



УДК 595.792.17: 591.4

ТИПИЗАЦИЯ МАНДИБУЛ НАЕЗДНИКОВ-БРАКОНИД ТРИБЫ DACNUSINI (HYMENOPTERA: BRACONIDAE: ALYSIINAE)

© 2010. Перепечаенко В.Л.
Южный научный центр РАН

Один из крупнейших В статье показано, что существующие противоречия в обозначении гомологичных зубцов приводят к затруднениям при описании видов трибы Dacnusiini, заставляя каждый раз пускаться в пространные пояснения расположения зубцов на мандибулах. Чтобы избежать повторения подобных ситуаций в будущем, потребовалось провести классификацию типов мандибул, выявить их планы строения и применить новую систему обозначения зубцов. Последнее новшество позволяет записывать важнейшие характеристики мандибул дакнузин в виде формулы, пригодной для широкого использования лаконичной записи основных параметров мандибул в практике систематики группы. Дакнузины объединены в 2 группы, 8 типов и 11 подтипов на основании сходства строения зубцов и формы мандибул. Строение мандибул каждого из 8 типов дается также в виде формулы.

In article it is shown, that existing contradictions in a designation homological teeth result in difficulties at the description of species tribe Dacnusiini, forcing each time to be started up in vast explanatory's of an arrangement teeth on mandibles. To avoid recurrence of similar situations in the future, it was required to develop classification of type's mandibles, to reveal their plans of a structure and to apply new system of designation teeth. Last innovation allows writing down the major characteristics Dacnusiini mandibles as the formula, suitable for wide distribution of laconic record of key parameters mandibles in practice of systematization of group. We incorporate Dacnusiines into 2 groups, 8 types and 11 subtypes based on similarity of a structure teeth and forms mandibles. The structure mandibles each of eight types is given also as the formula.

Ключевые слова: Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini, морфология, мандибулы.

Keywords: Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini, morphology, mandibles.

Perepechaenko V.L. Typification of mandibles of laeger parasitic Braconidae of Dacnusiini tribe.

Введение. Мандибулы Dacnusiini обычно 3- или 4-зубые и самой разнообразной формы (рис. 1, 1–21). Мандибулы играют важную роль в систематике всего подсемейства Alysiinae и трибы Dacnusiini в частности. В отличие от мандибул большинства других перепончатокрылых насекомых, их вершины не соприкасаются, изогнуты не внутрь, как у других браконид, а вывернуты наружу, и при этом они способны разводиться широко в стороны [1, 10, 12, 25].

Существующие противоречия в обозначении гомологичных зубцов приводят к затруднениям при описании видов, заставляя каждый раз пускаться в пространные пояснения расположения зубцов на мандибулах. Чтобы избежать повторения подобных ситуаций в будущем, потребовалось провести классификацию типов мандибул, выявить их планы строения и применить новую систему обозначения зубцов. Ниже предлагаются результаты этой работы автора, включая унификацию системы обозначения зубцов. Последнее новшество позволяет записывать характеристики мандибул дакнузин в виде формулы.

Материалы и методы. Работа выполнена на основе изучения коллекций автора, а также богатых собраний дакнузин Зоологического института (ЗИН) РАН (Санкт-Петербург) и Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев). Общая коллекционная база исследования составила более 5000 экз. дакнузин из Палеарктики. Нами изучалось наружное строение видимой части мандибул. При этом основные зубцы (1-й – верхний, 2-й – срединный и 3-й – нижний) мандибул всех выделенных нами групп считались гомологичными.

Значение мандибул Dacnusiini. Функциональные характеристики мандибул Dacnusiini тесно связаны с их морфологией и представляют собой адаптацию, обеспечивающую взрослому наезднику выход из пупария круглошовных мух во внешний мир, и никак не связаны с функцией прогрызания преграды или питания, как это представлялось ранее [16]. Большинство пупариев для их обитателей представляют собой очень твердую вогнутую поверхность, но есть



заложенные в ходе формирования пупария швы, которые разрываются взрослой мухой при ее появлении. Для наездника эта возможность обеспечивается очень мощной парой мандибул, идеально приспособленных к работе в качестве рук [Altson, 1920; – цит. по: **16**], на что указывалось выше при характеристике их морфологических особенностей. Мандибулы, относительно размеров головы и длины тела наездника, нередко могут достигать внушительных размеров. Например, наши измерения среднего размера самки *Protodacnusa rutei*, выбранной из серии в полтора десятка экземпляров, дали следующие результаты: абсолютная ширина мандибул равняется 0.21 мм, их длина – 0.28 мм. При этом длина головы равняется всего лишь 0.49 мм, ее ширина – 0.77 мм, высота – 0.63 мм, а общая длина наездника составляет 2.32 мм. Опыт от выведения многих сотен экземпляров Dacnusiini из многих видов Agromyzidae говорит о том, что они всегда появлялись, разрывая швы [**16**]. Наездник вообще выходит вверх, и нижнюю часть пупария часто оставляет неповрежденной. Точная манера действия мандибул требует дальнейшего исследования – являются ли они инструментом для разрывания тканей или они действуют как рычаги. Очень большие головы некоторых видов и чистые расколы по швам, наводят на мысль, что швы вскрыты давлением головы с мандибулами, функционирующими как рычаги. Таким образом, давление, создаваемое паразитом, близко соответствовало бы давлению, создаваемому взрослой мухой при раздувании её головного пузыря. Дополнительной функцией крупной головы может быть также преодоление слоя почвы или тканей растения, в которых оказывается пупарий [**16**: 863-865]. В этой связи интересно наличие у ряда родов дакнужин, как-то: *Coelinius*, *Fischerastriolus*, *Neopolemon* Perepechayenko, 1999, *Eucoelinidea* Tobias, 1979, *Lodbrokia* Hedqvist, 1962 клиновидно выступающего вперед лица. Зависимость морфологических особенностей наездников от последней функции ясно прослеживается на морфологии не только голов, но и мандибул некоторых специализированных родов. Наездники из родов *Chaenusa* Haliday, 1839, *Chorebidea* Viereck, 1914 и части *Chorebus* Haliday, 1833 – паразиты околоводных мух рода *Hydrellia* семейства Ephydriidae, при выходе из пупария вынуждены, очевидно, преодолевать эластичную паренхиму водных растений. И действительно, все они имеют узкие удлинённые мандибулы с острым, иногда зазубренным (*Chorebus densepunctatus* Burghel, 1960) срединным зубцом, – подходящий инструмент для раздвигания или разрезания прочных на разрыв упругих водоносных или воздухоносных тканей растений. Например, *Chaenusa conjungens* (Nees, 1812) «прогрызает» отверстие в стенке черешка частухи (*Alisma plantago*) против того места, где находится «кокон» или двигается внутри стебля вверх и выходит из растения над уровнем воды [**9**].

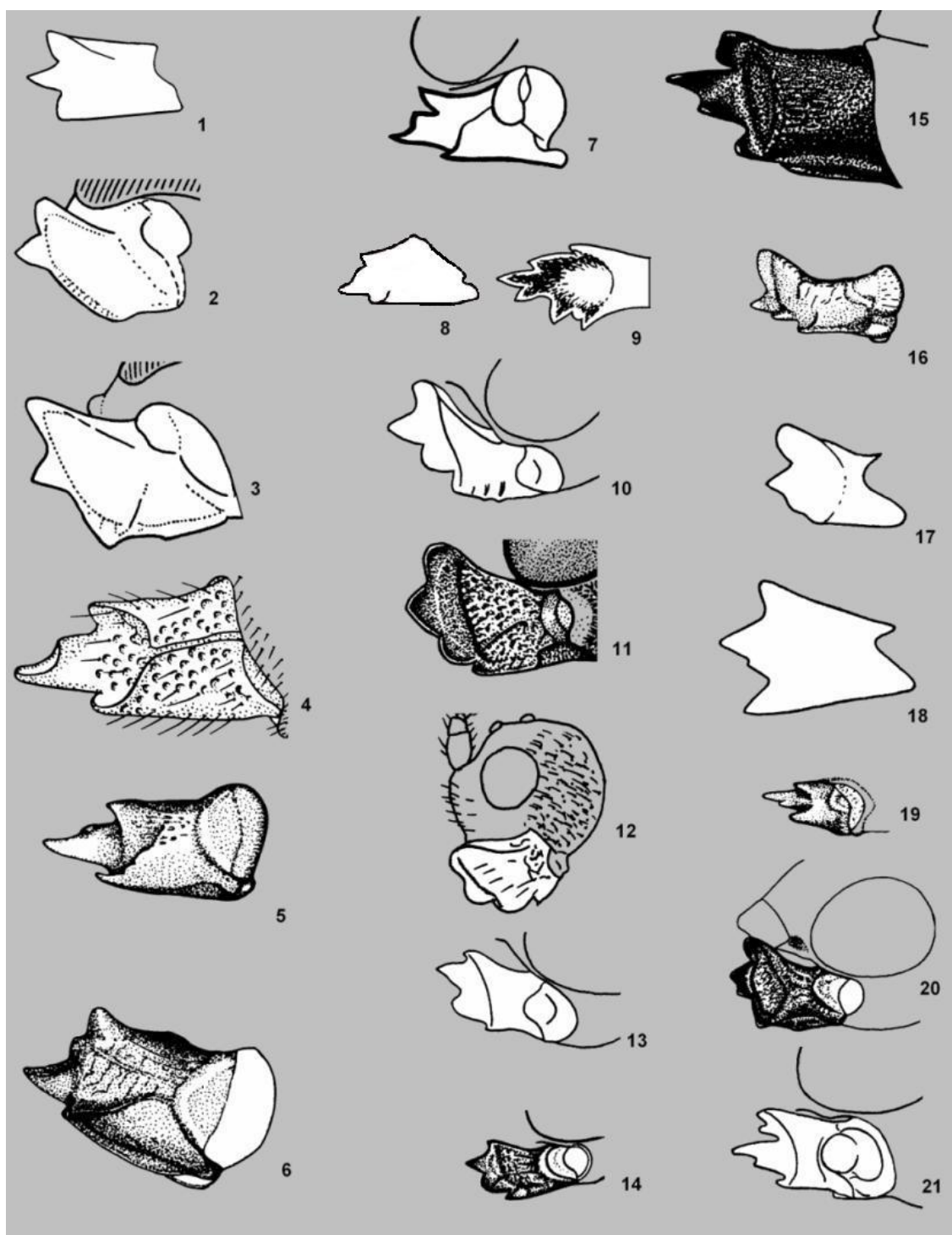
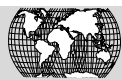


Рис. 1. Мандибулы дакнuzин (по Вартону и Аустину, Гриффитсу, Маето, Никсону, Паппу, Перепечаенко, Тобиасу, Фишеру и Хедквисту).

1 – *Dacnusa patuna*, 2 – *Protodacnusa tristis*, 3 – *P. litoralis*, 4 – *Polemochartus liparae*, 5 – *Coelinius versicolor*, 6 – *C. parvulus*, 7 – *Fischerastriolus rufus*, 8 – *Laotris striatula*, 9 – *Lodbrokia hirta*, 10-11 – *Trachionus pappi*, 12 – *Parasymphya dentata*, 13 – *Trachionus hians*, 14 – *Trachionus kotenkoi*, 15 – *Protochorebus kasparyanii*, 16 – *Chorebus* sp., 17 – *Ch. andizhanicus*, 18 – *Ch. interjectus*, 19 – *Ch. nigricapitis*, 20 – *Ch. griffithsi*, 21 – *Ch. mysteriosus*.



У обитающих в песчаных пустынях дакнужин мандибулы напротив, очень широкие. Их зубцы часто сглаженные или широко округленные, как у *Amyras* Nixon, 1943, *Chorebus*, *Protodacnusa* Griffiths, 1964. А у двух видов рода *Repetekalysia* Perepechayenko, 1994 (триба Alysini) из черносаксаульников пустыни Каракумы в Туркмении мандибулы имеют высокий бортик по периметру, что делает их похожими на миниатюрные ковши [3], призванные, по всей видимости, помочь выйти наезднику из песка на дневную поверхность. Таким образом, мандибулы дакнужин могут использоваться, по крайней мере, двумя способами: как рычаги для создания давления головы на стенку пупария и разрывания его швов головой и как инструмент для раздвигания и преодоления субстрата или тканей, окружающих пупарий и препятствующих выходу наездника наружу.

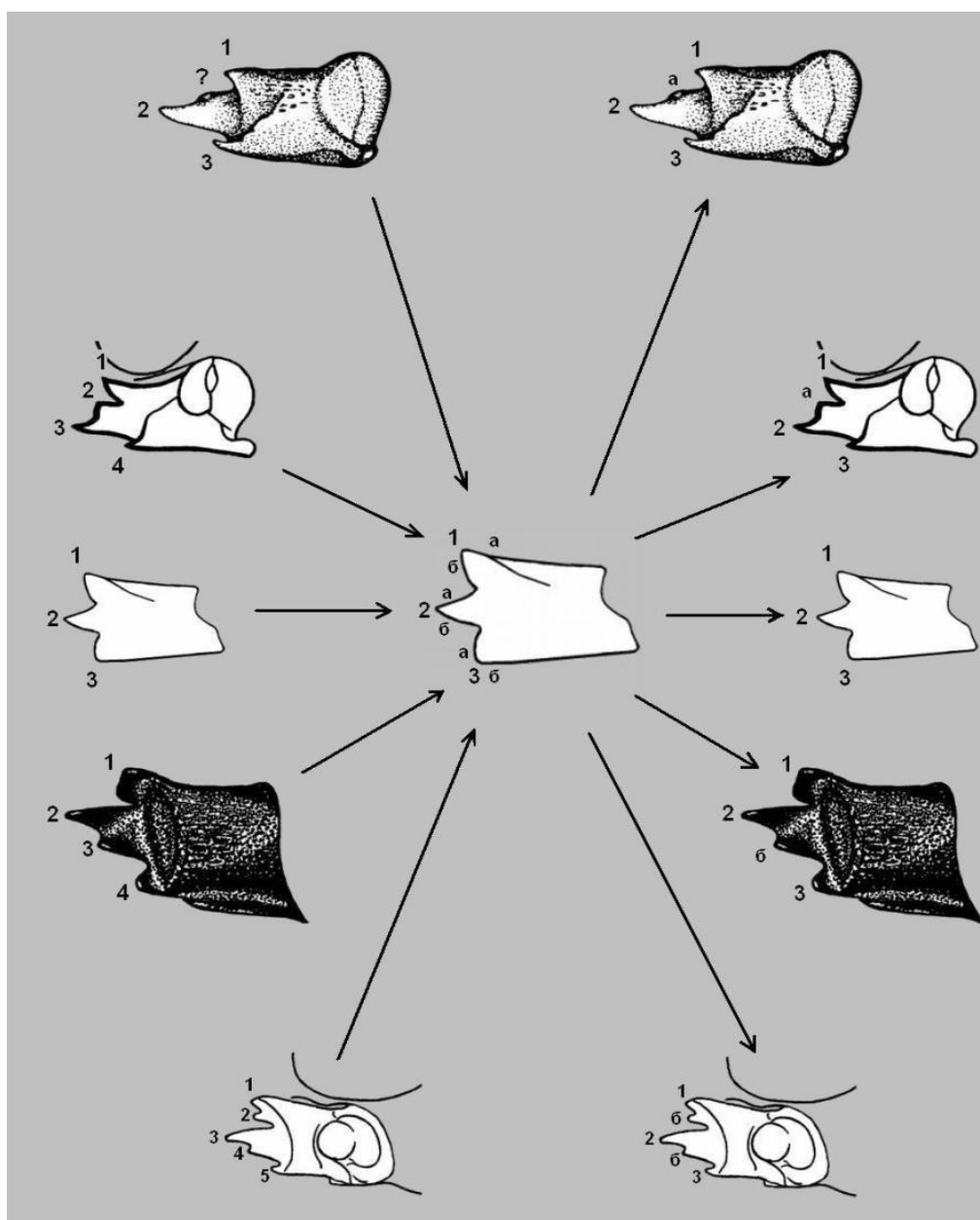


Рис. 2. Приведение противоречивых случаев обозначения зубцов мандибул (левая колонка рисунков) к единой схеме обозначения (центральная область и правая колонка рисунков).



Унификация системы обозначения зубцов. В практике систематики дакнuzин все более-менее развитые зубцевидные выступы мандибул обычно нумеруются цифрами 1, 2 и т.д., или буквами, начиная с верхнего зубца [см., например, 20: 33]. В работах по систематике трибы *Dacnusi* характеристика формы мандибул, количества и расположения зубцов всегда давалась в виде текстового описания. В связи с описанием в последние годы новых родов и множества видов дакнuzин и накоплением новых данных по разнообразию формы их мандибул [2, 7, 8, 13, 15, 18, 22, 25] прежняя система обозначения зубцов стала громоздкой и противоречивой, поэтому нуждается в замене (рис. 2, левая колонка). Так, например, базодорсальный выступ на 2-м зубце мандибул *Lepton* Zetterstedt, 1838 (= *Coelinidea* Viereck, 1913) обычно не считается зубцом и не нумеруется. Срединный зубец мандибул считается 2-м. Но в родах *Coelinus* Nees, 1819 и *Fischerastriolus* Perepechayenko, 1999 базодорсальный выступ на 2-м зубце достигает размеров и формы полноценного зубца и, в случае его обозначения номером, срединный зубец становится по счету 3-м. Модифицированные мандибулы с 4-мя зубцами типа *Protochorebus* (типы мандибул см. ниже) имеют дополнительный базовентральный зубец на срединном 2-м зубце. Вне зависимости от степени развития он всегда нумеруется порядковым номером 3. Таким образом, самостоятельные гомологичные нижние зубцы типов *Dacnusa* и *Protochorebus* стали обозначаться разными номерами, соответственно 3 и 4. Применение этой же схемы обозначения к 5 зубцам мандибул *Chorebus* (*Pentalexis*) *mysteriosus* Perepechayenko, 2004 приводит к тому, что срединный зубец по счету становится 3-м, 3-й дополнительный зубец нумеруется цифрой 4, а 4-й отдельный – цифрой 5.

Планируя упорядочить нумерацию зубцов мандибул дакнuzин, автор предварительно обсуждал эту проблему с рядом известных российских энтомологов. Г.С. Медведев и Д.Р. Каспарян (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) предложили нумеровать цифрами только самостоятельные, основные зубцы, а дополнительным зубцам придать буквенные обозначения. При этом базодорсальный выступ или зубец обозначать буквой «а», а базовентральный – буквой «б». Преимущества такой системы обозначения зубцов очевидны. Если нумеровать цифрами только основные зубцы, тогда все гомологичные зубцы мандибул из разных групп и типов получают одинаковые номера (рис. 2, центр и правая колонка), а унификация системы обозначения зубцов позволяет записывать наиболее важные параметры строения мандибул в виде формулы. Но в приведенном выше описательном порядке записи каждый зубец или выступ записывается отдельно. Ввиду специфики строения мандибул *Dacnusi* и особого значения для систематики трибы, которое имеет статус самостоятельных зубцов и место расположения дополнительных (сверху основного зубца или снизу), формулу необходимо адаптировать к морфологии дакнuzин, как показано на схеме нумерации зубцов мандибул (рис. 2, правая колонка). В этом случае в формуле только основные зубцы отделяются друг от друга знаком «плюс», а все дополнительные зубцы и выступы записываются вместе с номером своего основного зубца без пробелов, например, комплекс 2-го зубца мандибул типа *Synelix* записывается как a2б, типа *Protochorebus*: как 2б, типа *Lepton*: как a2. Тогда формула мандибул типа *Synelix* будет выглядеть как 1+a2б+3, типа *Protochorebus*: 1+2б+3, типа *Lepton*: 1+a2+3. При такой форме записи мы получаем существенный выигрыш в наглядности формул мандибул, во-первых, по причине их лаконичности, а во-вторых, ввиду точного соответствия между расположением элементов формулы и топографией зубцов (см. таблицу). Упоминание зубцов в тексте необходимо давать следующим образом: зубец 1, зубец «а» (2), зубец 2, зубец «б» (2) и т.д. Еще одним достоинством новой системы обозначения зубцов является её простота и универсальность, благодаря чему она предельно ясно отражает общую схему строения мандибул разных групп и типов дакнuzин. С её применением стало очевидно, что истинными 4-зубыми мандибулами обладают только роды *Epimicta*, *Trachionus*, *Parasymphya* и *Trichochorebus* (группа А). Все остальные «многозубые» мандибулы дакнuzин (из группы Б) являются лишь частным случаем модификации 3-зубых мандибул. Мандибулы дакнuzин типа *Lepton* существенно отличаются своей формой и размерами от всех остальных групп, но также являются 3-зубыми (с одним дополнительным зубцом). Исключение здесь составляет вид *Lodbrokia hirta*, который имеет подобные, но 4-зубые мандибулы, как об этом сказано ниже.



Типы мандибул дакнuzин. Типы мандибул дакнuzин представлены в таблице 1.

Таблица 1

Группы и типы мандибул *Dacnusiini**

Форма мандибул			Внешний вид	Названия таксонов
Группа	Тип	Подтип		
А: 3-4-зубые только с отдель- ными, независи- мыми зубцами	<i>Dacnusa</i> (1+2+3)	<i>Dacnusa</i>		<i>Dacnusa</i> , <i>Coloneura</i> , <i>Amyras</i> (часть), <i>Exotela</i> , <i>Protodacnusa</i> (часть), <i>Antrusa</i> , <i>Proantrusa</i> , <i>Ussurdacnusa</i> , <i>Tates</i> , <i>Tobiasnusa</i>
		<i>Amyras</i>		<i>Amyras clandestina</i> , <i>Protodacnusa ruthei</i> , <i>P. tristis</i>
		<i>Victorovita</i>		<i>Victorovita</i>
		<i>Orientelix</i>		<i>Orientelix</i>
	<i>Trachionus</i> (1+2+3+4)	<i>Trachionus</i>		<i>Trachionus</i> , <i>Parasymphya</i> , <i>Trichochorebus</i>
		<i>Epimicta</i>		<i>Epimicta marginalis</i>
Б: 3-4-зубые всегда с дополни- тельными зубцами	<i>Protochorebus</i> (1+26+3)	<i>Protochorebus</i>		<i>Synelix</i> (часть), <i>Chorebus</i> (<i>Etriptes</i> , <i>Stiphroce- ra</i> , <i>Phaenolexis</i>), <i>Protochorebus</i> , <i>Chaenusa</i> , <i>Aristelix</i> , <i>Terebrebus</i>
		<i>Ch. denti- curvatus</i>		<i>Chorebus denticurvatus</i>
	<i>Chorebus</i> (<i>Pen- talexis</i>) (16+26+3)			<i>Chorebus (Pentalexis) mysteriosus</i>
	<i>Chorebus inters- titialis</i> (1+2+36)			<i>Chorebus interstitialis</i>
	<i>Synelix</i> (1+a26+3)			<i>Synelix</i> (часть), группа <i>Chorebus lateralis</i> (часть), <i>Lodbrokia mariae</i>
	<i>Lepton</i> (1+a2+3)	<i>Lepton</i>		<i>Lepton</i> , <i>Eucoelinidea</i> , <i>Neopolemon</i> , <i>Polemo- chartus</i> , <i>Coelinus versicolor</i>
		<i>Coelinus</i>		<i>Coelinus</i> , <i>Fischerastriolus</i> , <i>Sarops</i>
		<i>Chorebidea</i>		<i>Chorebidea</i> , <i>Chorebus</i> (<i>Chorebus</i>) (часть: <i>scabrifossa</i> et al.), <i>Laotris</i>
	<i>Lodbrokia hirta</i> [1+a26+3(...)]			<i>Lodbrokia hirta</i>

*Рисунки мандибул, помещенные в таблицу и рис.1 заимствованы из работ Гриффитса, Паппа, Фишера и др. [4, 5, 6, 8, 10, 11, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 24] и оригинальные.



В группе **А** объединяются таксоны с мандибулами, имеющими все действительно свободные, независимые зубцы и у которых отсутствуют дополнительные зубцы. Она состоит из 2 типов.

1-й тип – **Dacnusa**: имеет 3-зубые мандибулы (формула мандибул 1+2+3). Состоит из 4 подтипов – *Dacnusa*, *Amyras*, *Victorovita* и *Orientelix*. Мандибулы подтипа *Dacnusa* простые, короткие, с примерно одинаковыми зубцами, а 3-й зубец более или менее угловидный. В подтипе *Amyras* мандибулы очень крупные, с сильно развитыми 1-м и широкоокругленным 3-м зубцами. Мандибулы подтипа *Victorovita* очень короткие, с маленьким 1-м зубцом и когтевидным 2-м, а их 3-й зубец слабо выражен и широко скошен так, что мандибулы выглядят почти 2-зубыми. Мандибулы подтипа *Orientelix* похожи на таковые *Amyras* с той разницей, что они не увеличенные и снизу окаймленные приподнятым кантом.

2-й тип – **Trachionus**: имеет 4-зубые мандибулы (формула мандибул 1+2+3+4), при этом 3-й зубец всегда округлый, а 4-й зубец всегда меньше 3-го и иной формы. Выделяется 2 подтипа (*Trachionus* и *Epimicta*), которые различаются степенью развития 4-го зубца. Если у *Trachionus* этот зубец крупный и четко отстоящий, то у *Epimicta* он очень маленький и представлен в виде выступа или зубчика.

В группе **Б** объединяются таксоны с мандибулами, имеющими дополнительные зубцы в основании основных, независимых зубцов. Основных зубцов обычно 3 (кроме *Lodbrokia hirta* – см. далее). Эта группа состоит из 6 типов и 5 подтипов.

3-й тип – **Protochorebus**: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (3-й по порядку) зубец мандибул формируется вентрально в основании 2-го основного (срединного) зубца (формула мандибул 1+2б+3). Он состоит из 2 подтипов – *Protochorebus* и *Chorebus denticurvatus*. Разница между подтипами заключается в том, что 4-й зубец мандибул *Chorebus denticurvatus* нависает над остальными зубцами, а у *Protochorebus* зубцы мандибул лежат в более или менее одной плоскости.

4-й тип – **Chorebus (Pentalexis)**: имеет 3-зубые мандибулы, у которых развито еще 2 дополнительных зубца на разных основных зубцах (формула мандибул 1б+2б+3).

5-й тип – **Chorebus interstitialis**: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (4-й по порядку) зубец формируется вентрально в основании 3-го основного зубца (формула мандибул 1+2+3б).

6-й тип – **Synelix**: имеет 3-зубые мандибулы, у которых развито еще 2 дополнительных зубца, расположенных в основании 2-го основного сверху и снизу (формула мандибул 1+а2б+3).

7-й тип – **Lepton**: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (2-й по порядку) зубец мандибул формируется дорсально в основании 2-го основного зубца (формула мандибул 1+а2+3). Мандибулы этого типа также характеризуются (по сравнению с другими типами) крупными размерами, удлинённой формой и наличием изогнутого диагонального киля. В типе выделяется 3 подтипа: *Lepton*, *Coelinus*, *Chorebidea*. Наиболее крупные и удлинённые мандибулы, но со сравнительно небольшим и округлым дополнительным зубцом имеет подтип *Lepton*. В отличие от них мандибулы подтипа *Coelinus* более короткие, а дополнительный зубец сильнее развит и сравним по величине с 1-м основным зубцом. Мандибулы подтипа *Chorebidea* характеризуются меньшими размерами, разнообразной формой слабо выступающего дополнительного зубца и в разной степени редуцированным диагональным килем.

8-й тип – **Lodbrokia hirta**: имеет 4-зубые мандибулы, на которых развито еще 3 дополнительных зубца, причем два из них расположены в основании 2-го основного зубца сверху и снизу [формула мандибул 1+а2б+3(...)]. Положение 3-го дополнительного зубца на данном этапе исследований точно не определяется, поэтому формула мандибул этого типа после 3-го основного зубца свернута в многоточие.

Таким образом, разнообразие мандибул Dacnusi может быть в основном описано 2 группами, 8 типами и 11 подтипами форм мандибул.

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом выразить признательность В.И. Тобиасу, С.А. Белокобыльскому, Д.Р. Каспаряну (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) и А.Г. Котенко



(ИЗ им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев) за предоставленную возможность изучить коллекции дакнuzин, хранящиеся в научных учреждениях Санкт-Петербурга и Киева, а Е.С. Сугоняеву, Д.Р. Каспаряну и С.А. Белокобыльскому – за плодотворные консультации. Отдельная благодарность Г.С. Медведеву, к невыразимому сожалению, ушедшему от нас, за консультации и неизменную готовность помочь своим коллегам в разрешении всех возникавших вопросов и проблем.

Библиографический список

1. Белокобыльский С.А. 1998. Подсем. Alysiinae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Т.IV. – Ч.3. – Владивосток, Дальнаука: С.109-293.
2. Иванов Е.В., Тобиас В.И. 2005. Два новых вида наездников-дакнuzин рода *Chorebus* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) из Азербайджана // Russian Entomol. J. 14(3): – С.223-225.
3. Перепечаенко В.Л. 1994. Новый род браконид трибы Alysiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) из Туркменистана // Известия Харьковского энтомологического общества. – Т.2. – Вып.2. – С.16-22.
4. Перепечаенко В.Л. 2000а. Обзор браконид рода *Trachionus* Haliday, 1833 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Палеарктики // Вестник зоологии. – Т.34. – Вып.3. – С.29-38.
5. Перепечаенко В.Л. 2004. Новые таксоны наездников-браконид рода *Chorebus* Haliday, 1833 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Вестник зоологии. – Т.38. – Вып.1. – С.47-53.
6. Перепечаенко В.Л. 2007. Переописание *Chorebus (Stiphrocerus) griffithsi* Zaykov, 1984 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Кавказский энтомологический бюллетень. – Т.3. – Вып.2. – С.247-249.
7. Перепечаенко В.Л. 2008. *Chorebus stolyarovi* sp. n. (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) из Украины и России // Кавказский энтомол. бюл. 4(2): – С.243-247.
8. Перепечаенко В.Л. 2009. Новые данные по систематике наездников-браконид рода *Victorovita* Tobias, 1985 (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) // Энтомологическое обозрение. – Т.88. – Вып.1. – С.157-163.
9. Римский-Корсаков М. 1916. Биологические наблюдения над водными перепончатокрылыми // Русское Энтомологическое обозрение. – Т.16. – Вып.3-4. – С. 209-225.
10. Тобиас В.И. 1986. Подсемейство Alysiinae // Определитель насекомых европейской части СССР. – Т.3. – Ч.5. – Л., Наука. – С.100-231.
11. Тобиас В.И. 1998. Триба Dacnusiini // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Т.4. – Ч.3. – Владивосток, Дальнаука. – С.299-411.
12. Achterberg C. van. 1993. Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonidae) // Zoologische Verhandelingen Leiden. Vol.283. P.1-189.
13. Berry J.A. 2007. Alysiinae (Insecta: Hymenoptera: Braconidae) // Fauna of New Zealand. 58: 95pp.
14. Fischer M. 2001. Genauere Studien an jüngst beschriebenen Dacnusiini aus dem Fernen Osten Russlands und weiteren Formen aus der Paläarktis (Mit einem Anhang über Alysiini) (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) // Linzer biologische Beiträge. Bd.33. Ht.1. S.35-82.
15. Fischer, M. 2005. Beschreibungen von neuen und schon bekannten Zweizellen – Kieferwespen (Insecta: Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Annales Naturhistorisches Museum Wien. 106(B): 93-106.
16. Griffiths G.C.D. 1964. The Alysiinae (Hymenoptera, Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). I. General questions of taxonomy, biology and evolution. // Beiträge zur Entomologie. Bd. 14. Ht. 7/8. S.823-914.
17. Hedqvist K.-J. 1962. Eine neue Dacnusiinen-Gattung, *Lodbrokia* gen. n., aus Schweden und eine neue Art *L. hirta* sp. n. (Hym. Braconidae) // Opuscula entomologica. Vol.27. Part 1-2. S.99-102.
18. Kula R.R., Zolnerowich G. 2008. Revision of New World *Chaenusa* Haliday sensu lato (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae), with new species, synonymies, hosts and distribution records // Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol.110. Part 1. P.1-60.
19. Maeto K.A. 1983. Systematic Study on the Genus *Polemochartus* Schulz (Hymenoptera, Braconidae), Parasitic on the Genus *Lipara* Meigen (Diptera, Chloropidae) // Kontyu. Vol.51. Part 3. P.412-425.
20. Nixon, G.E.J. 1943. A revision of the European Dacnusiini (Hym., Braconidae, Dacnusiinae) // The Entomologist's monthly Magazine. Vol.79. P.20-34, 159-168.
21. Papp J. 2004. Braconidae (Hymenoptera) from Mongolia XV. Subfamily Alysiinae: Dacnusiini // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol.50. Part 3. P.245–269.
22. Papp, J. 2007. Braconidae (Hymenoptera) from Greece, 6 // Notes fauniques de Gembloux. 60(3): 99-127.
23. Pardo J., Tormos J., Verdu M.J. 2001. Description of *Chorebus denticurvatus* sp. nov. and the exuviae of its final larval instar (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) // Florida Entomologist. Vol.84. Part 4. P.652-658.
24. Wharton R.A., Austin A.D. 1991. Revision of Australian Dacnusiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) // J. Australian entomological Society. Vol.30. P.193-206.
25. Yu D.S., van Achterberg C., Horstmann K. 2005. World Ichneumonidae 2004. Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. CD/DVD. Taxapad. Vancouver.