяких підродин, триб, а також, в деяких випадках, на рівні родів. Встановлений зв'язок з особливостями екології, біології і поведінки як їх здобичі/хазяїв так і самих видів.

3. Вперше детально досліджено м'язову систему апарату жала у 5 видів надродина Pompiloidea та 3 видів зовнішніх груп (Vespidae, Scoliidae, Tiphiidae). Виявлено, що м'язова система апарату жала у досліджених нами видів складається з 12 м'язів, серед яких один непарний, а решта парні. М'язи M_a та M_{vf} вперше описані для родин дорожніх ос (Pompilidae), сколій (Scoliidae), тифій (Tiphiidae) та складчастокрилих ос (Vespidae). М'яз M_a вперше описаний для Aculeata. Загальний план будови м'язової системи у представників надродина помпілоїдних ос (Pompiloidea) схожий у різних родинах. Відмінності щодо розташування місць кріплення м'язів або відсутність м'язів зумовлена передусім особливостями будови скелета (наявності, особливостей будови склеритів, їх взаємному розташуванні) апарату жала у представників конкретної родини. Крім того, в терго-вальвіферному, міжвальвіферному, фурко-стулковому з'єднаннях та між клапаном другої стулки і самою другою стулкою

помпілоїдних ос нами виявлені резиліноподібні елементи. Зроблено припущення, що резиліноподібні елементи можуть функціонувати в якості антагоністів до м'язів або підсилювати їх дію.

4. Порівняно будову апаратів жала у помпілоїдних ос з такою в представників зовнішніх груп. Виявлено, що деякі ознаки можуть бути характерними як для представників кількох різних родин помпілоїдних ос так і незалежно виникати у представників філогенетично віддалених від Pompiloidea родин – сколій, тифій, складчастокрилих ос. Що може свідчити про подібність певних рухів апарату жала у видів з різною екологією. Крім того, виявлені значні відмінності в розташуванні місць прикріплень деяких м'язів (M_2 , M_3 , M_4 та M_{VF}) в апараті жала складчастокрилих ос (Vespidae, Vespoidea) від досліджених нами представників помпілоїдних ос.

5. На основі отриманих морфологічних даних щодо будови скелетно-м'язової системи проаналізовано функції структур апарату жала під час його рухів у представників помпілоїдних ос. В процесі викиду жала виділено три фази рухів апарату жала, пов'язаних зі скороченням відповідних груп м'язів. У досліджених комах виявлено три основних функціональних різновиди апаратів жала – для паралізації, для зондування та для подолання перетинок комірок, які безпосередньо пов'язані з екологією представників різних родин.

6. Виявлено закономірність між виникненням певних адаптацій апарату жала та екологією виду. Показано, що відмінності в поведінці між видами та їхньою здобиччю може суттєво впливати на будову апарату жала. Однак, зникнення окремих функцій жала (наприклад, функція паралізації у клептопаразитичних видів дорожніх ос) при збереженні інших функцій (функція захисту) не викликає суттєвих змін в будові апарату жала.

7. Отже, представники різних родин помпілоїдних ос (Pompiloidea) мають цілу низку функціонально важливих відмінностей щодо будови скелета та м'язової системи апарату жала. Функції жала, як і особливості будови його скелетно-м'язової системи, пов'язані з особливостями екології, біології і поведінки видів, які відносяться до тієї чи іншої родини. Схожість екології,

біології і поведінки у представників філогенетично віддалених груп може призводити до незалежного виникнення в апараті жала схожих структур, що вирішують схожі функціональні завдання.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Abdalla, F.C. & da Cruz-Landim, C. (2001). Dufour glands in the hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): a review. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(1), 95–106. <https://doi.org/10.1590/s0034-71082001000100013>
2. Adlerz, G. (1903). Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae. *Kungliga Svenska Vetenskapsacademiens Handlingar*, 37(5), 1–181.
3. Adlerz, G. (1906). Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae II. *Kungliga Svenska Vetenskapsacademiens Handlingar*, 42(1), 1–48.
4. Adlerz, G. (1910). Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae III. *Kungliga Svenska Vetenskapsacademiens Handlingar*, 45(12), 1–75.
5. Adlerz, G. (1912). Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae IV. *Kungliga Svenska Vetenskapsacademiens Handlingar*, 47(10), 1–61.
6. Aguiar, A.P., Deans, A.R., Engel, M.S., Forshage, M., Huber, J.T., Jennings, J.T., Johnson, N.F., Lelej, A.S., Longino, J.T., Lohrmann, V., Mikó, I., Ohl, M., Rasmussen, C., Taeger, A. & Yu, D.S.K. (2013). Order Hymenoptera. *Zootaxa*, 3703(1), 51–62. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.12>
7. Ahmed, T., Zhang, T., He, K., Bai, S. & Wang, Z. (2013). Sense organs on the ovipositor of *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera: Braconidae): their probable role in stinging, oviposition and host selection process. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 16(3), 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.015>
8. Amini, A., Lelej, A.S., Sadeghi, H. & Karimi, J. (2014). First record of the velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae) reared from puparia of the ber fruit fly *Carpomya vesuviana* Costa (Diptera: Tephritidae) in Iran. *Zootaxa*, 3861(6), 585–590. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3861.6.5>
9. André, E. (1903). Mutillidae. *Genera Insectorum*, 11, 1–77.

10. Andrietti, F., Casiraghi, M., Martinoli, A., Polidori, C. & Montresor, C. (2008). Nesting habits of two spider wasps: *Anoplius infuscatus* and *Episyron* sp. (Hymenoptera: Pompilidae), with a review of the literature. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 44(1), 93–111.
<https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697547>
11. Arnhart, L. (1906). *Anatomie und Physiologie der Honigbiene*. Wien: M. Perles.
12. Ashmead, W.H. (1896). The phylogeny of the Hymenoptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 3(5), 323–336.
13. Ashmead, W.H. (1899). Super-families in the Hymenoptera and generic synopses of the families Thynnidae, Myrmosidae and Mutillidae. *Journal of the New York Entomological Society*, 7(1), 45–60.
14. Ashmead, W.H. (1903). Classification of the fossorial, predaceous and parasitic wasps of the superfamily Vespoidea, Mutillidae. *Canadian Entomologist*, 35(11), 303–310.
15. Austin, A.D. (1983). Morphology and mechanics of the ovipositor system of *Ceratobaeus* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) and related genera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12(2-3), 139–155.
[https://doi.org/10.1016/0020-7322\(83\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0020-7322(83)90006-5)
16. Austin, A.D. & Browning, T.O. (1981). A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 10(2), 93–108. [https://doi.org/10.1016/S0020-7322\(81\)80015-3](https://doi.org/10.1016/S0020-7322(81)80015-3)
17. Austin, A.D. & Field, S.A. (1997). The ovipositor system of scelionid and platygastriid wasps (Hymenoptera: Platygastroidea): comparative morphology and phylogenetic implications. *Invertebrate Taxonomy*, 11(1), 1–87.
<https://doi.org/10.1071/IT95048>
18. Barbosa, D.N., Vilhelmsen, L. & Azevedo, C.O. (2021). Morphology of sting apparatus of Chrysidoidea (Hymenoptera, Aculeata). *Arthropod Structure & Development*, 60(100999). <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100999>

19. Barthélémy, C. (2012). Nest Trapping, a simple method for gathering information on life histories of solitary bees and wasps. Bionomics of 21 species of solitary aculeate in Hong Kong. *Hong Kong Entomological Bulletin*, 4(1), 3–37.
20. Bender, J.C. (1943). Anatomy and histology of the female reproductive organs of *Habrobracon juglandis* (Ashmead) (Hymenoptera, Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 36(3), 537–545.
<https://doi.org/10.1093/aesa/36.3.537>
21. Berberet, R.C. & Helms, T.J. (1970). Notes on the biology of *Tiphia berbereti* (Hymenoptera: Tiphidae), a parasite of larval *Phyllophaga anxia*. *Annals of the Entomological Society of America*, 63(2), 471–473.
22. Billen, J.P.J. (1987). New structural aspects of the Dufour's gland and venom gland in social insects. *Naturwissenschaften*, 74, 340–341.
23. Billen, J., Justino, C.E.L., Carnimeo, F.H. & Noll, F.B. (2017). Morphology and ultrastructure of the Dufour gland of *Myzinum* sp. (Tiphidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 55, 109–119. <https://doi.org/10.3897/jhr.55.11618>
24. Billen, J., Stroobants, Z., Wenseleers, T., Hashim, R. & Ito, F. (2013). Diversity and morphology of abdominal glands in workers of the ant genus *Myopias* (Formicidae, Ponerinae). *Arthropod Structure & Development*, 42(3), 165–172.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2012.12.001>
25. Bischoff, H. (1920). Monographie der Mutilliden Afrikas. *Archiv für Naturgeschichte. Abteilung A*, 86(1-5), 1–830.
26. Bischoff, H. (1927). *Biologie der Hymenopteren. Eine Naturgeschichte der Hautflügler*. Springer.
27. Bissessarsingh, M. & Starr, C.K. (2021). Comparative morphology of the stinger in social wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Insects*, 12(8), 729.
<https://doi.org/10.3390/insects 12080729>
28. Bitsch, J. (2017). Les Sapygidae d'Europe (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 122(1), 7–34.

29. Bogusch, P. (2006). The velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae) of the Czech Republic and Slovakia: an identification key and annotated checklist. *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*, 91, 103–148.
30. Bohart, R.M. & Schuster, R.O. (1972). A host record for *Fedtschenkia* (Hymenoptera: Sapygidae). *The Pan-Pacific entomologist*, 48(2), 149.
31. Bonelli, P.B. (1969). Osservazioni biologiche sugli Imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXXIII. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 29, 179–187.
32. Boring, C.A., Sharkey, M.J. & Nychka, J.A. (2009). Structure and functional morphology of the ovipositor of *Homolobus truncator* (Hymenoptera: Ichneumonoidea: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 18(1), 1–24.
33. Börner, C. (1919). Stammesgeschichte der Hautflügler. *Biologisches Zentralblatt*, 39(4), 145–186.
34. Borowiec, M.L. & Kimsey, L.S. (2015). The first host record for the wasp subfamily Brachycistidinae (Hymenoptera: Tiphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 117(1), 62–64.
<https://doi.org/10.4289/0013-8797.117.1.62>
35. Bouwman, B.E. (1915). De wegwespen en hun parasiet (*Pompilus* en *Ceropales*). *De Levende Natuur*, 20(13), 241–246.
36. Bradley, J.C. (1955). Notes on the synonymy, distribution and affinities of the subfamily Fedtschenkiinae of the Sapygidae (Hymenoptera). *Entomological News*, 66(9), 230–233.
37. Brady, S.G., Schultz, T.R., Fisher, B.L. & Ward, P.S. (2006). Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(48), 18172–18177. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605858103>
38. Brajković, M., Krunic, M., Tomanović, Ž. & Stanisavljević, L.J. (1999). Morphological adaptations of the ovipositor of braconid wasps (Braconidae: Hymenoptera) associated to biological characteristics of their hosts. *Acta entomologica serbica*, 4(1/2), 107–125.

39. Brajković, M., Nikolić, Z., Ćurčić, S.B., Živić, I. & Stojanović, D.V. (2010). Morphological changes of the ovipositor in species of Cheloninae (Hymenoptera: Braconidae) in the course of adaptation to egg-larval parasitism. *Archives of Biological Sciences*, 62(2), 469–477. <https://doi.org/10.2298/ABS1002469B>
40. Branstetter, M.G., Danforth, B.N., Pitts, J.P., Faircloth, B.C., Ward, P.S., Buffington, M.L., Gates, M.W., Kula, R.R. & Brady, S.G. (2017). Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Current Biology*, 27(7), 1019–1025. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.027>
41. Bristowe, W.S. (1933). The liphistiid spiders. With an appendix on their internal anatomy by J. Millot. *Proceedings of Zoological Society of London*, 102(4), 1015–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1932.tb01575.x>
42. Bristowe, W.S. (1948). Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasps. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 160(1), 12–37. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1948.tb00502.x>
43. Brothers, D.J. (1972). Biology and immature stages of *Pseudomethoca f. frigida*, with notes on other species (Hymenoptera: Mutillidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 50(1), 1–38.
44. Brothers, D.J. (1975). Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin*, 50(11), 483–648.
45. Brothers, D.J. (1978). Biology and immature stages of *Myrmosula parvula* (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4), 698–710.
46. Brothers, D. J. (1989). Alternative life-history styles of mutillid wasps (Insecta, Hymenoptera). In M. N. Bruton (Ed.), *Alternative life-history styles of animals* (pp. 279–291). Kluwer Academic Publishers.. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2605-9_14
47. Brothers, D.J. (1999). Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28(1-2), 233–249. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.1999.00003.x>

48. Brothers, D.J. & Carpenter, J.M. (1993). Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 2(1), 227–304.
49. Brothers, D.J., & Finnamore, A.T. (1993). Superfamily Vespoidea. In H. Goulet & J.T. Huber (Eds.), *Hymenoptera of the World: an identification guide to the families* (pp. 161–278). Agriculture Canada.
50. Brothers, D.J. & Lelej, A.S. (2017). Phylogeny and higher classification of Mutillidae (Hymenoptera) based on morphological reanalyses. *Journal of Hymenoptera Research*, 60, 1–97. <https://doi.org/10.3897/jhr.60.20091>
51. Buffington, M.L. (2007). The occurrence and phylogenetic implications of the ovipositor clip within the Figitidae (Insecta: Hymenoptera: Cynipoidea), *Journal of Natural History*, 41(33–36), 2267–2282.
<https://doi.org/10.1080/00222930701579732>
52. Callahan, P.S., Blum, M.S. & Walker, J.R. (1959). Morphology and histology of the poison glands and sting of the imported fire ant (*Solenopsis saevissima* v. *richteri* Forel). *Annals of the Entomological Society of America*, 52(5), 573–590.
<https://doi.org/10.1093/aesa/52.5.573>
53. Cardinal, S. & Packer, L. (2007). Phylogenetic analysis of the corbiculate Apinae based on morphology of the sting apparatus (Hymenoptera: Apidae). *Cladistics*, 23, 99–118. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00137.x>
54. Carpenter, J.M. & Wheeler, W.C. (1999). Towards simultaneous analysis of molecular and morphological data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta*, 28(1-2), 251–260. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.1999.00009.x>
55. Cassier, P., Tel-Zur, D. & Lensky, Y. (1994). The sting sheaths of honey bee workers (*Apis mellifera* L.): structure and alarm pheromone secretion. *Journal of Insect Physiology*, 40(1), 23–32. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90108-2](https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90108-2)
56. Cerkvenik, U., van de Straat, B., Gussekloo, S.W.S. & van Leeuwen, J.L. (2017). Mechanisms of ovipositor insertion and steering of a parasitic wasp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(37), E7822–E7831. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706162114>

57. Cheshire, F.R. (1886). *Bees and Bee-keeping. Scientific and practical. Vol. 1.* L. Upcott Gill.
58. Copland, M.J.W. (1976). Female reproductive system of the Aphelinidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 5(3), 151–166. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(76\)90001-5](https://doi.org/10.1016/0020-7322(76)90001-5)
59. Copland, M.J.W. & King, P.E. (1972a). The structure of the female reproductive system in the Eurytomidae (Chalcidoidea: Hymenoptera). *Journal of Zoology*, 166(2), 185–212. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1972.tb04085.x>
60. Copland, M.J.W. & King, P.E. (1972b). The structure of the female reproductive system in the Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 124(2), 191–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1972.tb00363.x>
61. Copland, M.J.W., King, P.E. & Hill, D.S. (1973). The structure of the female reproductive system in the Agaonidae (Chalcidoidea, Hymenoptera). *Journal of Entomology A, General Entomology*, 48(1), 25–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1973.tb00029.x>
62. Csader, M., Mayer, K., Betz, O., Fischer, S. & Eggs, B. (2021). Ovipositor of the braconid wasp *Habrobracon hebetor*: structural and functional aspects. *Journal of Hymenoptera Research*, 83, 73–99. <https://doi.org/10.3897/jhr.83.64018>
63. da Silva, M., Noll, F.B. & Carpenter, J.M. (2014). The usefulness of the sting apparatus in phylogenetic reconstructions in vespids, with emphasis on the Epiponini: More support for the single origin of eusociality in the Vespidae. *Neotropical Entomology*, 43, 124–142. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0179-4>
64. Dashevsky, D. & Rodriguez, J. (2021). A short review of the venoms and toxins of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae). *Toxins*, 13(11), 744. <https://doi.org/10.3390/toxins13110744>
65. Day, M.C. (1981). A revision of *Pompilus* Fabricius (Hymenoptera: Pompilidae), with further nomenclatural and biological considerations. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology*, 42(1), 1–42.

66. Debevec, A.H., Cardinal, S. & Danforth, B.N. (2012). Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta*, 41(5), 527–535.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00549.x>
67. Dvořák, L. & Roberts, S.P.M. (2006). Key to the paper and social wasps of Central Europe (Hymenoptera: Vespidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 46, 221–244.
68. Dweck, H.K.M., Gadallah, N.S. & Darwish, E. (2008). Structure and sensory equipment of the ovipositor of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). *Micron*, 39(8), 1255–1261.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2008.03.012>
69. Edwards, R. (ed.) (1997). *Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 1*. Biological Records Centre.
70. Eggs, B., Birkhold, A.I., Röhrle, O. & Betz, O. (2018). Structure and function of the musculoskeletal ovipositor system of an ichneumonid wasp. *BMC Zoology*, 3(12). <https://doi.org/10.1186/s40850-018-0037-2>
71. Ernst, A.F., Mikó, I. & Deans, A.R. (2013). Morphology and function of the ovipositor mechanism in Ceraphronoidea (Hymenoptera, Apocrita). *Journal of Hymenoptera Research*, 33(4), 25–61. <https://doi.org/10.3897/JHR.33.5204>
72. Evans, H.E. (1953). Comparative ethology and the systematics of spider wasps. *Systematic Zoology*, 2(4), 155–172. <https://doi.org/10.2307/2411559>
73. Evans, H.E. (1962). The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps. *Evolution*, 16(4), 468–483. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1962.tb03237.x>
74. Evans, H.E. (1966). The behavior patterns of solitary wasps. *Annual Review of Entomology*, 11, 123–154. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001011>
75. Evans, H.E. & Shimizu, A. (1996). The evolution of nest building and communal nesting in Ageniellini (Insecta: Hymenoptera: Pompilidae). *Journal of Natural History*, 30(11), 1633–1648. <https://doi.org/10.1080/00222939600770961>
76. Evans, H.E., Kugler, C. & Brown, W.L. jr. (1979) Rediscovery of *Scolebythus madecassus*, with a description of the male and of the female sting apparatus

(Hymenoptera: Scolioleptidae). *Psyche*, 86(1), 45–51.

<https://doi.org/10.1155/1979/26256>

77. Fabre, J.-H. (1879). *Souvenirs entomologiques – I^{re} série*. Delagrave.
78. Fabre, J.-H. (1882). *Nouveaux souvenirs entomologiques – II^e série*. Delagrave.
79. Fabre, J.-H. (1886). *Souvenirs entomologiques – III^e série*. Delagrave.
80. Fabre, J.-H. (1891). *Souvenirs entomologiques – IV^e série*. Delagrave.
81. Fabre, J.-H. (1903). *Souvenirs entomologiques – VIII^e série*. Delagrave.
82. Fergusson, N.D.M. (1988). Comparative study of the structures of phylogenetic importance of female genitalia of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 13(1), 13–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1988.tb00225.x>
83. Ferton, C. (1890). Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 44(4), 281–294.
84. Ferton, C. (1897). Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 52(2), 101–132.
85. Ferton, C. (1901). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. *Annales de la Société entomologique de France*, 70(1), 83–148.
86. Ferton, C. (1902). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 2^e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 71(3), 499–530.
87. Ferton, C. (1905). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 3^e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 74(1-2), 56–104.
88. Ferton, C. (1908). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 4^e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 77(4), 535–585.
89. Ferton, C. (1909). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 5^e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 78(3), 401–422.

90. Ferton, C. (1910). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 6e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 79(2), 145–178.
91. Ferton, C. (1911). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 7e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 80(3), 351–412.
92. Ferton, C. (1914). Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 8e série. *Annales de la Société entomologique de France*, 83(1), 81–119.
93. Foerster, E. (1912). Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Stechapparat der Ameisen. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 34(3), 347–380. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.16112>
94. Fox, W.J. (1894). A proposed classification of the fossorial Hymenoptera of North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 46, 292–307.
95. Gadallah, N.S. (2001). A comparative morphological study of the skeletal parts of the sting apparatus in some *Stizus* species from Egypt (Sphecidae: Bembicinae). *Egyptian Journal of Zoology*, 37, 255–265.
96. Gadallah, N.S. & Assery, B.M. (2004). Comparative study of the skeletal parts of the sting apparatus in some sphecid species from Saudi Arabia (Hymenoptera: Sphecidae). *Linzer biologische Beiträge*, 36(2), 1393–1412.
97. Gal, R., Kaiser, M., Haspel, G. & Libersat, F. (2014). Sensory arsenal on the stinger of the parasitoid jewel wasp and its possible role in identifying cockroach brains. *PLoS ONE*, 9(2), e89683. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089683>
98. Gnatzy, W., Volknandt, W. & Dzwonek, A. (2018). Egg-laying behavior and morphological and chemical characterization of egg surface and egg attachment glue of the digger wasp *Ampulex compressa* (Hymenoptera, Ampulicidae). *Arthropod Structure & Development*, 47(1), 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2017.11.010>

99. Gonzalez, J.M. & Hermann, H.R. (1985). Venom apparatus of *Trypoxylon politum* Say (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Entomological Science*, 20(3), 294–299. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-20.3.294>
100. Goubault, M., Cortesero, A.M., Paty, C., Fourrier, J., Dourlot, S. & Le Ralec, A. (2011). Abdominal sensory equipment involved in external host discrimination in a solitary parasitoid wasp. *Microscopy Research and Technique*, 74(12), 1145–1153. <https://doi.org/10.1002/jemt.21007>
101. Graf, S., Willsch, M. & Ohl, M. (2021). Comparative morphology of the musculature of the sting apparatus in *Ampulex compressa* (Hymenoptera, Ampulicidae) and *Sceliphron destillatorium* (Hymenoptera, Sphecidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 68(1), 21–32. <https://doi.org/10.3897/dez.68.58217>
102. Grandi, G. (1936). Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. XV. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia del R. Istituto Superiore Agrario di Bologna*, 8, 27–121.
103. Grandi, G. (1957) Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. XXVII. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 22, 307–398.
104. Gros, E. (1982). Note sur la biologie de quelques Pompilides (1re partie). *L'Entomologiste*, 38(4-5), 193–201.
105. Gros, E. (1983a). Note sur la biologie de quelques Pompilides (2e partie). *L'Entomologiste*, 39(1), 24–35.
106. Gros, E. (1983b). Note sur la biologie de quelques Pompilides (3e partie). *L'Entomologiste*, 39(3), 125–136.
107. Gros, E. (1994). Notes sur la biologie de quelques *Priocnemis* Schioedte (Hymenoptera, Pompilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 99(4), 357–364.
108. Gros, E. (1997). Notes sur la biologie de quelques Pompilides de la sous-famille des Pepsinae (Hymenoptera, Pompilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 102(4), 345–354.

109. Gros, E. (2004). Notes comportementales sur 23 espèces de Pompilides de la faune franco-ibérique (Hymenoptera, Pompilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 109(4), 387–408.
110. Gros, E. (2008). Notes comportementales sur *Agenioideus ruficeps* (Eversmann, 1846) (Hymenoptera, Pompilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 113(4), 421–425.
111. Gros, E. (2013). Généralités sur le comportement des Pompilidae. In: Gros, E., Durand, F. (eds) Les pompiles. *Arvernsis*, hors-série 1, 2–74.
112. Gros, E. & Wahis, R. (2002). Contribution à la connaissance des *Agenioideus* de la faune franco-belge (Hymenoptera, Pompilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 107(3), 313–334.
113. Hallett, H.M. (1920). Nesting-habits of *Sapyga 5-punctata* Fab. *The Entomologist's monthly magazine*, 56(675), 185.
114. Haupt, H. (1929). Weiterer Ausbau meines Systems der Psammocharidae. Mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 15(1), 107–197.
115. Haupt, H. (1930). Die Einordnung der mir bekannten Psammocharidae mit 2 Cubitalzellen in mein System. *Mitteilungen aus dem Zoologisch Museum in Berlin*, 16(5), 673–797.
116. Hausl-Hofstätter, U. & Bojar, H.-P. (2016). Behaviour, biology and morphology of *Stephanus serrator* (Fabricius, 1798) (Hymenoptera: Stephanidae). *Joannea Zoologie*, 15, 15–38.
117. Hermann, H.R. (1968a). The hymenopterous poison apparatus. IV. *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Georgia Entomological Society*, 3(1), 1–10.
118. Hermann, H.R. (1968b). The hymenopterous poison apparatus. V. *Aneuretus simony*. *Annals of the Entomological Society of America*, 61(5), 1315–1317.
<https://doi.org/10.1093/aesa/61.5.1315>

119. Hermann, H.R. (1968c). The hymenopterous poison apparatus. VII. *Simopelta oculata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Journal of the Georgia Entomological Society*, 3(4), 163–166.
120. Hermann, H.R. (1969a). The hymenopterous poison apparatus. VIII. *Leptogenys (Lobopelta) elongata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 42(2), 239–243.
121. Hermann, H.R. (1969b). The hymenopterous poison apparatus: evolutionary trends in three closely related subfamilies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Georgia Entomological Society*, 4(3), 123–141.
122. Hermann, H.R. (1975). The ant-like venom apparatus of *Typhoctes peculiaris*, a primitive mutillid wasp. *Annals of the Entomological Society of America*, 68(5), 882–884. <https://doi.org/10.1093/aesa/68.5.882>
123. Hermann, H.R. & Blum, M.S. (1966). The morphology and histology of the hymenopterous poison apparatus. I. *Paraponera clavata* (Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59(2), 397–409. <https://doi.org/10.1093/aesa/59.2.397>
124. Hermann, H.R. & Blum, M.S. (1967a). The morphology and histology of the hymenopterous poison apparatus. II. *Pogonomyrmex badius* (Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 60(3), 661–668. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.3.661>
125. Hermann, H.R. & Blum, M.S. (1967b). The morphology and histology of the hymenopterous poison apparatus. III. *Eciton hamatum* (Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 60(6), 1282–1291. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.6.1282>
126. Hermann, H.R. & Blum, M.S. (1968). The hymenopterous poison apparatus. VI. *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 75(3), 216–227. <https://doi.org/10.1155/1968/70198>
127. Hermann, H.R., Blum, M.S., Wheeler, J.W., Overal, W.L., Schmidt, J.O. & Chao, J.-T. (1984). Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (Guerin) and *Paraponera clavata*

- (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 77(3), 272–279. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.3.272>
128. Hermann, H.R. & Chao, J.-T. (1983). Furcula, a major component of the hymenopterous venom apparatus. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12(5-6), 321–337. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(83\)90027-2](https://doi.org/10.1016/0020-7322(83)90027-2)
 129. Hermann, H.R. & Douglas, M.E. (1976). Comparative survey of the sensory structures of the sting and ovipositor of hymenopterous insects. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 11(3), 223–239.
 130. Hermann, H.R. & Gonzalez, J.M. (1986). Venom apparatus of *Trypoxylon clavatum clavatum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(2), 213–218.
 131. Hermann, H.R., Moser, J.C. & Hunt, A.N. (1970). The hymenopterous poison apparatus. X. morphological and behavioral changes in *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63(6), 1552–1558. <https://doi.org/10.1093/aesa/63.6.1552>
 132. Hermann, H.R. & Willer, D.E. (1986). Resilin distribution and its function in the venom apparatus of the honey bee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 15(1-2), 107–114. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(86\)90011-5](https://doi.org/10.1016/0020-7322(86)90011-5)
 133. Herrmann, M. (2006). Die Wegwespe *Cryptocheilus versicolor* (Scopoli 1763) als Bewohner von Trocknungsrisen in Ackerflächen (Hymenoptera, Pompilidae). *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg*, 162, 261–282. <https://doi.org/10.26251/jhgfn.162.2006.261-282>
 134. Honchar, H.Yu., Kumpanenko, A.S., Gorobchyshyn, V.A. & Vishnevskiy, D.O. (2024). Preliminary investigations of the species composition of the aculeate hymenopteran community in Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Hymenoptera, Aculeata). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 67(2), 259–278. <https://doi.org/10.3897/travaux.67.e105399>

135. Hurd, P.D. & Moure, J.S. (1961). Some notes on sapygid parasitism in the nests of carpenter bees belonging to the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Aculeata). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 34(1), 19–22.
136. İřcanoęlu, ř. & Baęriaçık, N. (2011). *Polistes gallicus* (L.), *Polistes nimpha* (Christ) ve *Vespula germanica* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae) Türlerinde zehir aygıtının ultramorfolojik karşılaştırılması. *Kafkas Üniversitesi Veteriner Fakóltesi Dergisi*, 17(4), 621–624. <https://doi.org/10.9775/kvfd.2010.4380>
137. Iwata, K. (1942). Comparative studies on the habits of solitary wasps. *Tenthredo: acta entomologica*, 4(1-2), 1–146.
138. King, P.E. (1962). The muscular structure of the ovipositor and its mode of function in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A, General Entomology*, 37(10-12), 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1962.tb00002.x>
139. King, P.E. & Copland, M.J.W. (1969). The structure of the female reproductive system in the Mymaridae (Chalcidoidea: Hymenoptera). *Journal of Natural History*, 3(3), 349–365. <https://doi.org/10.1080/00222936900770311>
140. Königsman, E. (1978). Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F.*, 25(4-5), 365–435.
141. Krombein, K.V. (1939). Studies in the Tiphiidae (Hymenoptera, Aculeata): IV. A revision of the Myrmosinae of the New World with a discussion of the Old World species. *Transactions of the American Entomological Society*, 65(4), 415–465.
142. Krombein, K.V. (1967). *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates*. Smithsonian Press.
143. Kugler, C. (1978a). A comparative study of the myrmicine sting apparatus (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomologica (N.S.)*, 20(1-4), 413–548.
144. Kugler, C. (1978b). Further studies of the myrmicine sting apparatus: *Eutetramorium*, *Oxyopomyrmex*, and *Terataner* (Hymenoptera, Formicidae).

- Psyche: A Journal of Entomology*, 85(2-3), 255–263.
<https://doi.org/10.1155/1978/61918>
145. Kugler, C. (1979). Evolution of the sting apparatus in the myrmicine ants. *Evolution*, 33(1), 117–130. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04668.x>
 146. Kugler, C. (1980). The sting apparatus in the primitive ants *Nothomyrmecia* and *Myrmecia*. *Australian Journal of Entomology*, 19(4), 263–267.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1980.tb00983.x>
 147. Kundanati, L. & Gundiah, N. (2014). Biomechanics of substrate boring by fig wasps. *The Journal of Experimental Biology*, 217, 1946–1954.
<https://doi.org/10.1242/jeb.098228>
 148. Kumpanenko, A.S. & Gladun, D.V. (2018). Functional morphology of the sting apparatus of the spider wasp *Cryptocheilus versicolor* (Scopoli, 1763) (Hymenoptera: Pompilidae). *Entomological Science*, 21(1), 124–132.
<https://doi.org/10.1111/ens.12288>
 149. Kumpanenko, A. & Gladun, D. (2024). Morphology of the sting apparatus in sapygid wasps of the subfamily Sapyginae (Hymenoptera: Sapygidae). *Arthropod Structure & Development*, 82, 101381. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2024.101381>
 150. Kumpanenko, A., Gladun, D. & Vilhelmsen, L. (2019). Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 77(2), 325–338. <https://doi.org/10.26049/ASP77-2-2019-08>
 151. Kumpanenko, A., Gladun, D. & Vilhelmsen, L. (2022). Morphology of the sting apparatus in velvet ants of the subfamilies Myrmosinae, Dasylabrinae, Myrmillinae and Mutillinae (Hymenoptera: Mutillidae). *Zoomorphology*, 141(1), 81–94.
<https://doi.org/10.1007/s00435-022-00552-w>
 152. Lamborn, W.A. (1915). Second report on *Glossina* investigations in Nyasaland. *Bulletin of Entomological Research*, 6(3), 249–265.
 153. Le Ralec, A., Rabasse, J.M. & Wajnberg, E. (1996). Comparative morphology of the ovipositor of some parasitic Hymenoptera in relation to characteristics of

their hosts. *The Canadian Entomologist*, 128(3), 413–433.

<https://doi.org/10.4039/Ent128413-3>

154. Le Ralec, A. & Wajnberg, E. (1990). Sensory receptors of the ovipositor of *Trichogramma maidis* [Hym.: Trichogrammatidae]. *Entomophaga*, 35, 293–299.
155. Lelej, A.S. & Schmid-Egger, C. (2005). The velvet ants (Hymenoptera, Mutillidae) of Central Europe. *Linzer biologische Beiträge*, 37(2), 1505–1543.
156. Li, Y., Lu, J., Ke, X. & Fu, W. (2007). Morphology and structure of the ovipositor in *Macrocentrus cingulum* (Hymenoptera: Braconidae), a polyembryonic parasitoid. *Journal of Life Sciences*, 1(1), 34–39.
157. Livory, A., Lair, X., Sagot, P. & Chevin, H. (2008). Du nouveau chez les Pompilidae de la Manche. *L'Argiope*, 60, 20–33.
158. Loktionov, V.M. & Lelej, A.S. (2015). Keys to genera of the spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae) of Russia and neighbouring countries, with check-list of genera. *Zootaxa*, 4034(1), 087–111.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4034.1.4>
159. Macalintal, E.A. & Starr, C.K. (1996). Comparative morphology of the stinger in the social wasp genus *Ropalidia* (Hymenoptera: Vespidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 17, 108–115.
160. Manzoli-Palma, M.F. & Gobbi, N. (1997). Sting autotomy, sting morphology and sociality in neotropical vespids (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 6, 152–162.
161. Matushkina, N.A. (2011). Sting microsculpture in the digger wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera, Crabronidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 21, 41–52. <https://doi.org/10.3897/JHR.21.873>
162. Matushkina, N.A. & Stetsun, H. (2016). Morphology of the sting apparatus of the digger wasp *Oxybelus uniglumis* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Crabronidae), with emphasis on intraspecific variability and behavioural plasticity. *Insect Systematics & Evolution*, 47(4), 347–362.
<https://doi.org/10.1163/1876312X-47032146>

163. Mickel, C.E. (1928). Biological and taxonomic investigations on the mutillid wasps. *Bulletin of the United States National Museum*, 143, 1–351.
<https://doi.org/10.5479/si.03629236.143.1>
164. Mickel, C.E. (1974). Mutillidae Miscellanea: taxonomy and distribution. *Annals of the Entomological Society of America*, 67(3), 461–471.
<https://doi.org/10.1093/aesa/67.3.461>
165. Minckley, R.L. & Danforth, B.N. (2019). Sources and frequency of brood loss in solitary bees. *Apidologie*, 50(4), 515–525. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00663-2>
166. Münster-Swendsen, M. & Calabuig, I. (2000). Interaction between the solitary bee *Chelostoma florissomne* and its nest parasite *Sapyga clavicornis* – empty cells reduce the impact of parasites. *Ecological Entomology*, 25(1), 63–70.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00225.x>
167. Nielsen, E. (1936). The biology of *Homonotus sanguinolentus* Fabr. (Hym. Psammocharidae). *Entomologiske Meddelelser*, 19(9), 385–404.
168. Oehlke, J. & Wolf, H. (1987). Beiträge zur Insekten-Fauna der DDR: Hymenoptera–Pompilidae. *Beiträge zur Entomologie*, 37(2), 279–390.
169. Oeser, R. (1961). Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 37(1), 3–119. <https://doi.org/10.1002/mmnz.19610370102>
170. Oeser, R. (1962). Der reduzierte Ovipositor von *Pseudogonalos hahni* (Spin.) nebst Bemerkungen über die systematische Stellung der Trigonalidae. Tagungsberichte 45: Bericht über die 9 Wanderversammlung Deutscher Entomologen 6 bis 8 Juni 1961 in Berlin. Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften, Berlin. 153–157.
171. Osten, T. (2005). Checkliste der Dolchwespen der Welt (Insecta: Hymenoptera, Scoliidae). *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*, 62, 1–62.
172. Packer, L. (2003). Comparative morphology of the skeletal parts of the sting apparatus of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 138(1), 1–38. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00055.x>

173. Pagliano, G., Brothers, D.J., Cambra, R., Lelej, A.S., Lo Cascio, P., Matteini Palmerini, M., Scaramozzino, P.L., Williams, K.A. & Romano, M. (2020). Checklist of names in Mutillidae (Hymenoptera), with illustrations of selected species. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 36(1–2), 5–425.
174. Park, Y.-K. & Moon, M. (2013). Microstructural organization of the central nervous system in the orb-web spider *Araneus ventricosus* (Araneae: Araneidae). *Applied Microscopy*, 43(2):65–74. <https://doi.org/10.9729/AM.2013.43.2.65>
175. Peckham, G.W. & Peckham, E.G. (1898). On the instincts and habits of the solitary wasps. *Bulletin of Wisconsin Geological and Natural History Survey, Scientific series*, 2(1), 1–245.
176. Perveen, F., Mehmood, S.A. & Yasmin, S. (2012). Structure of the venom apparatus of large carpenter bees, *Xylocopa fenestrata* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Agricultural Science and Technology A*, 2, 259–264.
177. Peters, R.S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R., Diez, P.A., Heraty, J., Kjer, K.M., Klopstein, S., Meier, R., Polidori, C., Schmitt, T., Liu, S., Zhou, X., Wappler, T., Rust, J., Misof, B. & Niehuis, O. (2017). Evolutionary history of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27(7), 1013–1018.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027>
178. Piekarski, P.K., Carpenter, J.M., Lemmon, A.R., Lemmon, E.M. & Sharanowski, B.J. (2018). Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). *Molecular Biology and Evolution*, 35(9), 2097–2109. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy124>
179. Pilgrim, E.M., von Dohlen, C.D. & Pitts, J.P. (2008). Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta*, 37(5), 539–560.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00340.x>
180. Pitts, J.P., Wasbauer, M.S. & von Dohlen, C.D. (2006). Preliminary morphological analysis of relationships between spider wasp subfamilies

- (Hymenoptera: Pompilidae): revisiting an old problem. *Zoologica Scripta*, 35(1), 63–84. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00217.x>
181. Poore, D.M. (1974). Comparative study of the lancets and sheaths of some aculeate Hymenoptera. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 73(1), 42–47.
182. Quicke, D.L.J. & Fitton, M.G. (1995). Ovipositor steering mechanisms in parasitic wasps of the families Gasteruptiidae and Aulacidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B, Biological Sciences*, 261(1360), 99–103. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0122>
183. Quicke, D.L.J., Fitton, M.G. & Ingram, S. (1992). Phylogenetic implications of the structure and distribution of ovipositor valvilli in the Hymenoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, 26(3), 587–608.
<https://doi.org/10.1080/00222939200770361>
184. Quicke, D.L.J., Fitton, M.G. & Harris, J. (1995). Ovipositor steering mechanisms in braconid wasps. *Journal of Hymenoptera Research*, 4, 110–120.
185. Quicke, D.L.J., Fitton, M.G., Tunstead, J.R., Ingram, S.N. & Gaitens, P.V. (1994). Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidea. *Journal of Natural History*, 28(3), 635–682. <https://doi.org/10.1080/00222939400770301>
186. Quicke, D.L.J., Le Ralec, A. & Vilhelmsen, L. (1999). Ovipositor structure and function in the parasitic Hymenoptera with an exploration of new hypotheses. *Rendiconti*, 47, 197–239.
187. Rau, P. & Rau, N. (1918). *Wasp studies afield*. Princeton University Press.
188. Reding, M.E. & Klein, M.G. (2001). *Tiphia vernalis* (Hymenoptera: Tiphidae) parasitizing oriental beetle, *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in a Nursery. *The Great Lakes Entomologist*, 34(2), 67–68.
189. Richards, O.W. & Hamm, A.H. (1939). The biology of the British Pompilidae (Hymenoptera). *Transactions of the Society for British Entomology*, 6(4), 51–114.

190. Robertson, P.L. (1968). A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Australian Journal of Zoology*, 16(1). 133–166. <https://doi.org/10.1071/ZO9680133>
191. Rogers, M.E. & Potter, D.A. (2004). Biology of *Tiphia pygidialis* (Hymenoptera: Tiphidae), a parasitoid of masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs, with notes on the seasonal occurrence of *Tiphia vernalis* in Kentucky. *Environmental Entomology*, 33(3), 520–527. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.3.520>
192. Ronchetti, F. & Polidori, C. (2020). A sting affair: A global quantitative exploration of bee, wasp and ant hosts of velvet ants. *PLoS ONE*, 15(9), e0238888. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238888>
193. Ronquist, F. & Nordlander, G. (1989). Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibalidae). *Entomologica Scandinavica. Supplementum*, 33, 33–60.
194. Rozen, J.G. & Kamel, S.M. (2009). Hospicidal behavior of the cleptoparasitic wasp *Sapyga luteomaculata* and investigation into ontogenetic changes in its larval anatomy (Hymenoptera: Vespoidea: Sapygidae). *American Museum of Natural History*, 3644: 1–24. <https://doi.org/10.1206/645.1>
195. Sadler, E.A., Pitts, J.P. & Wilson, J.S. (2018). Stinging wasps (Hymenoptera: Aculeata), which species have the longest sting? *PeerJ*, 6, e4743. <https://doi.org/10.7717/peerj.4743>
196. Salman, K.A. (1929). The external morphology of *Pepsis elegans* Lepeletier (Hymenoptera: Psammocharidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 55(2), 119–153.
197. Sampalla, B., Eggs, B. & Betz, O. (2018). Bending the sting: joint-free movement principles in the ovipositor of the parasitoid wasp *Leptopilina heterotoma* (Figitidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 21, 171–174.

198. Schmid-Egger, C. (2018). A review of the genus *Homonotus* Dahlbom, 1843 in the West Palaearctic region with description of a new species (Hymenoptera, Pompilidae). *Linzer biologische Beiträge*, 50(1), 809–824.
199. Schmidt, J.O. & Blum, M.S. (1977). Adaptations and responses of *Dasymutilla occidentalis* (Hymenoptera: Mutillidae) to predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 21(2), 99–111. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1977.tb02663.x>
200. Schmidt, J.O., Schmidt, L.S. & Schmidt, D.K. (2021). The paradox of the velvet-ant (Hymenoptera, Mutillidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 84, 327–337. <https://doi.org/10.3897/jhr.84.68795>
201. Scudder, G.G.E. (1961). The comparative morphology of the insect ovipositor. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 113(2), 25–40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1961.tb00800.x>
202. Shah, Z.A., Blackwell, A. & Hubbard, S.F. (2012). Ultramorphology of the ovipositor of *Venturia canescens* (Gravenhorst) and possible mechanisms for oviposition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 14(6), 908–914.
203. Sharkey, M.J. (2007). Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, 1668(1), 521–548. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.25>
204. Sharkey, M.J., Carpenter, J.M., Vilhelmsen, L., Heraty, J., Liljeblad, J., Dowling, A.P.G., Schulmeister, S., Murray, D., Deans, A.R., Ronquist, F., Krogmann, L. & Wheeler, W.C. (2012). Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. *Cladistics*, 28(1), 80–112. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00366.x>
205. Shaw, M.R. & Wahl, D.B. (2014). Biology, early stages and description of a new species of *Adelognathus* Holmgren (Hymenoptera: Ichneumonidae: Adelognathinae). *Zootaxa*, 3884(3), 235–252. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3884.3.3>
206. Shih, Y.-K., Shimizu, A., Pitts, J.P. & Lin, C.-P. (2024). First record of the Taiwanese spider wasp *Minotocyphus formosanus* (Tsuneki) (Hymenoptera: Pompilidae) as a koinobiont ectoparasitoid of the funnel-web spider *Macrothele*

- hungae* Lin and Li (Mygalomorphae: Macrothelidae). *Journal of Natural History*, 58(41-44), 1575–1584. <https://doi.org/10.1080/00222933.2024.2394123>
207. Shimizu, A. (1994). Phylogeny and classification of the family Pompilidae. *Tokyo Metropolitan University, Bulletin of Natural History*, 2, 1–142.
208. Shimizu, A. (2000). Cleptoparasitic behavior and flagellar sensilla of *Poecilagenia sculpturata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Entomological Science*, 3(3), 499–510.
209. Shimizu, A., Wasbauer, M. & Takami, Y. (2010). Phylogeny and the evolution of nesting behaviour in the tribe Ageniellini (Insecta: Hymenoptera: Pompilidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160(1), 88–117. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00592.x>
210. Shimizu, A., Nishimoto, Y., Makino, S., Sayama, K., Okabe, K. & Endo, T. (2011). Brood parasitism in two species of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae, *Dipogon*), with notes on a novel reproductive strategy. *Journal of Insect Behavior*, 25(4), 375–391. <https://doi.org/10.1007/s10905-011-9298-0>
211. Shimizu, A., Sadler, E.A., Nishimoto, Y., Kurushima, H., Makino, S., Endo, T., Yoshimura, J., Kurczewski, F.E. & Pitts, J.P. (2023). Generalists and specialists of brood parasitism in spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae). *Journal of Natural History*, 57(33-36), 1559–1597. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2258598>
212. Shing, H. & Erickson, E.H. (1982). Some ultrastructure of the honeybee (*Apis mellifera* L.) sting. *Apidologie*, 13(3), 203–213. <https://doi.org/10.1051/apido:19820301>
213. Silveira, O.T. & Silveira, A.T. (1994). Comparative morphology of skeletal parts of the sting apparatus in neotropical polistine social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Sociobiology*, 25(2), 295–327.
214. Smith, E.L. (1968). Biosystematics and morphology of Symphyta. I. Stem-galling *Euura* of the California region, and a new female genitalic nomenclature. *Annals of the Entomological Society of America*, 61(6), 1389–1407. <https://doi.org/10.1093/aesa/61.6.1389>

215. Smith, E.L. (1969). Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages. *Annals of the Entomological Society of America*, 62(5), 1051–1079. <https://doi.org/10.1093/aesa/62.5.1051>
216. Smith, E.L. (1970). Evolutionary morphology of external insect genitalia. 2. Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 63(1), 1–27. <https://doi.org/10.1093/aesa/63.1.1>
217. Smith, E.L. (1972). Biosystematics and morphology of Symphyta – III. External genitalia of *Euura* (Hymenoptera: Tenthredinidae): sclerites, sensilla, musculature, development and oviposition behavior. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1(4), 321–365. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(72\)90016-5](https://doi.org/10.1016/0020-7322(72)90016-5)
218. Snodgrass, R.E. (1910). The anatomy of the honey bee. *U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology. Technical Series*, 18, 1–162.
219. Snodgrass, R.E. (1925). *Anatomy and physiology of the honeybee*. McGraw-Hill Book Company.
220. Snodgrass, R.E. (1933). Morphology of the insect abdomen, pt. II. The genital ducts and the ovipositor. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 89(8), 1–148.
221. Sorg, M., Schwan, H. & Stenmans, W. (2009). Die Wegwespe *Anoplius caviventris* (Aurivillius, 1907) [Hymenoptera: Pompilidae] - Habitatbindung, Verbreitung und Merkmale. *Mitteilungen aus dem Entomologischen Verein Krefeld*, 2, 1–4.
222. Steinhoff, P.O.M., Harzsch, S. & Uhl G. (2024). Comparative neuroanatomy of the central nervous system in web-building and cursorial hunting spiders. *Journal of Comparative Neurology*, 532, e25554. <https://doi.org/10.1002/cne.25554>
223. Stetsun, H. & Matushkina, N.A. (2020). Sting morphology of the European hornet, *Vespa crabro* L., (Hymenoptera: Vespidae) re-examined. *Entomological Science*, 23(4), 416–429. <https://doi.org/10.1111/ens.12438>
224. Stetsun, H., Rajabi, H., Matushkina, N. & Gorb, S.N. (2019). Functional morphology of the sting in two digger wasps (Hymenoptera: Crabronidae) with different types of prey transport. *Arthropod Structure & Development*, 52, 100882. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100882>

225. Suiçmez, M., Duran, M. & Özmen, K. (2017). Investigation of poison gland of *Sphex flavipennis* Fabrius, 1793 (Hymenoptera: Sphecidae): morphology and ultrastructure. *Hittite Journal of Science and Engineering*, 4(1), 65–69.
<https://doi.org/10.17350/HJSE19030000050>
226. Šusterka, O. (1912). Die paläarktischen Gattungen der Familie Psammocharidae (olim Pompilidae, Hym.). *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 62, 171–213.
227. Takasuka, K., Fritzén, N.R., Tanaka, Y., Matsumoto, R., Maeto, K. & Shaw, M.R. (2018). The changing use of the ovipositor in host shifts by ichneumonid ectoparasitoids of spiders (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Parasite*, 25(17), 1–17. <https://doi.org/10.1051/parasite/2018011>
228. Torchio, P.F. (1972). *Sapyga pumila* Cresson, a parasite of *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Sapygidae: Megachilidae) I: biology and description of immature stages. *Melandria*, 10, 1–22.
229. Tournier, H. (1889). Hyménoptères, famille des Scolides Monographie des espèces européennes et des contrées limitrophes du genre *Tiphia*. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 33, 1-35.
230. Trostle, G.E. & Torchio, P.F. (1986). Notes on the nesting biology and immature development of *Euparagia scutellaris* Cresson (Hymenoptera: Masaridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(4), 641–647.
231. van Achterberg, C. (2014). Revision of the genus *Parasapyga* Turner (Hymenoptera, Sapygidae), with the description of two new species. *ZooKeys*, 369, 61–77. <https://doi.org/10.3897/zookeys.369.6691>
232. van Breugel, P. (2014). *Gasten van bijenhotels*. EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden & Naturalis Biodiversity Center.
233. van der Smissen, J. (2003). Revision der europäischen und türkischen Arten der Gattung *Evagetes* Lepeletier 1845 unter Berücksichtigung der Geäderabweichungen. Mit zweisprachigem Schlüssel zur Determination (Hymenoptera: Pompilidae). *Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg e.V.*, 42, 1–253.

234. van Lith, J.P. (1957). On the biology of *Chelostoma florissomne* (L.) (Apidae, Megachilinae) and its parasite *Sapyga clavicornis* (L.) (Sapygidae, Sapyginae) (Hymenoptera). *Tijdschrift voor Entomologie*, 100(1), 115–123.
235. van Marle, J., & Piek, T. (1986). Morphology of the venom apparatus. In T. Piek (Ed.) *Venoms of the Hymenoptera* (pp. 17–44). Academic Press.
236. Vilhelmsen, L. (2000). The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology. *Zoologica Scripta*, 29(4), 319–345. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2000.00046.x>
237. Vilhelmsen, L. (2003). Flexible ovipositor sheaths in parasitoid Hymenoptera (Insecta). *Arthropod Structure & Development*, 32(2-3), 277–287. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00045-8](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00045-8)
238. Vilhelmsen, L. (2020). From hair pin to safety pin: evolution of the ovipositor apparatus in Orussidae (Insecta: Hymenoptera). *Zoomorphology*, 139, 37–49. <https://doi.org/10.1007/s00435-019-00468-y>
239. Vilhelmsen, L., Isidoro, N., Romani, R., Basibuyuk, H.H. & Quicke, D.L.J. (2001). Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenual organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology*, 121, 63–84. <https://doi.org/10.1007/s004350100046>
240. Vincent, J.F.V. & King, M.J. (1995). The mechanism of drilling by wood wasp ovipositors. *Biomimetics*, 3(4), 187–201.
241. Vlug, H. (2011). Rozekeverdolkwesp (*Tiphia femorata* F.). *HymenoVaria*, 2(1), 13–14.
242. Waichert, C., Rodriguez, J., Lelej, A.S., von Dohlen, C.D. & Pitts, J.P. (2022). Revealing diagnostic characters through morphological evolution in cleptoparasitic spider wasps (Hymenoptera, Pompilidae, *Ceropales*). *Zoologica Scripta*, 51(3), 365–380. <https://doi.org/10.1111/zsc.12530>
243. Waichert, C., Rodriguez, J., Wasbauer, M.S., von Dohlen, C.D. & Pitts, J.P. (2015). Molecular phylogeny and systematics of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae): redefining subfamily boundaries and the origin of the family.

Zoological Journal of the Linnean Society, 175(2), 271–287.

<https://doi.org/10.1111/zoj.12272>

244. Waldren, G.C., Sadler, E.A., Murray, E.A., Bossert, S., Danforth, B.N. & Pitts, J.P. (2023). Phylogenomic inference of the higher classification of velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae). *Systematic Entomology*, 48(3), 463–487.
<https://doi.org/10.1111/syen.12588>
245. Westrich, P. (1983). Zur Biologie der Keulenwespe *Sapygina decemguttata* (Jurine) (Hymenoptera, Sapygidae). *Carolinea*, 41, 134–136.
246. Westrich, P. (1989). *Die Wildbienen Baden-Württembergs*. Ulmer.
247. Yan, Z., Wang, L., Reddy, G.V.P., Gu, S., Men, X., Xiao, Y., Su, J., Ge, F. & Ouyang, F. (2022). The supercooling responses of the solitary bee *Osmia excavata* (Hymenoptera: Megachilidae) under the biological stress of its brood parasite, *Sapyga coma* (Hymenoptera: Sapygidae). *Insects*, 13(3), 235.
<https://doi.org/10.3390/insects13030235>
248. Yue, Q., Li, Y.-C. & Xu, Z.-F. (2017). A remarkable new species of *Polochridium* Gussakovskij, 1932 (Hymenoptera: Sapygidae) from China. *Zootaxa*, 4227(1), 119–126. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4227.1.7>
249. Казенас, В.Л. & Милько, Д.А. (2007). Новые находки ос-федченкии (Fedtschenkiidae) в Казахстане. *Selevinia*, 2007, 171.
250. Малышев, С.И. (1966). *Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции*. Наука.
251. Прокопенко, О.В., Кунах, О.М., Жуков, О.В. & Пахомов, О.Є. (2010). *Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei)*. Видавництво Дніпропетровського національного університету.
252. Тобиас, В.И. (1965). К познанию семейства Fedtschenkiidae (Hymenoptera, Sapygoidea). *Зоологический журнал*, 44(5), 706–715.
253. Штейнберг, Д.М. (1962). *Сем. Сколии (Scoliidae)*. Издательство Академии наук СССР.

ДОДАТОК 1

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. **Kumpanenko, A.S.**, Gladun, D.V. (2018). Functional morphology of the sting apparatus of the spider wasp *Cryptocheilus versicolor* (Scopoli, 1763) (Hymenoptera: Pompilidae). *Entomological Science*, 21(1), 124-132.
<https://doi.org/10.1111/ens.12288>
2. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D., Vilhelmsen, L. (2019). Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Hymenoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 77(2), 325-338. <https://doi.org/10.26049/ASP77-2-2019-08>
3. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D., Vilhelmsen, L. (2022). Morphology of the sting apparatus in velvet ants of the subfamilies Myrmosinae, Dasylabrinae, Myrmillinae and Mutillinae (Hymenoptera: Mutillidae). *Zoomorphology*, 141(1), 81-94. <https://doi.org/10.1007/s00435-022-00552-w>
4. **Kumpanenko, A.**, Gladun, D. (2024). Morphology of the sting apparatus in sapygid wasps of the subfamily Sapyginae (Hymenoptera: Sapygidae). *Arthropod Structure & Development*, **82**, 101381.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2024.101381>

Публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації:

1. Honchar, H.Yu., **Kumpanenko, A.S.**, Gorobchyshyn, V.A., Vishnevskiy, D.O. (2024). Preliminary investigations of the species composition of the aculeate hymenopteran community in Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (Hymenoptera, Aculeata). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 67(2), 259-278.
<https://doi.org/10.3897/travaux.67.e105399>

Публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. **Кумпаненко, О.С.** (2017). Морфологические особенности строения жалоносного аппарата дорожной осы *C. versicolor* (Hymenoptera:

- Pompilidae). Збірник матеріалів I Міжнародної науково-практичної конференції молодих вчених «Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища»; 25-26 травня 2017 р., Київ, Україна. Київ: ДУ «ІЕЕ НАН України», 78–81.
2. **Кумпаненко, О.С.** (2018). Functional morphology and evolution of the sting sheaths in Aculeata (Insecta: Hymenoptera). Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів; 14-15 листопада 2018 р., Київ, Україна. Зоологічний кур'єр, № 12, 12–13.
 3. **Кумпаненко, О.С.** (2019). Functional morphology of the sting apparatus of the representatives of Mutillidae and Myrmosidae families (Hymenoptera, Aculeata). Матеріали міжнародної зоологічної конференції «Фауна України на межі XX-XXI ст.. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій»; 12-15 вересня 2019 р., Львів – Шацьк, Україна. Львів: СПОЛОМ, 18–19.

ДОДАТОК 2

АНОТОВАНИЙ СПИСОК ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ

Родина Pompilidae

Підродина Ceropalinae

Ceropales helvetica Tournier, 1889: 1♀, Ukraine, Odesa obl., near Suvorove, Kotlabukh lake (45.583611, 28.970556), yellow pan trap, 19.08.2007, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, Odesa obl., near Suvorove, Kotlabukh lake (45.583611, 28.970556), yellow pan trap, 20-23.08.2009, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.435046, 32.033935), 05-10.08.2015, leg. Zaika.

Ceropales pallida Ødegaard, Abenius & Paukkunen, 2022: 1♀, Ukraine, Kyiv, Bilychi (50.479572, 30.333832), 13.08.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 08.08.2023, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 13.08.2023, leg. Kumpanenko.

Ceropales pygmaea Kohl, 1879: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 04.06.2007, leg. Zaika.

Підродина Pepsinae

Auplopus carbonarius (Scopoli, 1763): 1♀, Ukraine, Kyiv, Bilychi (50.479572, 30.333832), forest, 22.07.2005, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 20.04.2006, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 23.05.2006, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 26.06.2007, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Odesa obl., Little Tataru island (45.347557, 28.999444), 22.07.2008, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, (без інформації).

Caliadurgus fasciatellus (Spinola, 1808): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 03.07.2006, leg. Zaika.

Cryptocheilus elegans (Spinola, 1806): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), 30.07.2006, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Luhansk obl., Provallya (48.681269, 39.455566), 28.07.2008, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 22.08.2013, leg. Zaika.

Cryptocheilus versicolor (Scopoli, 1763): 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 12.09.2007, leg. Zaika; 8♀, Ukraine, Poltava obl., near Yatsyny (50.290036, 32.722883), 13.07.2008, leg. Kumpanenko.

Deuteragenia bifasciata (Geoffroy, 1785): 1♀, Ukraine, Kyiv, Hydropark (50.435755, 30.583121), 15.06.2007, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Poltava obl., outskirts of Lelyaky (50.333889, 32.495833), bottomland forest installation in the spring 2021 (Зп1-T21-without cell), leg.

- Protsenko; 1♀, Ukraine, Poltava obl., outskirts of Mechenky (50.320000, 32.450000), installation in the spring 2022 (Me26-T35-5x(2)), leg. Protsenko.
- Deuteragenia subintermedia* (Magretti, 1886): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 08.07.2006, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Kaniv Nature reserve (49.723333, 31.532500), artificial nest №43 2006, leg. Protsenko.
- Poecilagenia rubricans* (Lepeletier, 1845): 1♀, Ukraine, Kyiv, Bilychi (50.479572, 30.333832), 01.08.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Odesa obl., Little Tataru island (45.347557, 28.999444), yellow pan trap, 18.07.2008, leg. Protsenko.
- Poecilagenia sculpturata* (Kohl, 1898): 1♀, Ukraine, Odesa obl., Little Tataru island (45.347557, 28.999444), 22.07.2008, leg. Protsenko.
- Priocnemis perturbator* (Harris, 1780): 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Kaniv Nature reserve (49.723333, 31.532500), 07.06.2006, leg. Protsenko.

Підродина Pompilinae

- Agenioideus cinctellus* (Spinola, 1808): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 25.08.2005, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Sumy obl., Ulytsya, Desna-Starohutskyi NNP (52.311509, 33.617079), pan trap, 02.08.2010, leg. Protsenko.
- Agenioideus excisus* (Morawitz, 1890): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), 26.07.2006, on flowers of *Daucus carota* L., leg. Kumpanenko.
- Anoplius concinnus* (Dahlbom, 1845): 1♀, Ukraine, Poltava obl., near Oleksandrivka (50.240053, 32.363205), 21.07.2007, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, (без інформації).
- Anoplius nigerrimus* (Scopoli, 1763): 1♀, Ukraine, Poltava obl., near Hurbyntsi (50.373124, 32.484088), 18.07.2007, leg. Kumpanenko.
- Anoplius viaticus* (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 07.04.2007, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 08.04.2007, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 09.04.2010, leg. Zaika.
- Aporus pollux* (Kohl, 1888): 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Shevchenkove (49.195269, 31.089390), yellow pan trap, 19.08.2009, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Shevchenkove (49.195269, 31.089390), 18.08.2024, leg. Kumpanenko.
- Arachnospila spissa* (Schioedte, 1837): 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniia park (50.339593, 30.484560), 07.06.2024, leg. Kumpanenko.
- Dicyrtomellus tingitanus* (Wolf, 1966): 1♀, Ukraine, Crimea, Feodosia (45.037978, 35.371802), xx.xx.1996, leg. Anonymous.
- Eoferreola manticata* (Pallas, 1771): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), pan trap, 25.07.2006, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kherson obl.,

- Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), pan trap, 28.07.2006, leg. Kumpanenko.
- Episyron arrogans* (Smith, 1873): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Muzychi (50.352726, 30.106814), 22.07.2010, leg. Zaika.
- Episyron rufipes* (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Kizomys (46.555636, 32.323393), xx.xx.1999, leg. Anonymous.
- Evagetes pectinipes* (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Odesa obl., Lebedivka (45.822103, 30.138941), 09.08.2006, leg. Anonymous; 1♀, Ukraine, Sumy obl., Ochkyne, Desna-Stara Huta National Nature Park (52.227976, 33.366609), 28.07-02.08.2010, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 13.08.2023, leg. Kumpanenko.
- Homonotus sanguinolentus* (Fabricius, 1793): 1♀, Ukraine, Zhytomyr obl., near Selezivka, Polissia Nature Reserve (51.534999, 28.102295), 13-17.07.2007, leg. Govorun A.V.
- Parabatozonus lacerticida* (Pallas, 1771): 2♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), 24.07.2006, on flowers of *Cynanchum acutum* L., leg. Gorobchyshyn.
- Pompilus cinereus* (Fabricius, 1775): 1♀, Ukraine, Crimea, Sevastopol (44.605000, 33.522500), xx.xx.2002, leg. Anonymous; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., military range "Devichky" (50.023553, 31.261953), 11.07.2005, leg. Protsenko; 2♀, Ukraine, Odesa obl., Lebedivka (45.822103, 30.138941), xx.xx.2006, leg. Anonymous.
- Telostegus inermis* (Brullé, 1832): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), 23.07.2006, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Kaniv Nature reserve, "Zmiini Islands" (49.840828, 31.540037), 11.06.2007, on flowers of *Euphorbia seguieriana* Neck., leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.458278, 31.990028), 28.07.2006, on flowers of *Euphorbia seguieriana* Neck., leg. Kumpanenko.

Родина Mutillidae

Підродина Dasylabrinae

- Dasylabris maura* (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 26.07.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 20.06.2005, leg. Nesterov.
- Dasylabris petiolata* (Baer, 1848): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.457064, 31.988878), 08.08.2014, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.457064, 31.988878), 09.08.2014, leg. Kumpanenko.

Підродина Mutillinae

- Nemka viduata* (Pallas, 1773): 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.457064, 31.988878), 09.08.2014, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.457064, 31.988878), 11.08.2014, leg. Kumpanenko.
- Physetopoda halensis* (Fabricius, 1787): 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 03.06.2019, leg. Kumpanenko.
- Ronisia brutia* (Petagna, 1787): 1♀, Ukraine, Crimea, Yevpatoria (45.193889, 33.368056), 20.08.2004, leg. Kyanytsya; 1♀, Ukraine, Crimea, Karadag (44.913728, 35.206025), pan trap, 10.08.2013, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Crimea, Karadag (44.913728, 35.206025), 06.08.2013, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Troshchyn (49.824273, 31.356432), 21.05.2019, leg. Kumpanenko.
- Smicromyrme rufipes* (Fabricius, 1787): 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 05.06.2019, leg. Kumpanenko.
- Tropidotilla litoralis* (Petagna, 1787): 1♀, Ukraine, Crimea, Karadag (44.913728, 35.206025), 06.08.2013, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, (без інформації).

Підродина Myrmillinae

- Myrmilla caucasica* (Kolenati, 1846): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 29.05.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 20.06.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 19.09.2004, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Troshchyn (49.824273, 31.356432), 21.05.2019, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, (без інформації).
- Myrmilla glabrata* (Fabricius, 1775): 2♀, Ukraine, Kyiv obl., Khodosivka (50.275000, 30.515000), 26.07.2004, leg. Nesterov.

Родина Myrmosidae

Підродина Myrmosinae

- Myrmosa atra* Panzer, 1801: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 15.06.2005, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Trebuhiv (50.490191, 30.938735), 13.10.2018, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Trebuhiv (50.490191, 30.938735), 01.09.2019, leg. Kumpanenko.
- Paramyrmosa brunnipes* (Lepeletier, 1845): 1♀, Ukraine, Kyiv, Pyrogiv (50.352226, 30.512089), hillside, 23.07.2005, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 12.07.2005, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 28.08.2005, leg. Kyanytsya; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 10.06.2018, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 15.06.2018, leg.

Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 12.07.2019, leg. Kumpanenko.

Родина Sapygidae

Підродина Sapyginae

Monosapyga clavicornis (Linnaeus, 1758): 2♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 23.06.2006, leg. Zaika; 2♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757353, 25.504349), 02.05.2024, Kumpanenko.

Sapyga quinquepunctata (Fabricius, 1781): 1♀, Ukraine, Odesa obl., Suvorove (45.580278, 28.982500), 27.05.2003, leg. Protsenko; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 09.07.2007, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 13.07.2007, leg. Zaika; 2♀, Ukraine, Cherkasy obl., Shevchenkove (49.195269, 31.089390), 10.06.2019, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340417, 30.481306), 13.06.2018, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340417, 30.481306), 06.07.2020, leg. Kumpanenko; 2♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340417, 30.481306), 14.06.2021, leg. Kumpanenko.

Sapyga similis (Fabricius, 1793): 1♀, Ukraine, Kyiv, Bilychi (50.483581, 30.316178), 15.05.2005, leg. Nesterov; 1♀, Ukraine, Kyiv, Svyatoshin ponds (50.456079, 30.330163), 19.05.2011, leg. Zaika.

Sapygina decemguttata (Jurine, 1807): 2♀, Ukraine, Vinnycya obl., NPP “Karmelyukove Podillya” (48.270000, 29.301944), 17.07.2015, leg. Gorobchyshyn; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340417, 30.481306), 10.07.2020, leg. Kumpanenko.

Родина Scoliidae

Підродина Scoliinae

Colpa quinquecincta (Fabricius, 1793): 1♀, Mykolaiv obl., Kapustyne (47.06387, 32.04721), 27.07.2024, leg. Alexeev.

Megascolia maculata (Drury, 1773): 2♀, Ukraine, (без інформації).

Scolia flaviceps Eversmann, 1846: 1♀, Ukraine, Kherson obl., Black Sea Biosphere Reserve (46.435046, 32.033935), 10.07.1980, leg. Bodenarchuk, Shalimov.

Scolia hirta (Schränk, 1781): 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 30.08.2024, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Trukhaniv is. (50.464588, 30.539419), 24.07.2025, leg. Kumpanenko.

Scolia sexmaculata (Müller, 1766): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (51.273300, 30.216800), 13.07.2021, leg. Gorobchyshyn; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 31.07.2023, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 03.08.2023, Kumpanenko.

Родина Tiphidae

Підродина Tiphinae

Pseudotiphia fulvipennis (Smith, 1879): 1♀, Ukraine, Crimea, Opuk Nature Reserve (45.039726, 36.219157), 09.05.2006, leg. Martinov V.

Tiphia femorata Fabricius, 1775: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 28.07.2006, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 02.08.2006, leg. Zaika; 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Chornobyl Radiation and Ecological Biosphere Reserve (51.255616, 30.119145), 14.07.2020, leg. Gorobchyshyn; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 20.07.2023, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 30.08.2024, Kumpanenko.

Tiphia unicolor Lepeletier, 1845: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 09.07.2006, leg. Zaika.

Родина Vespidae

Підродина Eumeninae

Allodynerus rossii (Lepeletier, 1841): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 20.07.2006, leg. Zaika.

Ancistrocerus nigricornis (Curtis, 1826): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 23.03.2014, leg. Zaika.

Eumenes coronatus (Panzer, 1799): 1♀, Ukraine, Kyiv, Protasiv Yar (50.422944, 30.500000), 26.06.2007, leg. Zaika.

Eumenes pedunculatus (Panzer, 1799): 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 08.08.2023, leg. Kumpanenko.

Microdynerus parvulus (Herrich-Schaeffer, 1838): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 20.07.2007, leg. Zaika.

Pterocheilus phaleratus (Panzer, 1797): 1♀, Ukraine, Kyiv, Trukhaniv is. (50.465500, 30.546000), 07.06.2006, leg. Zaika.

Stenodynerus bluethgeni van der Vecht, 1971: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 09.07.2006, leg. Zaika.

Symmorphus murarius (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Dibrova (50.206125, 30.200872), 13.06.2006, leg. Zaika.

Підродина Polistinae

Polistes gallicus (Linnaeus, 1767): 2♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 08.08.2023, leg. Kumpanenko.

Polistes opinabilis Kohl, 1898: 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 03.08.2023, Kumpanenko.

Підродина Vespinae

Dolichovespula saxonica (Fabricius, 1793): 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340356, 30.488982), 20.07.2023, leg. Kumpanenko; 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340356, 30.488982), 26.06.2024, leg. Kumpanenko.

Vespa crabro Linnaeus, 1758: 1♀, Ukraine, Kyiv, Feofaniya park (50.340414, 30.481318), 20.07.2023, leg. Kumpanenko.

Vespula germanica (Fabricius, 1793): 1♀, Ukraine, Cherkasy obl., Shevchenkove (49.195269, 31.089390), 19.08.2023, leg. Kumpanenko;

Vespula rufa (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 08.08.2023, leg. Kumpanenko.

Vespula vulgaris (Linnaeus, 1758): 1♀, Ukraine, Volyn obl., Lyubeshiv (51.757111, 25.481327), 08.08.2023, leg. Kumpanenko.

Підродина Zethinae

Discoelius dufourii Lepeletier, 1841: 1♀, Ukraine, Kyiv obl., Lisnyky (50.306082, 30.515263), 01.09.2015, leg. Zaika.