

З.А. Федотова

**РАЗНООБРАЗИЕ, ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ГАЛЛИЦ–ИНКВИЛИНОВ (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE)**

Введение. Галлицы – одно из очень слабо изученных семейств двукрылых насекомых, наиболее известных по образованию специфических по форме галлов, которые характерны для строго определенных видов и родов растений и по расположению на них. Многие их виды повреждают растения из хозяйственно-важных групп и являются объектами для разработки защитных мероприятий. Сведения о галлицах отсутствуют в большинстве регионов мира. В соответствии с Каталогом мировой фауны [Gagné, Jaschhof, 2021] известны 6651 вид и 832 рода галлиц (далее вид и род соответственно в. и р.), большинство из которых являются мицетофагами и детритофагами, среди них в том числе и хищники. Из этих групп лишь некоторые виды косвенно связаны с растениями.

Среди галлиц-фитофагов особую группу представляют инквилины. Согласно традиционным представлениям, инквилины – это организмы, обычно встречающиеся в галле, не играющие никакой роли в его возникновении и не мешающие нормальным процессам его развития [Gagné, 1989]. Другое определение инквилинов: организмы, которые живут в галлах и питаются их тканями, а не галлообразователями [Askew, 1961].

Способность к инквилинизму свойственна многим насекомым. По литературным данным было проанализировано население 112 галлов, среди которого 242 вида-инквилина (из них 22 – галлицы), относящихся к 5 сем. Diptera, 3 сем. Hymenoptera, 2 сем. Homoptera, 1 сем. Lepidoptera [Sanver, Hawkins, 2000].

Вместе с галлообразователем живут и питаются личинки галлиц-инквилинов. Одновременно с ними встречаются личинки галлиц-мицетофагов, хищников, а также других насекомых, которые образуют общие комплексы, специфические для данных галлов и видов растений-хозяев. Всех сожителей, встречающихся в галлах, иногда также принимают за инквилинов, так как их роль в галлах мало изучена. Жесткость по-

следующей конкуренции сильно различается. Галлы, занятые одним или несколькими инквилинами, часто имеют ненормальный вид [Ellis, 2020]. В настоящее время описаны примеры губительного влияния инквилинов на жизнь и развитие галлообразователей [Hawkins, Goeden, 1982; Ferraz, 2003]. На основании анализа литературных данных было показано, что в 61 случае из 76 инквилины убивают галлообразователей либо непосредственно, питаясь ими, либо косвенно, разрушая структуру галла [Sanver, Hawkins, 2000].

Галлы представляют собой важные модельные системы для понимания биологии, экологии и разнообразия насекомых [Sanver, Hawkins, 2000]. Богатое видовое разнообразие и сложные отношения в комплексе «растение – галлица-галлообразователь – инквилины» в объёме мировой фауны ранее не рассматривалось. Отмечалось, что инквилины в комплексах галлиц, развивающихся в галлах, участвуют в формировании фаун в различных зоогеографических областях и в них, как в миниатюре, проявляются все особенности этих фаун [Федотова, 2000, 2018а,б, 2019]. Предварительный анализ показал, что галлицы-инквилины предпочитают комплексы галлообразующих насекомых на древесно-кустарниковых растениях, в том числе на основных лесообразующих породах.

Растения являются основными в трёхкомпонентной системе. Вероятно, образование данных комплексов галлиц основано на адаптациях к химизму растения-хозяина, а у инквилинов дополнительно обусловлено выбором галлообразователей и особенностями строения галлов. Галлицы-инквилины развиваются преимущественно в галлах галлиц, но отмечены в галлах насекомых из разных отрядов. В галлах галлиц также развиваются и другие инквилины – личинки насекомых и грибы. В целом, разнообразные инквилины редко встречаются в галлах различных насекомых, эволюционно связаны со своим хозяином и имеют соответствующие морфофункциональные адаптации, определяющие их принадлежность к редким и специфическим родам. Наибольшая сложность, связанная с анализом фауны инквилинов, заключается в крайне неравнозначном состоянии их изученности в мире. В настоящее время хорошо изучены галлицы-инквилины в Европе, как и фауна галлиц этого региона в целом. Галлицы-инквилины наиболее часто встречаются в зоне умеренного климата в Европе [Ellis, 2020], обычны в аридных местообитаниях Казахстана, где выявлены преимущественно на *Chenopodiaceae* и *Asteraceae* [Федотова, 2000], и чрезвычайно обильны и разнообразны, но слабо изучены в тропических лесах

Южной Америки [Gagné, 1994; Gagné, Jaschhof, 2021; Maia, 2013, 2019]. Роль инквилинов в жизни хозяина галла почти не изучена.

Цель исследования – показать разнообразие комплексов галлообразующих галлиц и их инквилинов в мировой фауне, трофические связи, распространение и эволюционные особенности галлиц-инквилинов при освоении ими растений из различных систематических групп.

Методика исследования. Сборы галлов проводились нами в различных областях России, Казахстана и Средней Азии. Имаго галлиц-инквилинов и галлообразователей выведены из личинок [Федотова, 2000, 2019], описаны новые виды и представлены обзоры специфических родов, в которых доминируют инквилины: *Ametrodiplosis* Rübsaamen, *Macrolabis* Kieffer, *Trotteria* Kieffer. Для изучения морфологических особенностей и определения видов изготовлены постоянные препараты с использованием пихтового бальзама. Для анализа мировой фауны галлиц инквилинов использованы данные каталога [Gagné, Jaschhof, 2021], отдельных публикаций и электронных ресурсов [Федотова, 2020; Ellis, 2020].

Результаты исследования.

Таксономический состав. В мире выявлено 197 в. галлиц из 41 р., в галлах которых обнаружено 177 в. галлиц-инквилинов из 27 р. (табл. 1 и 2), которые встречаются на растениях 246 в. 161 р. 56 сем. из 21 пор. В крупных неспецифических родах галлиц, в которых доминируют инквилины, почти всегда есть и галлообразователи, в галлах которых обычно развиваются инквилины из других родов. Доля инквилинов в таких родах составляет более трети видов. Например, в роде *Macrolabis*, включающем 64 в., 25 в. (39,1%) – инквилины; *Camptoneuromyia* Felt – 86,7% (13 в. инквилинов из 15); *Meunieriella* Kieffer – 85,7% (18 из 21 в.); *Ametrodiplosis* – 50,0% (12 из 24 в.); *Parallelodiplosis* Rübsaamen – 36,8% (7 из 19 в.) [Gagné, 1994; Федотова, 2000; Jaschhof, Gagné, 2021]. Иногда галлообразователь и инквилин принадлежат к одному роду (*Dasineura* Rondani; *Rabdophaga* Westwood). В галлах одновременно на одном растении могут встречаться 2 в. галлиц-инквилинов одного рода (*Meunieriella* и др.), редко – 3 в. из разных родов в галлах одного вида. Например, в галлах *Asphondylia indigophera* Möhn в Южной Америке встречаются *Camptoneuromyia crotolariae* (Möhn, 1975), *Domolasioptera baca* (Möhn, 1975) и *Trotteria lindneri* (Möhn, 1963). Виды инквилинов являются преимущественно узкими олигофагами.

Таблица 1

**Распределение родов и видов галлиц-инквилинов
по систематическим группам галлообразователей**

**Distribution of genera and species of inquiline gall midges according
to systematic groups of gall formers**

Систематическое положение хозяев инквилинов и их распространение (в скобках – количество видов)	Род и количество видов (в скобках) галлиц-инквилинов (в конце – всего родов и видов)
CECIDOMYIINAE Asphondylii Asphondyliini: <i>Asphondylia</i> Loew, 1850 (58), П, Н, Аф, Нт, А	<i>Trotteria</i> Kieffer, 1902 (12); <i>Camptoneuromyia</i> Felt, 1908 (6); <i>Domolasioptera</i> Möhn, 1975 (4); <i>Dactylasioptera</i> Kolesik et Veenstra-Quah, 2008 (2)**; <i>Dasineura</i> , <i>Lasioptera</i> , <i>Verbasciola</i> Fedotova, 2004; <i>Youngomyia</i> Felt, 1908 (по 1) (8 / 28)
<i>Perasphondylia</i> Möhn 1960 (1)**, Нт	<i>Trotteria</i> (1)
Schisomyiini: <i>Asteralobia</i> Kovalev, 1964 (4), Пэ	<i>Ametrodiplosis</i> (2), <i>Trotteria</i> (4) (2 / 6)
<i>Kiefferia</i> Mik, 1895** (1), Пэ	<i>Amerapha</i> Rübsaamen, 1910*; <i>Ametrodiplosis</i> , <i>Arnoldiola</i> (Strand, 1928); <i>Contarinia</i> , <i>Lasioptera</i> , <i>Parallelodiplosis</i> Rübsaamen, 1910; <i>Trotteria</i> (по 1) (7 / 7)
<i>Schizomyia</i> Kieffer, 1889 (7), Н, Нт, Аф, О	<i>Trotteria</i> (4); <i>Youngomyia</i> , <i>Ametrodiplosis</i> , <i>Camptoneuromyia</i> (по 1) (4 / 7)
<i>Bruggmannia</i> Tavares, 1906 (1), Нт	<i>Meunieriella</i> Kieffer, 1909 (1)
<i>Burseramyia</i> Möhn, 1960 (1)*, Нт	<i>Camptoneuromyia</i> (1)
<i>Placochela</i> Rübsaamen, 1916 (1), Пэ	<i>Ametrodiplosis</i> , <i>Arnoldiola</i> , <i>Trotteria</i> (3 / 3)
Cecidomyiidi Conrariniini: <i>Contarinia</i> Rondani, 1860 (16), П, Н	<i>Ametrodiplosis</i> (2), <i>Arnoldiola</i> (2), <i>Dasineura</i> (4), <i>Jaapiella</i> (2), <i>Lasioptera</i> (3), <i>Macrolabis</i> (5) (6 / 18)
<i>Syndiplosis</i> Rübsaamen, 1910** (1), Пэ	<i>Verbasciola</i> (1)
Clinodiplosini: <i>Ametrodiplosis</i> Rübsaamen, 1910 (2), П, Н	<i>Clinodiplosis</i> , <i>Macrolabis</i> , <i>Hypogeadiplosis</i> Gagné, 2018* (3 / 3)
<i>Clinodiplosis</i> Kieffer, 1894 (1), П	<i>Anabremia</i> Kieffer, 1912 (1)**
<i>Schismatodiplosis</i> Rübsaamen, 1915* (1), Нт	<i>Meunieriella</i> (1)
Cecidomyiini: <i>Aschistonyx</i> Rübsaamen, 1917 (1)*, Пэ	<i>Zygiobia</i> Kieffer, 1913 (1)**
<i>Callitridiplosis</i> Kolesik, 2000 (1)*, А	<i>Gladiodiplosis</i> Kolesik, 2000*; <i>Dasineura</i> (2 / 2)
<i>Caryomyia</i> Felt, 1909 (2)**, Н	<i>Parallelodiplosis</i> (1)
<i>Epihormomyia</i> Maia, 2001 (1)*, Нт	<i>Resseliella</i> (1)

Продолжение табл. 1

Систематическое положение хозяев инквилинов и их распространение (в скобках – количество видов)	Род и количество видов (в скобках) галлиц-инквилинов (в конце – всего родов и видов)
<i>Gynandrobremia</i> Mamaev, 1965 (1), Пэ	<i>Ametrodiplosis</i> (1)
<i>Giardomyia</i> Felt, 1908 (1), H	<i>Ametrodiplosis</i> (1)
<i>Lophodiplosis</i> Gagne, 1997** (1), A	<i>Lasioptera</i> (1 / 1)
<i>Macrodiplosis</i> Kieffer, 1895** (3), Пэ, H	<i>Monodiplosis</i> Rübсааmen 1910*; <i>Parallelodiplosis</i> (2 / 2)
<i>Mesodiplosis</i> Kolesik, 2000 (1)*, A	<i>Gladiodiplosis</i> *, <i>Dasineura</i> (2 / 2)
<i>Paradiplosis</i> Felt, 1908 (1)**, H	<i>Dasineura</i> (1)
<i>Putoniella</i> Kieffer, 1864 (2)**, П, H	<i>Dasineura</i> (1)
<i>Youngomyia</i> Felt, 1908 (1), Hт	<i>Trotteria</i> (1)
<i>Tricholaba</i> Rübсааmen, 1917 (5)**, Пэ	<i>Dasineura</i> (3)
LASIOPTERINAE, Lasiopteridi Alycaulini: <i>Alycaulus</i> Rübсааmen, 1915 (1)*, Hт	<i>Domolasioptera</i> (1)
<i>Geraldesia</i> Tavares, 1917 (1)*, Hт	<i>Meunieriella</i> (1)
<i>Jorgenseniella</i> Maia, 2005 (1)*, Hт	<i>Trotteria</i> (1)
<i>Neolasioptera</i> Felt, 1908 (2), Hт	<i>Domolasioptera</i> , <i>Meunieriella</i> (2 / 2)
Dasineurini: <i>Cotoneasteromyia</i> Fedotova, 1991 (1)*, Пэ	<i>Macrolabis</i> (1)
<i>Dasineura</i> Rondani, 1840 (40), П, H, Hт, A	<i>Macrolabis</i> (12); <i>Anabremia</i> Kieffer, 1912; <i>Contarinia</i> (по 5), <i>Dasineura</i> (7); <i>Dactylasioptera</i> , <i>Clinodiplosis</i> (по 3); <i>Tricholaba</i> Rübсааmen, 1917 (2); <i>Ametrodiplosis</i> , <i>Camptoneuromyia</i> , <i>Gladiodiplosis</i> *, <i>Jaapiella</i> , <i>Lasioptera</i> , <i>Meunieriella</i> , <i>Parallelodiplosis</i> , <i>Prolauthia</i> Rübсааmen, 1915*; <i>Prodiplosis</i> , <i>Trotteria</i> (по 1) (17 / 47)
<i>Fabomyia</i> Fedotova, 1991 (1)**, Пэ	<i>Anabremia</i> Kieffer (1)**
<i>Jaapiella</i> Rübсааmen, 1915 (5), Пэ	<i>Dasineura</i> (2), <i>Anabremia</i> , <i>Macrolabis</i> , <i>Verbasciola</i> (по 1) (4 / 5)
<i>Rabdophaga</i> Westwood, 1847 (3)**, П	<i>Rabdophaga</i> (2)**, <i>Macrolabis</i> (1) (2 / 3)
<i>Polygonomyia</i> Fedotova, 1991 (1)**, Пэ	<i>Macrolabis</i> (1)
<i>Spurgia</i> Gagné, 1990 (2)**, Пэ	<i>Macrolabis</i> (2)
Lasiopterini: <i>Lasioptera</i> Meigen, 1818 (2), П, H	<i>Parallelodiplosis</i> , <i>Clinodiplosis</i> (2 / 2)
Macrolabini: <i>Macrolabis</i> Kieffer, 1892 (1), П	<i>Ametrodiplosis</i> , <i>Jaapiella</i> (2 / 1)
Rhopalomyiini: <i>Rhopalomyia</i> Rübсааmen, 1892 (1)**, H	<i>Trotteria</i> (1)

Окончание табл. 1

Систематическое положение хозяев инквилинов и их распространение (в скобках – количество видов)	Род и количество видов (в скобках) галлиц-инквилинов (в конце – всего родов и видов)
<i>Bremiola</i> Rübсаamen, 1915 (1)***, Пэ	<i>Macrolabis</i> (1)
Cecidomyiidae sp. (18), Н, Нт, А	<i>Meunieriella</i> (12), <i>Domolasioptera</i> , <i>Youngomyia</i> (по 2), <i>Lasioptera</i> , <i>Dactylasioptera</i> (по 1) (5 / 18)
Всего 197 видов из 41 рода	См. табл. 2

Условные обозначения: * монотипические роды, ** другие роды, также специфические по отношению к роду растения; в скобках – количество видов или видов / родов для инквилинов; Пэ – палеарктические эндемики. Распространение по зоогеографическим областям: П – Палеарктическая, Н –Nearктическая, Нт – Неотропическая, Аф – Афротропическая, О – Ориентальная, А – Австралийская.

Symbols: * monotypic genera, ** other genera also specific to plant genus; in parenthesis – number of species or number of species / number of genera for inquiline; Пэ – Palaearctic endemics. Distribution in zoogeographic regions: П — Palaearctic, Н — Nearctic, Нт – Neotropic, Аф – Afrotropic, О – Oriental, А – Australian.

Из 27 р. мировой фауны (табл. 2) в 10 р. (37,0%) выявлены инквилины, и галлообразователи (*Ametrodiplosis*, *Macrolabis*, *Parallelodiplosis*, *Clinodiplosis*, *Tricholaba* Rübсаamen, *Contarinia*, *Dasineura*, *Jaapiella*, *Lasioptera*, *Rabdophaga*), из них четыре первых – специфические роды, в которых большинство видов – инквилины, остальные роды, напротив, галлообразователи, инквилины среди них как исключение (табл. 1). Из этих крупных широко распространенных родов только *Rabdophaga* является специфическим по отношению к ивам (*Salix*), и *Tricholaba* – к Fabaceae. Виды остальных родов – неспецифические, выявлены на растениях разных родов и семейств. Их личинки развиваются в галлах галлиц также из неспецифических крупных родов (*Asphondyia*, *Contarinia*, *Dasineura* и др.). Как исключение, личинки инквилинов встречаются вместе с галлообразователями, специфическими по отношению к роду растения (инквилин *Dasineura* в галлах *Gladiodiplosis* и *Mesodiplosis* на *Callitris* spp., *Lasioptera* – в галлах *Lophodiplosis* на *Melaleuca*).

Здесь рассмотрены в основном комплексы, в которых галлообразователями и инквилинами являются галлицы (табл. 1). Отдельные виды галлиц-инквилинов развиваются в галлах других насекомых. Инквилины из монотипического рода *Myrciamyia maricaensis* Maia (Lopesiini) развиваются только в галлах Eulophidae (Hymenoptera) в Бразилии. Выявлен единственный случай развития галлицы-инквилина *Resseliella dizygomysae* (Barnes) в ходах камбиального минера *Phytobia cambii* (Hendel) (= *Dizygomysa barnesi* Hendel) (Agromyzidae) на *Salix kirilowiana* Stschegl. (= *Salix viminalis* Kar. et Kir.) и др., обнаруженного в Великобритании, Нидерландах, Чешской и Словацкой Республиках [Barnes, 1933; Gagné, Jaschhof, 2021].

Комплексы галлиц, включающие инквилинов. В мире основу фауны галлообразователей (197 в. из 41 р.), которые встречаются вместе с инквилинами, составляют представители подсем. Cecidomyiinae – 118 в. (59,9%) из 26 р. (63,4%) (табл. 1). Из них 74 в. 8 р. относятся к надтрибе Asphondyliidi с доминированием *Asphondylia* (58 в.), и 44 в. 18 р. – Cecidomyiidi, среди которых преобладают *Contarinia* (18 в.). Из таксонов надродового ранга среди галлообразователей нет представителей надтрибы Brachineuridi, а также некоторых триб Lasiopteridi, к которым относятся роды-инквилины: Camptoneuromyiini, Trotteriini и Verbasciolini. Среди инквилинов нет представителей Asphondyliidi, которые являются исключительно галлообразователями (табл. 2).

Таблица 2

Разнообразие и распространение галлиц-инквилинов мировой фауны
Diversity and distribution of gall midges-inquelines of the world fauna

Систематическое положение	Род (всего видов / в том числе инквилины) и распространение инквилинов
CECIDOMYIINAE Cecidomyiidi Clinodiplosini	<i>Ametrodiplosis</i> (24 / 12), П, Н, Аф, О; <i>Clinodiplosis</i> (107 / 5), П, Н, Нт; <i>Parallelodiplosis</i> (19 / 7), П, Н, О; <i>Prodiplosis</i> (12 / 1), П; <i>Tricholaba</i> ** (5 / 2)
Cecidomyiini	<i>Anabremia</i> (6 / 6)**, Пэ; <i>Gladiodiplosis</i> (1 / 1)*, А; <i>Monodiplosis</i> (1 / 1)*, Пэ; <i>Resseliella</i> (55 / 2), Нт; <i>Youngomyia</i> (7 / 4), Н, Нт, О
Lestodiplosini	<i>Hypogeadiplosis</i> (1 / 1)*, Н
Contariniidi Contariniini	<i>Contarinia</i> (301 / 6), П
LASIOPTERINAE Brachinuridi Ledomyini	<i>Prolauthia</i> (1 / 1), Пэ*
Lasiopteridi Alycaulini	<i>Meunieriella</i> (21 / 18), Н, Нт
Camptoneuromyiini	<i>Domolasioptera</i> (7 / 7), Н, Нт; <i>Camptoneuromyia</i> (15 / 13), Н, Нт
Dasineurini	<i>Dactylasioptera</i> (2 / 2)**, А; <i>Dasineura</i> (476 / 19), П, Н, А; <i>Jaapiella</i> (83 / 4), П; <i>Rabdophaga</i> (77 / 3)**, П; <i>Zygiobia</i> (2 / 1)**, Пэ
Lasiopterini	<i>Lasioptera</i> (126 / 6), П, Н, А
Macrolabini	<i>Arnoldiella</i> (16 / 4), П; <i>Macrolabis</i> (64 / 26), П, Н
Rhopalomyiini	<i>Amerhapha</i> (1 / 1)*, Пэ
Trotteriini	<i>Trotteria</i> (23 / 21), П, Нт, Аф, О, А
Verbasciolini	<i>Verbasciola</i> (3 / 3), Пэ
Всего инквилинов	177 видов из 27 родов

Условные обозначения см. в табл. 1.

Symbols see at the Table 1.

К подсем. Lasiapterinae относятся 63 в. галлообразователей 15 р., среди которых также доминируют виды наиболее крупного и широко распространенного неспецифического рода *Dasineura* (40 в.). Наибольшее разнообразие галлиц инквилинов (28 в. из 8 р.) выявлено в галлах, образованных представителями *Asphondylia* на растениях, большинство из которых принадлежит семейству Fabaceae. Это – крупный космополитный род галлиц-фитофагов, включающий 299 в., которые развиваются на растениях различных семейств, а для некоторых видов выявлена смена растений-хозяев. В отличие от *Contarinia* и *Dasineura* среди видов *Asphondylia* не выявлено инквилинов и среди *Asphondyliidi* в целом. В галлах *Asphondylia* доминируют инквилины из родов *Trotteria* – 42,9% (12 из 28 в.) и *Camptoneuromyia* – 6 (21,4%).

В галлах галлиц, образованных 16 в. рода *Contarinia* также выявлено большое разнообразие инквилинов (18 в. 6 р.) с преобладанием *Macrolabis* – 5 в. (27,8% из 18). Вместе с галлообразователями рода *Dasineura* развиваются 47 в. инквилинов, преимущественно личинки *Macrolabis* – 12 в. (25,5% из 47), *Dasineura* – 7 в., *Contarinia* и *Ametrodiplosis* – по 5 в. Следовательно, галлы галлиц из наиболее массовых широко распространенных неспецифических родов предпочитают виды из крупных неспецифических родов-инквилинов (*Trotteria*, *Macrolabis*, *Ametrodiplosis*) и виды из массовых родов, в которых инквилины являются исключением (*Dasineura*, *Contarinia*, *Lasioptera*, *Jaapiella* Rübсааmen, 1915) (табл. 1 и 2). Виды галлиц-галлообразователей и инквилинов в этих комплексах являются преимущественно узкими олигофагами, специфическими по отношению к роду растения-хозяина, а некоторые инквилины – монофагами. Наличие среди хозяев и инквилинов видов, принадлежащих к неспецифическим широко распространенным родам, косвенно свидетельствует об их общей способности к адаптации по отношению к растению и освоению галлов.

Наибольший интерес представляют роды галлообразователей, специфические по отношению к семействам и родам растений-хозяев. В галлах так же, как в описанных выше случаях, доминируют инквилины, виды которых принадлежат к крупным неспецифическим родам, но велико разнообразие представителей специфических родов.

Среди галлообразователей (табл. 1) доля специфических родов по отношению к растению-хозяину составляет 61,9% (25 из 41 р.). Среди инквилинов (табл. 2) – 37,0% (10 из 27 р.). Наибольшее разнообразие галлиц из групп галлообразователей и инквилинов относятся к родам, специфиче-

ским по отношению к Fabaceae. Среди галлообразователей – это *Fabomyia*, *Bremiola*, *Tricholaba*; среди инквилинов – *Anabremia* и *Tricholaba*, в том числе 1 р. общий.

В галлах галлиц из редких монотипических родов выявлены инквилины, принадлежащие к родам с более широкой пищевой специализацией. Например, в галлах, образованных видами из родов *Schimatodiplosis* *Rübsaamen* и *Aschistonyx* *Rübsaamen*, выявлены инквилины из родов, включающих несколько видов, соответственно *Meunieriella* и *Zygiobia*, в которых встречаются как инквилины, так и галлообразователи.

Ранее считалось, что галлообразователь *Kiefferia pericarpicola* (Bremi) также принадлежит к монотипическому роду. Это широкий олигофаг, образующий плодовые галлы на 24 в. 18 р. из сем. Сельдерейных (Apiaceae) [Gagné, Jaschhof, 2021; Ellis, 2020], который повсеместно встречается в Палеарктике. Недавние морфологические, молекулярные и экологические исследования показали, что *Kiefferia* Mik не является монотипическим родом. Из Японии и Кореи было описано 2 новых вида, которые оказались специфичными по отношению к *Angelica ursina* и *Oenanthe javanica* [Kim et al., 2019]. С родом *Kiefferia* связан комплекс инквилинов (7 в. 7 р.), из которых только *Amerapha* является монотипическим.

Помимо этого рода, среди инквилинов выявлено ещё 3 монотипических рода. Виды из родов *Prolauthia* *Rübsaamen* и *Hypogeadiplosis* Gagné, найдены вместе с галлообразователями из широко распространенных родов, соответственно *Dasineura* и *Ametrodiplosis*. Галлицы третьего рода *Monodiplosis* Kieffer развиваются в галлах галлиц из монотипического рода *Macrodiplosis*. Все 3 рода встречаются на растениях разных порядков, соответственно *Rosales*, *Lamiales* и *Fagales*. Только в двух парах родов хозяина и инквилина виды галлиц специфичны по отношению к одному роду растений: (1) галлообразователи двух видов *Macrodiplosis pustularis* (Bremi) + *Macrodiplosis roboris* (Hardy) – инквилин *Monodiplosis liebeli* (Kieffer) к *Quercus* (Fagaceae), личинки развиваются в загнутых лопастях листа; (2) *Aschistonyx carpiniculus* *Rübsaamen* – *Zygiobia ruebsaameni* Stelter к *Carpinus betulus* (Betulaceae), личинки развиваются в складках листа. Данные виды оказались наиболее специфичны по отношению друг к другу и к растениям-хозяевам и коэволюционно более архаичны в связи с освоением растений порядка *Fagales*. Инквилины в обоих случаях принадлежат к монотипическим родам. Во всех случаях специфичность инквилинов всегда уже, по сравнению со специфичностью галлообразователей. В данном случае галлообразователи являются узкими олигофагами,

принадлежащими к родам, включающим по 2 в., которые связаны только с растениями одного рода. К монотипическим родам относятся только галлообразователь *Aschistonyx carpnicolus* и инквилин *Monodiplosis liebeli*, которые не образуют соответствующих пар. В данных комплексах, образованных галлообразователем и инквилином, не выявлено пар видов, принадлежащих к монотипическим родам, а виды не являются монофагами.

Возможно, галлообразователи с выраженными морфо-функциональными адаптациями и зависящие от них инквилины могли бы быть примерами тупикового пути эволюции, но только в случае, когда эти адаптации развились у инквилина, как в паре видов из родов *Callitridiplosis* – *Gladiodiplosis*. Однако инквилин рода *Gladiodiplosis* развивается и в галлах, образованных *Mesodiplosis*. Все три рода являются монотипическими, но их комплексы развиваются в галлах, образующихся на 3 видах *Callitris*. В паре *Bruggmannia* – *Meunieriella* адаптации в виде колющего яйцеклада для образования паренхимных галлов выражены только у галлообразователя, а инквилин принадлежит к крупному неспецифическому роду. На данных примерах можно увидеть, что в этих комплексах видов либо галлообразователь, либо инквилин, либо растение-хозяин не являются единственными. Развитие видов галлиц из монотипических родов на единственном виде кормового растения свидетельствовало бы о крайней степени пищевой специализации и тупиковом пути эволюции, но таких примеров в комплексах галлов, включающих инквилинов, не выявлено.

Разнообразие галлов и морфологические особенности инквилинов.

Фауна, трофические связи с растениями и особенности жизненных циклов галлиц-инквилинов формировались в зависимости от освоения ими галлов, образованных галлицами-хозяевами в процессе их эволюционных связей с растениями. Развитие галлов на разных органах растений, большое разнообразие их типов и особенности строения, в первую очередь, влияют на возможность инквилинов развиваться в этих галлах. Личинки галлиц-инквилинов живут преимущественно в разнообразных открытых галлах хозяина: листовых галлах в виде завёрнутого в виде валика или лопасти края крыла; свёрнутого пополам или в складках листа; в почковых розеточных или створчатых галлах; между чешуйками почек; во вздутых нераскрывшихся бутонах цветка. Такие галлы могут быть слегка деформированы, но развития крупных галлов с изменением и разрастанием тканей не происходит. Инквилины не выявлены в специфических по форме за-

крытых галлах галлиц со сплошными стенками, но они развиваются во вздутых специфических галлах других насекомых, особенно в галлах орехотворок.

Личинки галлиц-инквилинов, развивающиеся в одной личиночной камере вместе с галлообразователем, отличаются по форме, размеру и цвету и обычно образуют самостоятельную группу, не смешиваясь с личинками хозяина. Самки инквилинов откладывают яйца в щели галла на ранних стадиях его развития. Особенности в строении их яйцекладов обычно не заметны, в сравнении с яйцекладами галлообразователей, имеющих морфо-функциональные адаптации колющего типа.

В стеблевых галлах инквилины обычно встречаются на древесно-кустарниковых растениях в Неарктической и Неотропической областях, в Палеарктической отмечено 2 вида рода *Rabdophaga*, в которых развиваются инквилины из того же рода. Морфологических адаптаций в строении яйцеклада также не выявлено, так как хозяин откладывает яйца на поверхность стебля, в трещины или почки, и затем личинки осваивают стебель. Инквилины откладывают яйца ещё до образования галлов.

Происхождение уникальных морфологических особенностей имаго, характерных для видов, принадлежащих к неспецифическим крупным родам инквилинов, трудно объяснить: у видов *Macrolabis* – чрезвычайно вздутые гениталии; у самца *Ametrodiplosis* крыло в основании с утолщенной и изогнутой костальной жилкой, у *Trotteria* – каплевидное тело с вздутой грудью, подогнутой головой и очень тонким длинным несклеротизованным яйцекладом. Необычно твердый яйцеклад инквилина *Gladiodiplosis frenelae*, описанного из Австралии, возможно, является адаптацией, позволяющей самке проколоть уже сформированные галлы *Mesodiplosis callitridis* и *Callitridiplosis jana* на веточках *Callitris* spp. (Cupressaceae), о которых сообщалось выше.

Ранее на примере листовых паренхимных галлов, образованных галлицами, обсуждалось, что морфо-функциональные адаптации галлообразователей связаны с формой галлов [Федотова, 2019]. Наиболее высокую специфичность инквилинов можно было бы ожидать в комплексах архаичных паренхимных галлов, образованных видами из родов *Geraldesia* Tavares, *Macrodiplosis* Kieffer и *Bruggmannia* Tavares. Инквилины в таких галлах известны только из Неарктической и Неотропической областей, но морфофункциональные адаптации выявлены только у галлообразователей рода *Bruggmannia*, имеющих колющий яйцеклад. Инквилины, развивающиеся в паренхимных галлах, относятся к крупным родам *Parallelodiplosis*

и *Meunieriella*. Другие виды этих родов могут быть галлообразователями или широко встречаются в галлах различных видов галлиц. Их связь с паренхимными галлами не проявляется в морфо-функциональных адаптациях, являясь вторичной. Очевидно, адаптации инквилинов в трёхкомпонентных комплексах связаны с химизмом растения, особенностями развития и роста галлообразователей и составом их вторичных метаболитов.

На дубах выявлено 9 в. галлиц из 3 р., развивающихся в паренхимных галлах, среди которых палеарктический *Janetia* (4 из 7 в. в этом роде), голарктические *Arnoldiolo* (3 из 16 в.) и *Polystepha* (2 из 27 в.). В этих первичных галлах инквилины не обнаружены. Все виды *Janetia* и *Polystepha* и только 8 в. сборного рода *Arnoldiolo* развиваются на дубах [Gagné, 1989, 1994; Gagné, Jaschhof, 2021; Ellis, 2020]. Остальные виды этих родов образуют на дубах другие галлы, что может быть примером перехода инквилинов к галлообразованию после адаптации к химизму растения при развитии в галлах хозяина. Инквилины из паренхимных галлов, не имея специфических адаптаций к развитию в определенных галлах, могли стать галлообразователями, в отличие от своих хозяев, у которых связь с растением в процессе эволюции усиливается, что отражается у имаго в морфологических адаптациях к галлообразованию, а у личинок и куколок – к жизни в галле, его форме и строении [Федотова, 2000, 2019].

В паренхимных галлах галлицы-инквилины выявлены преимущественно в Неотропической области, единично отмечены вNearктической. В настоящее время в Старом Свете, несмотря на обилие паренхимных галлов галлиц, инквилины в них вымерли или изначально отсутствовали. Возможно, это исключение, так как галлицы-инквилины из неродственных систематических групп встречаются в сходных по форме галлах в различных зоогеографических областях.

Уровни пищевой специализации галлиц-инквилинов по отношению к растению-хозяину заметно выше, чем у галлообразователей, что связано с двойной адаптацией инквилинов к этим компонентам комплекса. Почти все виды инквилинов являются монофагами по отношению к галлообразователю и узкими олигофагами по отношению к растениям-хозяевам.

Растения-хозяева. Растение является основным в комплексе, объединяющем инквилина и галлообразователя, и способствует переходу инквилина к самостоятельному галлообразованию в результате его, вероятно, ускоренной адаптации к химизму растения при питании в галле хозяина.

В соответствии с новой системой цветковых растений (APG IV, 2016), основанной на молекулярно-генетических исследованиях, для родов галлиц-инквилинов выявлены специфические связи с родственными группами растений-хозяев. Почти все виды найдены на цветковых растениях (Angiospermae). В галлах на голосеменных (Gymnospermae) отмечено только 3 в. инквилинов. В Канаде во вздутиях на иголках *Abies balsamea* (Pinaceae, Pinales) развивается *Paradiplosis tumifex* Gagné, часто вместе с инквилином *Dasineura balsamicola* (Lintner), личинки которого растут быстрее личинок хозяина, что приводит к гибели галлообразователя [Osgood, Gagné, 1978; Gagné, 1989]. В Австралии *Gladiodiplosis frenelae* (Skuse 1890) выведен из полукруглых галлов *Mesodiplosis callitridis* Kolesik и *Callitridiplosis jana* Kolesik, развивающихся на веточках *Callitris endlicheri*, *C. glaucophylla*, *C. gracilis* (Cupressaceae, Pinales). Инквилин *Dasineura callitridis* Kolesik развивается в цветочных розеточных галлах *M. callitridis* Kolesik и *C. jana* Kolesik на *Callitris gracilis*. Галлица *Ametrodiplosis mamajevi* Kovalev, найденная на Дальнем Востоке России во вздутиях на хвоинках *Abies holophylla* Maxim., вероятно, является галлообразователем. Среди голосеменных выявлено 4 в., 2 р. и 2 сем. растений, на которых развиваются комплексы галлиц, включающие инквилины.

Всего в мире галлицы-инквилины и их хозяева развиваются на цветковых растениях 243 в. 160 р. 53 сем. и 20 пор. Причём, порядки обычно представлены 1–3 семействами с доминированием одного из них. Исключением являются комплексы галлообразователей и инквилинов, специфические по отношению к пор. Lamiales, к которому принадлежат растения-хозяева 22 в. 14 р. 6 сем., с обилием инквилинов на Lamiaceae. Инквилины выявлены на растениях других порядков клады Lamiids: Gentianales (21 в., 6 р., 3 сем.), Caryophyllales (19 в., 16 р., 6 сем.), Boraginales (3 в., 2 р., 1 сем.) и Solanales (2 в., 2 р., 2 сем.). Всего к кладе Lamiids относятся растения-хозяева 67 в. 40 р. 18 сем. и 4 пор.

Из растений клады Campanulids хозяева галлообразователей и инквилинов относятся к 43 в., 28 р., 7 сем. и 3 пор.: Asterales (24 в., 16 р., 3 сем.), Apiales (13 в., 9 р., 1 сем.) и Dipsacales (6 в., 3 р., 3 сем.).

Растения-хозяева подкласса Asteridids, включающие клады преимущественно травянистых растений Campanulids и Lamiids вместе с порядками, находящимися вне клад – древесно-кустарниковыми Cornales (3 в., 1 р., 1 сем.) и Ericales (4 в., 2 р., 2 сем.), в целом представлены 117 в. (48,1% из 243 в., известных в мире), 73 р. (45,6% из 160 р.) и 28 сем. (52,8% из 53 сем.).

Виды *Ametrodiplosis* предпочитают растения наиболее продвинутой клады Superasterids, включая 7 сем. апикального деривата Lamiids. Личинки развиваются только на растениях близких порядков: Lamiales (сем. Lamiaceae, Plantaginaceae) и Gentianales (Rubiaceae, Aprocynaceae), имеющих общего предка.

Основу комплексов растений-хозяев для инквилинов и их галлообразователей, которая включает наиболее крупные порядки, составляют представители подкласса Rosids с доминированием растений клады Fabids: порядки Fabales (55 в., 40 р., 3 сем.), Rosales (26 в., 15 р., 4 сем.), Fagales (17 в., 13 р., 5 сем.); в меньшей степени Malvids: Malpigiales (10 в., 7 р., 4 сем.), Malvales (6 в., 4 р., 2 сем.), Myrtales (4 в., 4 р., 2 сем.), Sapindales (4 в., 3 р., 2 сем.), Brassicales (1 в., 1 р., 1 сем.), а также растений из порядка Dilleniales (1 в., 1 р., 1 сем.), который находится вне подкласса Rosids. Доля растений из подкласса Rosids, на которых развиваются комплексы галлиц, составляет 51,0% видов (124 из 243 в., известных в мире), 55,0% родов (88 из 160 р.), 46,2% семейств (28 из 53 сем.). В этом подклассе среди указанных порядков и выявленных семейств преобладают древесно-кустарниковые растения.

Известно, что галлицы предпочитают растения из наиболее крупных семейств и родов. Общее разнообразие в мировой фауне представителей Asterids (около 100000 в.), находящиеся на вершине эволюционного древа, значительно выше, по сравнению с архаичными представителями подкласса Rosids (70000 в.). Хотя доли растений-хозяев галлиц среди Asterids и Rosids не сильно отличаются, но в связи с меньшим разнообразием Rosids в мировой флоре, предпочтение галлицами Rosids оказывается более значительным.

Растения порядка Ranunculales (2 в., 1 р., 1 сем.) – наиболее архаичная группа цветковых растений, на которых выявлены инквилины. В галлах *Asteralobia clematidis* Fedotova на *Clematis brevicaudata* обнаружены личинки инквилинов рода *Trotteria*. На *Thalictrum* найдены виды галлиц из родов *Macrolabis* и *Ametrodiplosis*, образующие, соответственно, листовые и почковые галлы, в которых также выявлены инквилины. Существование галлообразователей из крупных родов *Macrolabis* и *Ametrodiplosis*, в которых известно много инквилинов, а также инквилинов из рода *Trotteria*, в котором нет галлообразователей, вероятно, свидетельствуют о разных прогрессивных тенденциях в их эволюции. Возможен переход к самостоятельному галлообразованию у видов *Macrolabis* и *Ametrodiplosis* или усиление адаптаций к освоению чужих галлов – у *Trotteria*.

По обилию семейств растений, предпочитаемых галлицами-инквилинами, большинство принадлежит к кладе Superrosids. Наибольшее разнообразие галлиц-инквилинов выявлено в галлах галлиц, встречающихся на Fabales. Инквилины на этих растениях широко распространены в Голарктической и Неотропической областях, где доминируют виды из родов *Macrolabis*, *Trotteria*, *Meunieriella* и *Camptoneuromyia*. Вторыми по обилию инквилинов являются представители порядка Rosales, которые произрастают в зоне умеренного климата и доминируют в Палеарктике, где инквилины принадлежат родам *Macrolabis*, *Ametrodiplosis* и *Trotteria*, в Неарктике – *Parallelodiplosis*. Среди растений-хозяев каждого из родов-инквилинов доминируют виды из определенных семейств. Для видов *Meunieriella* – Polygonaceae, Caryophyllaceae и Fabaceae, для *Trotteria* – Fabaceae и Scrophulariaceae, что свидетельствует о неслучайном выборе инквилинами растений, а их связи с галлообразователями, возможно, являются первичными в центре массового обилия инквилинов.

Древесно-кустарниковые растения. Наибольшее разнообразие галлиц-инквилинов выявлено на древесно-кустарниковых растениях, где доля инквилинов из специфических родов значительно выше, по сравнению с другими растениями-хозяевами. Галлицы-инквилины в зоне умеренного климата доминируют в галлах галлиц, развивающихся на генеративных органах растений, в зоне тропического – в стеблевых.

Мировая фауна галлиц-инквилинов представлена 177 в. 27 р. На древесно-кустарниковых растениях выявлены инквилины 25 р. Все виды инквилинов неотропической фауны найдены на древесно-кустарниковых растениях. Они принадлежат к родам *Meunieriella* (18 в.), *Trotteria* (6 в.), *Domolasioptera* (7 в.), *Camptoneuromyia* (12 в.), *Youngomyia* (6 в.). Инквилины отмечены в галлах галлиц, поражающих основные лесообразующие породы, но преобладают, по нашим наблюдениям, на лиственных небольших деревьях и кустарниках в смешанных лесах, редколесьях, в зоне кустарниково-лесного пояса от предгорий до среднегорий. Доля инквилинов среди галлиц, развивающихся в Европе на *Betula*, составляет 18,2% (2 из 11 в.), *Acer* – 8,3% (1 из 12 в.), *Alnus* – 33,3% (1 из 3 в.), на *Populus* инквилины не выявлены. В комплексах галлиц, связанных с Rosaceae, которые распространены преимущественно в зоне умеренного климата, галлицы-инквилины выявлены почти в каждом роде древесно-кустарниковых растений: на *Crataegus* – 42,9% (3 из 7 в.), *Spiraea* – 23,1% (3 из 23 в.), *Malus* и *Rosa* – по 20% (1 из 5 в.), *Prunus* – 8,8% (3 из 34 в.), причем, все инквилины

найлены в Палеарктике, кроме одного на *Spiraea* в Неарктике [Gagné, 1989; Ellis, 2020; Федотова, 2019, 2020].

Очень крупные комплексы галлообразователей и инквилинов, принадлежащие разнообразным насекомым, выявлены на растениях отдельных родов. В Европе на дубах известно 34 в. галлиц из 13 р., в том числе галлиц-инквилинов – 7 в. (20,6% из 34 в.) из 6 р. (46,2%). Среди инквилинов особенно интересен монофаг *Monodiplosis liebeli* (Kieffer) из монотипического рода, который встречается в галлах двух видов – *Macro-diplosis roboris* (Hardy) и *M. pustularis* (Bremi). Более сложные связи с галлообразователями у двух видов из рода *Arnoldiola*. Один из них – *A. gemmae* (Giraud) развивается в чешуйчатых почковых галлах орехотворки *Andricus foecundatrix* (Hartig) (Cynipidae), в которых встречаются также инквилины орехотворок *Synergus crassicornis* (Curtis) и *S. gallaepomiformis* (Boyer de Fonscolombe). Другой инквилин – *A. quercus* (Binnie) выявлен в почковых галлах галлицы *Contarinia quercina* (Rübsaamen), в которых также встречаются галлицы-инквилины – *Dasineura dryophila* Rübsaamen и *Macrolabis quercicola* (Stelter). Возможно, при освоении галлов инквилинами существует преемственность в их расположении, в данном случае – почки, где инквилины находятся в открытых галлах, на поверхности листьев или в листовых чешуйках.

Об обилии и разнообразии галлов на древесных растениях широко известно, особенно в Неотропической области, где было выявлено очень много инквилинов, в том числе и галлиц, но таксономический состав их ещё не изучен [Maia, 2013, 2019]. В результате анализа 112 комплексов насекомых, рассмотренных на примере галлов Европы и Северной Америки, было установлено, что галлы на деревьях поддерживают самые богатые сообщества инквилинов, особенно отр. Нупенортега, которые наиболее разнообразны в зоне умеренного климата [Sanver, Hawkins, 2000]. Галлицы-инквилины на древесно-кустарниковых растениях широко известны в Европе (Ellis, 2020), но в мире почти не изучены.

Распространение. В географическом отношении разнообразие галлиц-инквилинов зависит от условий их обитания. При продвижении с юга на север обилие видов галлообразователей, в которых развиваются инквилины, резко сокращается. Также в условиях пустынь, при очень большом видовом разнообразии галлообразователей, доля галлиц-инквилинов очень мала [Федотова, 2000]. Галлицы-инквилины выявлены во всех зоогеографических областях, общих видов не найдено. Доминируют в Палеарктической 66,7% (118 в. [19 р.] из 177 в.) и Неотропической – 22,6% (40 в. из 5

р.) областях, в Неарктической только 8,5% (15 в. из 7 р.). Единичные виды галлиц отмечены в Австралийской (9 в. из 4 р.), Ориентальной (8 в. из 4 р.) и Афротропической областях (1 в.) (табл. 2).

Из 27 р. галлиц мировой фауны, включающих инквилины, только в Палеарктике выявлено 19 р. (70,4% из 27 р.), из них 8 р. (29,6% из 27 р.) – специфические по отношению к семействам растений (табл. 1). Доля неспецифических родов, встречающихся в Палеарктике и за ее пределами, 29,6% (8 из 27 р.), т. е. основу палеарктической фауны галлиц-инквилинов составляют автохтонные роды и виды.

Виды 7 р. инквилинов – палеарктические эндемики (36,8% из 19 р.), из них 3 – монотипические (*Prolauthia*, *Amerapha*, *Monodiplosis*), а в четырех родах (*Anabremia* – 6 в., *Tricholaba* – 5 в., *Verbasciola* – 3 в., *Zygiobia* – 1 в.) известны галлообразователи. Большинство видов принадлежат крупным специфическим голарктическим родам: *Macrolabis* (25 в. палеарктических и 1 в. неарктический), *Ametrodiplosis* (11 и 1 в.) и *Parallelodiplosis* (по 2 в.), в которых также выявлены галлообразователи. Наличие комплекса этих родов свидетельствует о существовании общего центра происхождения палеарктической и неарктической фаун галлиц. Особый интерес представляют специфический род *Trotteria*, в котором все виды являются инквилинами. Они найдены в Палеарктической (15 в.), Неотропической (6 в.), Неарктической (2 в.) и Афротропической (1 в.) областях. Виды специфического рода *Yungonomyia* Felt, найдены в Неарктической (4 в.), Неотропической и Ориентальной областях (по 1 в.). Инквилины двух следующих родов встречаются только в Неарктической и Неотропической областях, в последней они присутствуют в большинстве, соответственно *Camptoneuromyia* – 4 и 9 в. и *Meunieriella* – 1 и 17 в.

Только в Палеарктике выявлены галлицы-инквилины 41 в., из которых 15 в. представлены широко распространенными неспецифическими родами: *Contarinia* (6 в.), *Rabdophaga* (2 в.), *Dasineura* (3 в.), *Lasioptera* (2 в.), *Clinodiplosis*, *Prodidiplosis* (по 1 в.), из которых первых 4 рода отсутствуют в других зоогеографических областях в качестве инквилинов; *Dasineura* (3 в.) и *Lasioptera* (1 в.) найдены также в Австралийской области, *Prodidiplosis* – в Неарктической (8 в.) и Неотропической (2 в.). Галлицы-хозяева представлены 17 родами (44,7% из 38 р. в мире), в том числе 10 р. (26,3% из 38 р.) – специфические по отношению в растению-хозяину вместе с единственным монотипическим *Aschistonyx*.

В Неотропической области инквилины принадлежат к 7 родам (25,9% из 27 р. в мировой фауне), эндемичных не обнаружено, как и специфических по отношению к семействам растений. Роды *Trotteria*, *Resseliella* и *Schizomyia* широко распространены в мире, а *Domolasioptera*, *Youngomyia*, *Camptoneuromyia* и *Meunieriella* – встречаются также и в Неварктической области. Во всех родах, кроме *Trotteria* есть и инквилины, и галлообразователи. Галлообразователи, в галлах которых выявлены инквилины, принадлежат в значительной степени к эндемичным родам (7 из 10 р.): *Bruggmannia**, *Burseramyia**, *Schismatodiplosis**, *Caryomyia*, *Epihormomyia** (Cecidomyiinae), а также *Geraldiesia** и *Jorgenseniella** (Lasiopterini), из которых 6 – монотипические (отмечены знаком «*»). В меньшей степени представлены галлообразователи из широко распространенных неспецифических родов – *Schizomyia*, *Asphondylia* и *Dasineura*, *Neolasioptera* – общих с Неварктической областью.

В Неварктической области из 6 р. инквилинов только *Hypogeadiplosis* эндемичный монотипический, виды остальных широко распространены (*Parallelodiplosis*, *Prodiplosis*, *Ametrodiplosis*, *Clinodiplosis* и *Dasineura*). Из 7 р. галлообразователей только *Caryomyia* и *Paradiplosis* специфические по отношению к роду растения, виды остальных 5 р. широко распространены на растениях разных семейств.

В Австралийской области выявлены инквилины 8 в. из 4 р., из которых 2 р. – монотипические (*Dactylasioptera*, *Gladiodiplosis*) и 2 р. – широко распространенные (*Lasioptera*, *Dasineura*). Среди галлообразователей представлены виды из специфических родов (*Callitridiplosis*, *Laphodiplosis*, *Mesodiplosis*) и неспецифических (*Lasioptera*, *Dasineura*) – общих с родами инквилинов.

По нашим наблюдениям, галлицы из крупных неспецифических родов-инквилинов *Macrolabis*, *Ametrodiplosis* и *Trotteria* на отдельных территориях встречаются в виде самостоятельных или смешанных групп, что в значительной мере свидетельствует о центрах их видообразования. Например, в Казахстане выявлены только виды рода *Macrolabis*, в Среднем Поволжье встречаются в основном *Trotteria*, только по одному виду *Ametrodiplosis* и *Macrolabis*, на Дальнем Востоке России – виды 3 р. обычны. Доля палеарктических галлиц-инквилинов в составе этих родов составляет для *Macrolabis* – 95,8% (24 из 25 в. в мире), *Trotteria* – 71,4% (15 из 21 в.) и *Ametrodiplosis* – 16,7% (2 из 12 в.). Из них только виды *Trotteria* найдены в Неотропической области – 28,6% (6 из 21 в.), все остальные виды из 2 других родов – неварктические.

Формирование фауны инквилинов в зоогеографических областях происходило независимо. Ядро фауны с обилием эндемичных и широко распространенных родов инквилинов и их хозяев, виды которых развиваются на аборигенных растениях, сформировалось в Палеарктической области. С Неотропической областью связан самостоятельный центр формирования фауны инквилинов, эндемичные роды отсутствуют, тогда как обилие видов развивается в галлах галлиц, представленных преимущественно эндемичными родами.

Особенности формирования фауны инквилинов в галлах галлиц и других насекомых и их влияние на развитие личинок галлообразователей и галлы. Галлицы-инквилины, развиваясь в галлах других галлиц, уже адаптированных к жизни на растении, вероятно, быстрее приспосабливаются к химизму растения. В дальнейшем возможен переход к самостоятельному галлообразованию, о чём свидетельствует наличие родов галлиц, в которых выявлены и галлообразователи, и инквилины. Всего выявлено 10 общих родов, среди них неспецифические крупные роды инквилинов: *Trotteria*, *Ametrodiplosis*, *Macrolabis*, *Parallelodiplosis*, *Meunieriella*. По доминированию галлиц-инквилинов в галлах галлиц и их специфичности по отношению к растению-хозяину, эти трёхкомпонентные комплексы близки к комплексам орехотворок (Cinipidae), образующих характерные галлы на строго определенных растениях. Орехотворки-инквилины также представлены специализированными систематическими группами и предпочитают галлы орехотворок. Среди них также высока доля видов из специфических родов инквилинов, развитие которых может привести к гибели хозяина галла [Noort et al., 2007]. Недавно были найдены орехотворки-галлообразователи из трибы Synergini, все виды которых ранее считались инквилинами, развивающимися в галлах на дубах. На основании молекулярно-филогенетических данных, морфологического сходства галлов и взрослых особей было установлено, что эти галлообразователи недавно приобрели способность вызывать галлы и произошли от инквилинов [Ide et al., 2018].

Наибольшее разнообразие галлиц-инквилинов выявлено в галлах галлиц, но их личинки часто встречаются в галлах, образованных Hymenoptera (Cynipidae, Eulophidae, Tanaostigmatidae, Tetrastychidae, Torimidae), единичные находки отмечены в галлах Diptera (Agromyzidae, Chloropidae, Muscidae, Tephritidae), а также Homoptera, Coleoptera, Lepidoptera. В галлах галлиц также велико разнообразие инквилинов, принадлежащих к различным систематическим группам насекомых и грибов (табл. 3).

Таблица 3

Галлицы-инквилины, эндогаллы и грибы в комплексах галлообразователей

Inquiline gall midges, endogalls, and fungi in the complexes of gall-formers

Галлообразователи	Растения-хозяева и галлы	Инквилины, эндогалообразователи и грибы	Распространение
Галлицы-инквилины			
Coleoptera: Curculionidae <i>Anthonomus rectirostris</i> (L., 1758)	<i>Prunus cerasus</i> L., плодовые	Cecidomyiidae: <i>Lasioptera cerasiphera</i> Stelter, 1990	Германия [Stelter, 1990]
Homoptera: Psyllidae <i>Pachypsylla</i> sp.	<i>Celtis</i> spp. (Cannabaceae), листовые	<i>Parallelodiplosis acerna</i> (Felt, 1907)	Восточная часть Северной Америки [Gagné, 1989]
Hymenoptera: Cynipidae <i>Andricus foecundatrix</i> (Hartig, 1840)	<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl. (Fagaceae), почковые	<i>Arnoldiola gemmae</i> (Giraud, 1868)	Широко в Европе [Ellis, 2020]
<i>Neuroterus albipes</i> (Schenck, 1863), <i>N. quercusbaccarum</i> L.	<i>Q. petraea</i> , <i>Q. robur</i> L., листовые	<i>P. galliperda</i> (Low 1889).	Широко в Европе [Ellis, 2020]
<i>N. quercusbaccarum</i>	<i>Q. petraea</i> , <i>Q. robur</i> , цветочные, листовые	<i>P. zalliperda</i> (F. Löw, 1889)	Европа [Ellis, 2020]
<i>N. albipes</i>	<i>Q. petraea</i> , <i>Q. robur</i> , листовые	<i>Xenodiplosis laeviusculi</i> (Rübsaamen, 1910)	Европа [Ellis, 2020, Skuhřavá, Skuhřavý, Meyer, 2014]
Diptera: Agromyzidae: <i>Phytobia cambii</i> (Hendel, 1931)	<i>Salix viminalis</i> , <i>S.</i> spp. (Salicaceae), стебелевые, камбий	<i>Resseliella dizygomyzae</i> (Barnes, 1933)	Европа [Barnes, 1933]
Chloropidae: <i>Lipara</i> sp.	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. (Poaceae), стеблевые	<i>Lasioptera flexuosa</i> Winnertz, 1853	Европа [Ellis, 2020]
<i>Lipara lucens</i> Meigen, 1830	<i>P. australis</i> , стеблевые	<i>Asynapta phragmitis</i> (Giraud, 1863)	Европа, Казахстан [Федотова, 2000; Ellis, 2020]
Инквилины в галлах галлиц			
Cecidomyiidae: <i>Zalepidota piperis</i> Rübsaamen 1908 (Asphondyliini)	<i>Piper arboreum</i> Aub. (Piperaceae), стеблевые	Diptera: Muscidae, Lonchaidae, Cecidomyiidae, Mycetophylidae sp.1, 2; Coleoptera: Curculionidae; Lepidoptera: Heliodinidae	Бразилия [Monteiro, Oda, 1999]

Продолжение табл. 3

Галлообразователи	Растения-хозяева и галлы	Инквилины, эндогалообразователи и грибы	Распространение
<i>Neolasioptera cerei</i> (Rübsaamen, 1905) (Alycaulini)	<i>Selenicereus setaceus</i> (Salm-Dyck) A. Berger ex Werderm. (Cactaceae), стеблевые	Diptera: Muscomorpha	Бразилия [Maia, 2013]
<i>Clinodiplosis</i> sp. (Clinodiplosini)	<i>Atrionium</i> sp. (Anacardiaceae), листовые	Hemiptera	Бразилия [Maia, 2013]
Cecidomyiidae sp.	Муртaceae, стеблевые, листовые	Lepidoptera, Coleoptera (Curculionidae), Hemiptera (Membracidae), Coccidae, Hymenoptera (Tetrastichinae), Diptera (Sciaridae, Cecidomyiidae)	Бразилия [Maia, 2019]
Эндогаллы в галлах галлиц			
Cecidomyiidae: <i>Anadiplosis</i> sp. (Cecidomyiini)	<i>Machaerium aculeatum Raddi</i> (Leguminosae), листовые	Hymenoptera: Tanaostigmatidae	Бразилия [Fernandes, Martins, Tameirão-Neto, 1987; Ferraz, 2003]
<i>Asphondylia solidaginis</i> , <i>A. rosulata</i> Dorchin, 2015, <i>A. pseudorosa</i> Dorchin, 2015	<i>Solidago</i> , <i>Euthamia</i> , (Asteraceae), почковые	<i>Youngomyia podophyllae</i> Felt, 1907 – инквилин; Hymenoptera Eulophidae; Tetrastichinae: <i>Galeopsomyia haemon</i> (Walker, 1847)	США [Dorchin et al., 2015]
<i>A. atriplicis</i> (Townsend, 1893)	<i>Atriplex</i> spp. (Amaranthaceae), стеблевые	Eulophidae: <i>Tetrastichus cecidobroter</i> Gordh et Hawkins, 1982	США [Hawkins, Goeden, 1982]
<i>Myrciamyia maricaensis</i> Maia, 1996 (Lopesiini)	<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk (Murtaceae), на побегах	Eulophidae sp. 1 – модификатор, E. sp. 2 – эндогалообразователь	Австралия [Ferraz, 2003]
	<i>M. ovata</i> , листовые	Eulophidae: <i>Aprostocetus</i> sp.	Бразилия [Maia, 2013]
<i>Paradiplosis tumifex</i> Gagné, 1978	<i>Abies balsamea</i> (Pinaceae, Pinales), вздутые иголки	Cecidomyiidae: <i>Dasineura balsamicola</i> (Lintner, 1888)	Канада [Osgood, Gagné, 1978; Gagné, 1989]
Грибы-инквилины			
Cecidomyiidae: <i>Asphondylia sarothamni</i> (Loew, 1850)	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link (Fabaceae), плодовые	Мицелий гриба <i>Macrophoma</i> sp., <i>Botryosphaeria</i> sp. (Bothriosphaeriaceae);	Европа [Rohfritsch, 2008]

Окончание табл. 3

Галлообразователи	Растения-хозяева и галлы	Инквилины, эндогаллообразователи и грибы	Распространение
<i>Schizomyia galiorum</i> Kieffer, 1889	<i>Galium mollugo</i> L. (Rubiaceae), плодовые	<i>Camarosporium macrosporum</i> (Berck. & Br.) (Pseudosphaeriaceae)	Европа [Rohfritsch, 2008]
<i>Giraudiella inclusa</i> (Frauenfeld, 1862)	<i>P. australis</i> , стеблевые	<i>Macrophoma</i> sp., <i>Lasioptera hungarica</i> Möhn, 1968, <i>Lestodiplosis inclusa</i> Kieffer, 1909 – хищник	Европа [Rohfritsch, 2008]
<i>Lasioptera arundinis</i> Schiner 1854	<i>P. australis</i> , стеблевые	<i>Ramichloridium subulatum</i> de Hoog (Dissoconiaceae)	Европа [Rohfritsch, 2008]
<i>L. ephedricola</i> Cockrell, 1902	<i>Ephedra trifurca</i> Torr. (Ephedraceae), стеблевые	<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud (Saccottheciaceae)	Северная Америка [Gagné, 1989]
Tephritidae: <i>Bactrocera oleae</i> (Gmelin, 1790)	<i>Olea europaea</i> L. (Oleaceae), туннели в плодах	<i>Macrophoma</i> sp.; <i>Lasioptera berlesiana</i> Paoli, 1907	Средиземноморье, Греция [Skuhrava, Skuhravý, 1997]

В комплексах галлиц нами выделено 6 групп насекомых и грибов в зависимости от особенностей влияния инквилинов на развитие галлов и личинок галлообразователей.

1. Личинки инквилинов развиваются внутри галла, не причиняя видимого вреда личинкам хозяина, что характерно для галлиц-инквилинов, развивающихся в галлах галлиц (табл. 1). Модификации исходных галлов не происходит, но они обычно покрыты многочисленными красноватыми пятнами или приобретают сиреневатый оттенок, что отмечено нами на примере инквилинов рода *Macrolabis*, развивающихся в галлах галлиц на растениях из родов *Rosa*, *Euphorbia*, *Urtica*.

2. Личинки инквилинов образуют внутри галла хозяина самостоятельные галлы, которые при их разрастании могут раздавить личинок хозяина (табл. 2). Иногда личинки галлиц потребляются личинками инквилинов, которые захватывают галл. Инквилин и хозяин являются галлообразователями. Внутренние галлы, или эндогаллы, были описаны на примере *Tetrastichus cecidobroter* (Eulophidae), которые откладывают яйца в ткани галла *Asphondylia atriplicis* Cockerell, в результате чего происходит сильная модификация исходного галла, а личинки галлообразователя погибают из-за сжатия личиночной камеры [Hawkins, Goeden, 1982]. Отношения между

хозяином и инквилином облигатные. Вероятно, они сформировались в результате коэволюции. Формирование эндогаллов выявлено также у 3 видов инквилинов, принадлежащих к сем. Torimidae (*Megastigmus quinquesetae* (Girault), *M. sp.*, *Eurytoma sp.*), которые факультативно связаны с листовыми, стеблевыми и почковыми галлами *Fergusonina* spp. (монотипное семейство Fergusoninidae, близкое к Agromyzidae) на *Eucalyptus sp.*, встречаются в Австралии [Currie, 1937]. Эти двукрылые – единственные насекомые, находящиеся в облигатных мутуалистических отношениях с нематодами *Anguillulina (Fergusobia) tumifaciens* (= *Fergusobia curriei*), поселяясь в их галлах.

Развитие двух видов Eulophidae приводит к модификации тканей галлов галлицы *Myrciamyia maricaensis* Maia, 1996 и вызывает гибель личинок хозяина, что является более важным фактором смертности, чем развитие паразитов (табл. 2). В результате модификации галл становится более гетерогенным, что позволяет увеличить видовое богатство системы [Ferraz, 2003]. Например, из стеблевых галлов галлицы *Zalepidota piperis* Rübs. было выведено 8 инквилинов и 4 паразитоида [Monteiro, Oda, 1999]. Личинки галлицы-хозяина *Paradiplosis tumifex* Gagné погибают при развитии в их галлах инквилина *Dasineura balsamicola* (Lintner) на *Abies balsamea* без образования эндогаллов [Osgood, Gagné, 1978; Gagné, 1989]. Иногда, наоборот, личинки галлицы-инквилина *Lauthia acerina* (Giraud, 1863) свободно живут среди галлов *Pediaspis aceris* (Gmelin, 1790) (Cynipidae) на *Acer pseudoplatanus*, но не могут выжить при развитии на *A. campestre*.

3. Инквилины могут развиваться в стенках галлов или используют галлы галлиц для образования своих галлов, или вызывают их модификацию. В Казахстане, в стенках стеблевых галлов, образованных *Stefaniola* spp. на саксаулах (*Haloxylon* spp.) были обнаружены камеры, в которых развиваются инквилины из этого же рода [Федотова, 2000]. В Японии личинки *Bactrocera scutellata* (Hendel, 1912) (Tephritidae) развиваются в стеблевых галлах *Lasioptera* sp. на *Diplocyclos palmatus* (L.) C. Jeffrey, *Trichosanthes ovigera* Blume и *Zehneria liukuensis* (Nakai) Jeffrey ex E. Walker [Miyatake, 2000]. Эти инквилины могут развиваться в плодах, независимо от галлицы.

4. Самка галлообразователя заносит споры грибов при откладке яиц на растение, что характерно для галлиц родов *Asphondylia*, *Kiefferia*, *Schizomyia* и *Lasioptera*, принадлежащих к трибам Asphondyliini и Lasiopterini. Галлы выстланы изнутри питательным мицелием. В галлах Asphondyliini гриб

остается на поверхности пораженного органа растения, иногда образуя короткие гифы, которые проходят через межклеточные пространства. Гриб больше не может рассматриваться как инквилин в галлах галлиц, он является возбудителем, и галлицы должны быть охарактеризованы как фитомицетофаги [Rohfritsch, 2008].

Виды *Asphondylia* используют игольчатый яйцеклад, чтобы ввести грибковые конидии и яйца в специфические органы растений. У видов *Lasioptera* яйцеклад кармашковидный с дорсальной иглой и группой крючковидных щетинок. Имея различное строение яйцеклада, галлицы переносят разные виды грибов в специальных микангиальных мешочках, скрытых склеротизованными щитами. Адаптациями являются также поведенческие особенности имаго по сбору, переносу и инокулированию определенных спор грибов. Галлицы используют гриб, чтобы управлять защитными реакциями хозяина, активировать клетки растений и извлекать из хозяина питание. Поскольку грибок проникает в ткани растения, от него зависит рост и форма галла. Питательные вещества достигают личинки через клеточный комплекс, который имитирует «классическую» пищевую ткань, индуцированную галлицами, без ассоциации с грибами [Rohfritsch, 2008].

Галлы бактерий также оказались перспективными для развития комплексов членистоногих. В галлах *Pantoea agglomerans* pv. *millettieae* (= *Erwinia herbicola* pv. *millettieae*) на стволах и ветвях *Wisteria floribunda* (Fabaceae) в Японии было выявлено 48 в., представляющих 33 сем. и 11 отр., связанных с галлами, среди которых доминировали отр. Lepidoptera: сем. Tortricidae и Sessidae [Yamazaki, 2008].

5. Галлицы-преемники, живущие в галлах, уже освобожденных галлообразователями: *Lasioptera cerasiphera* Stelter 1990, *L. tibialis* Felt, 1914 и *L. yadokariae* Yukawa et Haitsuka, 1994 [Gagné, Jaschhof, 2021]. Личинки *L. yadokariae*, описанной из Японии, населяют пустые галлы *Pseudasphondylia neolitsea* на *Neolitsea sericea*, *Daphnephila machilicola* на *Machilus japonica* и *Masakimyia pustulae* на *Euonymus japonicus*, питаются мицелием гриба, растущим в галлах [Yukawa, Haitsuka, 1994].

6. Питание галлами галлиц. Недавно впервые были обнаружены трипсы *Liothrips setinodis* (Reuter, 1880) (Thysanoptera: Phlaeothripidae), которые питались на поверхности листовых галлов бука обыкновенного (*Fagus sylvatica*), образованных галлицей *Hartigiola annulipes* (Hartig 1839). Численность трипсов на листьях с галлами была значительно выше, чем на неповрежденных листьях [Pilichowski et al., 2019]. Личинки *Chyliza splendida* (Diptera: Psilidae) питаются тканями галлов, индуцированных галлицей *As-*

phondylia bacca Monzen на *Weigela floribunda* (Sieb. And Zucc.) K. Koch (Caprifoliaceae) в Японии [Sugiura, Yamazaki, 2006].

Галлицы-инквилины, развиваясь в общей личиночной камере с галлообразователем, влияют на цвет, размер и строение галлов. Грибы-инквилины способствуют питанию личинок галлообразователя и инквилина. Насекомые, образующие эндогаллы, могут привести к их гибели. Вероятно, понятие модификаторов в отношении инквилинов можно использовать более широко, даже если инквилины не вызывают видимых изменений галлов. Развитие галлов и инквилинов в них ослабляют растение в целом, которое становится привлекательным для других фитофагов, а пустые галлы заселяются грибами и приемниками. С другой стороны, по нашим наблюдениям, в галлах, заселенных грибами, очень редко развиваются паразитические перепончатокрылые. Вероятно, галлицы-инквилины предпочитают галлы галлиц, в которых развивается мицелий грибов, так как наибольшее разнообразие инквилинов (28 в. 8 р.) обнаружено в галлах галлиц рода *Asphondylia*, в которых всегда развивается мицелий грибов.

Выводы. Основными особенностями в трёхкомпонентном комплексе галлиц, включающем растение, галлообразователя и инквилина, являются специфичность галлиц по отношению к растению, обилие галлообразователей из специфических родов и инквилинов из крупных неспецифических родов, отдельные виды из которых способны к галлообразованию. Для инквилинов характерны преимущественная олигофагия, предпочтение ими открытых створчатых галлов и доминирование в галлах на генеративных органах растений. Галлообразователи и инквилины связаны эволюционно, проявляют преемственность и обратную связь:

1. В паре видов галлообразователь–инквилин, относящихся к широко распространенным неспецифическим родам, инквилин принадлежит роду, к которому в других комплексах относится галлообразователь. Например, в галлах *Dasineura* развивается инквилин из рода *Contarinia* или, наоборот, галлообразователь *Contarinia* – инквилин *Dasineura*.

2. Либо галлообразователь, либо инквилин относится к специфическому роду или к роду, в котором преобладают инквилины.

3. В галлах галлиц преобладают галлицы-инквилины, но развиваются инквилины из других систематических групп (насекомые и грибы) и, наоборот, галлицы-инквилины развиваются в галлах разнообразных насекомых, преимущественно Cynipidae, или предпочитают галлы, в которых развиваются грибы. Галлицы-инквилины представляют собой потенциал

для постепенного перехода этих видов к галлообразованию и возможному видообразованию при освоении ими галлов и растений других видов. В галлах галлиц широко встречаются инквилины, которые активно влияют на формирование галлов и развитие личинок хозяина, способствуют их питанию, угнетают или приводят к гибели.

Библиографический список

Федотова З.А. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) пустынь и гор Казахстана: морфология, биология, распространение, филогения и систематика. Самара: Самар. гос. с.-х. академия, 2000. 804 с.

Федотова З.А. Особенности формирования фаун галлиц-фитофагов (Diptera, Cecidomyiidae) в различных зоогеографических областях // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. 2018а. Вып. 14. С. 19–29.

Федотова З.А. Фауна, биология и распространение галлиц рода *Ametrodiplosis* Rübсаamen (Diptera, Cecidomyiidae, Clinodiplosini) // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. 2018б. Вып. 14. С. 30–43.

Федотова З.А. Фауна, трофические связи и морфо-функциональные адаптации галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), образующих паренхимные листовые галлы на древесно-кустарниковых растениях // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 146–188.

APG IV, 2016. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. London. 2016. No. 181(1). P. 1–20.

Askew R.R. On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain // Transactions of the Society for British Entomology. 1961. No. 14. P. 237–268.

Currie G.A. Galls on Eucalyptus trees. A new type of association between flies and nematodes. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales Sydney // Linnean Society of New South Wales. 1937. No. 62. P. 269–274. URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/108533>.

Barnes H.F. A cambium miner, of basket willows (Agromyzidae) and its inquiline gall midge (Cecidomyiidae) // Annals of Applied Biology. 1933. No. 20(3). P. 498–519. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1933.tb07443.x.

Dorchin N., Joy J.B., Hilke L.K., Wise M.J., Abrahamson W.G. Taxonomy and phylogeny of the *Asphondylia* species (Diptera: Cecidomyiidae) of North American goldenrods: challenging morphology, complex host associations, and cryptic speciation // Zoological Journal of the Linnean Society. 2015. No. 174(2). P. 265–304. DOI: 10.1111/zoj.12234.

Ellis W.N. Leafminers and plant galls of Europe. Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi. 2020, Amsterdam, The Netherlands. <https://bladminers.ers.nl> (Updated 9.01.2020, дата доступа 11.02.2020).

Fernandes G.W., Martins R.P., Tameirão-Neto E. Food web relationship involving *Anadiplosis* sp. galls (Diptera, Cecidomyiidae) on *Machaerium aculeatum* (Leguminosae) // Revista Brasileira de Botânica, São Paulo. 1987. No. 10. P. 17–23.

Gagné R.J. The Plant-Feeding Gall Midges of North America. N. Y.: Cornell University Press, 1989. 356 p.

Gagné R.J. The Gall Midges of the Neotropical Region. N. Y.: Cornell Univ. Press, 1994. 352 p.

Gagné R.J., Jaschhof M. A Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 5th Edition. Digital. 2021. 813 p. ISBN 978-0-9863941-3-3.

Hawkins B.A., Goeden R.D. Biology of a gall-forming *Tetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae) associated with gall midges on saltbush in Southern California // Annals of the Entomological Society of America. 1982. No. 75(4). P. 444–447. DOI: 10.1093/aesa/75.4.444.

Kim W., Minami T., Tokuda M., Matsuo K., Harris K.M., Yukawa J. Detection of two new cryptic species of *Kiefferia* (Diptera: Cecidomyiidae) by means of morphological, molecular and ecological studies. Entomological Science. 2019. DOI: 10.1111/ens.12390.

Kolesik P. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Australian cypress-pines, *Callitris* spp. (Cupressaceae), with descriptions of three new genera and three new species // Australian Journal of Entomology. 2000. No. 39(4). P. 244–255. DOI: 10.1046/j.1440-6055.2000.00185.x.

Maia V.C. Galhas de insetos em restingas da região sudeste do Brasil com novos registros // Biota Neotrop. 2013. No. 13(1). P. 183–209.

Maia V.C. Insect galls on Myrtaceae: richness and distribution in brazilian restingas // Biota Neotropica. 2019. No. 19(1). DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2018-0526.

Monteiro R.F., Oda. R.A.M. *Dolichophaonia gallicola* (Albuq.) (Diptera: Muscidae): A cecidogenous or inquilin species? // Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. 1999. No. 28(3). P. 531–534.

Noort S.V., Stone G.N., Whitehead V.B., Nieves-Aldrey J.-L. Biology of *Rhoophilus loewi* (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae), with implications for the evolution of inquilinism in gall wasps // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. No. 90. P. 153–172.

Osgood E.A., Gagné R.J. Biology and taxonomy of two gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) found in galls on balsam fir needles with description of a new species of *Paradiplosis* // Annals of the Entomological Society of American. 1978. No. 71(1). P. 85–91. DOI: 10.1093/aesa/71.1.85.

Pilichowski S., Ulitzka M.R., Jagiello R., Giertych M.J. Plant-mediated interaction: a first record of thrips feeding on *Hartigiola annulipes* (Diptera: Cecidomyiidae) galls // Polish Journal of Ecology. 2019. No. 67. P. 168–173.

Rohfritsch O. Plants, gall midges, and fungi: a three-component system // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2008. No. 128(1). P. 208–216. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2008.00726.x.

Sanver D., Hawkins B.A. Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls // Basic and Applied Ecology. 2000. No. 1(1). P. 3–11. DOI: 10.1078/1439-1791-00001.

Skuhravá M., Skuhravý V. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Greece // Entomologica Bari. 1997. No. 31. P. 13–75.

Skuhravá M., Skuhravý V., Meyer H. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) of Germany: faunistics, ecology and zoogeography // Faunistisch-ökologische Mitteilungen, supplement. 2014. No. 38. P. 1–201.

Stelter H. Untersuchungen über Gallmücken. 24. Die Gallmücke *Lasioptera cerasiphera* n. sp. als Folgeparasit von *Furcipes rectirostris* (Coleoptera: Curculionidae) in Kirschfrüchten (Insecta, Diptera: Cecidomyiidae) // Reichenbachia. 1990. No. 28(14). P. 73–76.

Sugiura S., Yamazaki K. First record of a psilid fly feeding on cecidomyiid galls // The Canadian Entomologist. 2006. No. 138(2). P. 235–237. DOI: 10.4039/n05-014.

Yamazaki K., Sugiura S. Arthropods associated with bacterium galls on wisteria // Applied Entomology and Zoology. 2008. No. 43(2). P. 191–196. DOI: 10.1303/aez.2008.191.

Yukawa J., Haitzuka S. A new cecidomyiid successor (Diptera) inhabiting empty midge galls // Japanese Journal of Entomology. 1994. No. 62(4). P. 709–718.

References

APG IV, 2016. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. London, 2016, no. 181(1x), pp. 1–20.

Askew R.R. On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology*, 1961, no. 14, pp. 237–268.

Barnes H.F. A cambium miner, of basket willows (Agromyzidae) and its inquiline gall midge (Cecidomyiidae). *Annals of Applied Biology*, 1933, no. 20(3), pp. 498–519. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1933.tb07443.x.

Currie G.A. Galls on *Eucalyptus* trees. A new type of association between flies and nematodes. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales Sydney. Linnean Society of New South Wales*, 1937, no. 62, pp. 269–274. URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/108533>

Dorchin N., Joy J.B., Hilke L.K., Wise M.J., Abrahamson W.G. Taxonomy and phylogeny of the *Asphondylia* species (Diptera: Cecidomyiidae) of North American goldenrods: challenging morphology, complex host associations, and cryptic speciation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2015, no. 174(2), pp. 265–304. DOI: 10.1111/zoj.12234.

Ellis W.N. Leafminers and plant galls of Europe. *Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi*. 2020, Amsterdam, The Netherlands. <https://bladmineerders.nl> (Updated 9.01.2020, Accessed 11.02.2020).

Fedotova Z.A. Fauna, biologiya i rasprostraneniye gallits roda *Ametrodiplosis* Rübсаamen (Diptera, Cecidomyiidae, Clinodiplosini). *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2018 b, iss. 14, pp. 30–43. (In Russ.)

Fedotova Z.A. Fauna, troficheskiye svyazi i morfo-funktsional'nyye adaptatsii gallits (Diptera, Cecidomyiidae), obrazuyushchiye parenkhimnyye listovyye gally na drevesno-kustarnikovyykh rasteniyakh. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, 2019, iss. 228, pp. 146–188. (In Russ.)

Fedotova Z.A. Gallitsy-fitofagi (Diptera, Cecidomyiidae) pustyn' i gor Kazakhstana: morfologiya, biologiya, rasprostraneniye, filogeniya i sistematika. Samara: Samarskaya gos. s.-kh. akademiya, 2000. 804 p. (In Russ.)

Fedotova Z.A. Osobennosti faun gallits-fitofagov (Diptera, Cecidomyiidae) v razlichnykh zoogeograficheskikh oblastyakh. *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2018 a, iss. 14, pp. 19–29. (In Russ.)

Fernandes G.W., Martins R.P., Tameirão-Neto E. Food web relationship involving *Anadiplosis* sp. galls (Diptera, Cecidomyiidae) on (Leguminosae). *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo. 1987, no. 10, pp. 17–23.

Gagné R.J. The Gall Midges of the Neotropical Region. New York: Cornell Univ. Press, 1994. 352 p.

Gagné R.J. The Plant-Feeding Gall Midges of North America. New York: Cornell University Press, 1989. 356 p.

Gagné R.J., Jaschhof M. A Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 5th Edition. Digital. 2021. 813 pp. ISBN 978-0-9863941-3-3.

Hawkins B.A., Goeden R.D. Biology of a gall-forming *Tetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae) associated with gall midges on saltbush in Southern California. *Annals of the Entomological Society of America*. 1982, no. 75(4), pp. 444–447. DOI: 10.1093/aesa/75.4.444.

Kim W., Minami T., Tokuda M., Matsuo K., Harris K.M., Yukawa J. Detection of two new cryptic species of *Kiefferia* (Diptera: Cecidomyiidae) by means of morphological, molecular and ecological studies. *Entomological Science*. 2019. DOI: 10.1111/ens.12390.

Kolesik P. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Australian cypress-pines, *Callitris* spp. (Cupressaceae), with descriptions of three new genera and three new species. *Australian Journal of Entomology*, 2000, no. 39(4), pp. 244–255. DOI: 10.1046/j.1440-6055.2000.00185.x.

Maia V.C. Galhas de insetos em restingas da região sudeste do Brasil com novos registros. *Biota Neotrop.* 2013, no. 13(1), pp. 183–209.

Maia V.C. Insect galls on Myrtaceae: richness and distribution in brazilian restingas. *Biota Neotropica*. 2019, no. 19(1). DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2018-0526.

Monteiro R.F., Oda R.A.M. *Dolichophaonia gallicola* (Albuq.) (Diptera: Muscidae): A cecidogenous or inquilins species? *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 1999, no. 28(3), pp. 531–534.

Noort S.V., Stone G.N., Whitehead V.B., Nieves-Aldrey J.-L. Biology of *Rhoophilus loewi* (Hymenoptera: Cynipoidea: Cynipidae), with implications for the evolution of inquilineism in gall wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007, no. 90, pp. 153–172.

Osgood E.A., Gagné R.J. Biology and taxonomy of two gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) found in galls on Balsam Fir needles with description of a new species of paradiplosis. *Annals of the Entomological Society of America*. 1978, no. 71(1), pp. 85–91. DOI: 10.1093/aesa/71.1.85.

Pilichowski S., Ulitzka M.R., Jagiello R., Giertych M.J. Plant-mediated interaction: a first record of thrips feeding on *Hartigiola annulipes* (Diptera: Cecidomyiidae) galls. *Polish Journal of Ecology*. 2019, no. 67, pp. 168–173.

Rohfritsch O. Plants, gall midges, and fungi: a three-component system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2008, no. 128(1), pp. 208–216. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2008.00726.x.

Sanver D., Hawkins B.A. Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. *Basic and Applied Ecology*. 2000, no. 1(1), pp. 3–11. DOI: 10.1078/1439-1791-00001.

Skuhravá M., Skuhravý V. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Greece. *Entomologica Bari*. 1997, no. 31, pp. 13–75.

Skuhravá M., Skuhravý V., Meyer H. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) of Germany: faunistics, ecology and zoogeography. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen, supplement*. 2014, no. 38, pp. 1–201.

Stelter H. Untersuchungen über Gallmücken. 24. Die Gallmücke *Lasioptera cerasiphera* n. sp. als Folgeparasit von *Furcipes rectirostris* (Coleoptera: Curculionidae) in Kirschfrüchten (Insecta, Diptera: Cecidomyiidae). *Reichenbachia*. 1990, no 28(14), pp. 73–76.

Sugiura S., Yamazaki K. First record of a psilid fly feeding on cecidomyiid galls. *The Canadian Entomologist*. 2006, no. 138(2), pp. 235–237. DOI: 10.4039/n05-014.

Yamazaki K., Sugiura S. Arthropods associated with bacterium galls on wisteria. *Applied Entomology and Zoology*. 2008, no. 43(2), pp. 191–196. DOI: 10.1303/aez.2008.191.

Yukawa J., Haitsuka S. A new cecidomyiid successor (Diptera) inhabiting empty midge galls. *Japanese Journal of Entomology*. 1994, no. 62(4), pp. 709–718.

Материал поступил в редакцию 14.02.2021

Федотова З.А. Разнообразие, трофические связи, распространение и эволюционные особенности галлиц-инквилинов (Diptera, Cecidomyiidae) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 236. С. 69–100. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.69-100

Впервые приводится обзор галлиц-инквилинов, развивающихся вместе с галлообразователями, среди которых доминируют галлицы. В мире выявлено

197 видов галлиц 41 рода, в галлах которых обнаружено 177 видов галлиц-инквилинов из 27 родов. Они встречаются на растениях 243 видов 160 родов 53 семейств и 20 порядков. Основу фауны галлообразователей составляют Cecidomyiinae – 118 видов (59,9%) из 26 родов (63,4%), основу фауны инквилинов – Lasioterinae: 63 вида (32,0%), из 15 родов (36,6%). Выявлено 10 общих родов, в которых есть инквилины и галообразователи, доля инквилинов в них составляет более трети видов, для *Macrolabis* – 39,1% (25 из 64), *Camptoneuromyia* – 86,7% (13 из 15). Галлообразователи и инквилины преимущественно узкие олигофаги, специфические по отношению к роду или семейству растения-хозяина, где доминируют Fabaceae. Среди галлообразователей доля специфических родов 61,0% (25 из 41), среди инквилинов – 37,0% (10 из 27). Растения-хозяева подкласса Rosids представлены 124 видами (51,0%), 88 родами (55,0%) из 28 семейств (46,2%), большинство из которых деревья и кустарники. Галлицы-инквилины обнаружены во всех зоогеографических областях, общих видов не найдено. Они доминируют в Палеарктической – 118 видов (66,7% от 177) и Неотропической 40 (22,6%) областях, в Неарктической только 15 (8,5%) видов. В Палеарктике виды инквилинов выявлены в 19 родах (70,4% от 27), из них 7 эндемичных. В Неотропической области инквилины принадлежат к 7 родам (25,9%), эндемичных не обнаружено. Ядро фауны с обилием эндемичных и широко распространенных родов инквилинов сформировалось в Палеарктической области. В галлах галлиц преобладают галлицы-инквилины, но развиваются инквилины из других систематических групп – насекомых (с преобладанием Сунipidae) и грибов. Инквилины представляют собой потенциал для их постепенного перехода к галлообразованию и возможному видообразованию при освоении галлов и растений других видов. В галлах галлиц инквилины активно влияют на формирование галлов и развитие личинок хозяина, способствуют их питанию, угнетают или приводят к гибели.

Ключевые слова: комплексы галлиц, специфические роды, инквилины, галлообразователи, эндемики, растения-хозяева, эволюция.

Fedotova Z.A. Diversity, trophic associations, distribution, and evolutionary features of inquiline gall midges (Diptera, Cecidomyiidae). *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2021, iss. 236, pp. 69–100 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.69-100

For the first time, a review of gall midges-inquelines, developing together with gall-formers, among which gall midges dominate is provided. In the world, 197 species of gall midges of 41 genera have been identified, in the galls of which 177 species of inquiline gall midges from 27 genera have been found. They are found on plants of 243 species of 160 genera of 53 families and 20 orders. The core of the gall-forming fauna is Cecidomyiinae – 118 species (59.9%) from 26 genera (63.4%), and the core of

the inquiline fauna is Lasiopterinae: 63 species (32.0%) from 15 genera (36.6%). Ten common genera were identified, in which there are both inquilines and gall-formers. The proportion of inquilines in these genera is more than a third of the species, for *Macrolabis* – 39.1% (25 out of 64) and *Camptoneuromyia* – 86.7% (13 out of 15). Gall-formers and inquilines are predominantly narrow oligophages, specific in respect to the genus or family of the host plant, predominantly Fabaceae. Among gall-formers, the share of specific genera is 61.0% (25 out of 41), while among inquilines is 37.0% (10 out of 27). Host plants of the Rosids subclass are represented by 124 species (51.0%), 88 genera (55.0%) from 28 families (46.2%), most of which are trees and shrubs. Inquiline gall midges have been found in all zoogeographic regions; however no common species have been found. They dominate in the Palaearctic (118 species, 66.7% of 177) and Neotropical (40 species, 22.6%) regions. In the Nearctic region there are only 15 (8.5%) species. In the Palaearctic, inquiline species have been identified in 19 genera (70.4% of 27), of which 7 are endemic. In the Neotropical region, the inquilines belong to 7 genera (25.9%), with no endemics found. The core of the fauna with an abundance of endemic and widespread genera of inquilines formed in the Palaearctic region. In the gall midges, inquiline gall midges predominate, but inquilines develop from other taxonomic groups: insects (with a predominance of Cynipidae) and fungi. Inquilines present the potential for their gradual transition to gall formation and possible speciation during the assimilation of galls and plants of other species. In the galls of gall midges, inquilines actively influence the formation of galls and the development of the host larvae, contribute to their feeding, inhibit or lead to death.

Keywords: complexes of gall midges, specific genera, inquilines, gall-formers, endemics, host plants, evolution.

ФЕДОТОВА Зоя Александровна – ведущий научный сотрудник Всероссийского НИИ защиты растений, доктор биологических наук. SPIN-код: 6497-7877. ORCID: 0000-0002-8888-5979.

196608, Шоссе Подбельского, д. 3, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: zoyafedotova@gmail.com

FEDOTOVA Zoya A. – DSc (Entomology), leading researcher, All-Russian Institute of Plant Protection. SPIN-code: 6497-7877. ORCID: 0000-0002-8888-5979.

196608. Shosse Podbelskogo. 3. Pushkin. St. Petersburg. Russia. E-mail: zoyafedotova@gmail.com