



Э. А. Хачиков

Эпигенез комплекса
родов «Platydracus»
подтрибы Staphylinina
Latreille, 1802
(Coleoptera: Staphylinidae,
Staphylininae)



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«ЮЖНЫЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Э. А. Хачиков

**Эпигенез комплекса родов «Platydracus»
подтрибы Staphylinina Latreille, 1802
(Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae)**

Монография

Ростов-на-Дону – Таганрог
Издательство Южного федерального университета
2023

УДК 595.763.3(035.3)

ББК 28.691.89я44

X29

*Печатается по решению Комитета при Ученом совете
Южного федерального университета по естественнонаучному
и математическому направлению науки и образования
(протокол № 5 от 7 июля 2023 г.)*

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент кафедры «Биология и общая патология» Донского государственного технического университета

А. П. Евсюков;

кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры зоологии Академии биологии и биотехнологии им. Д. И. Иванковского Южного федерального университета *Р. В. Романчук*

Хачиков, Э. А.

X29 Эпигенез комплекса родов «Platydracus» подтрибы Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae) : монография / Э. А. Хачиков ; Южный федеральный университет. – Ростов-на-Дону ; Таганрог : Издательство Южного федерального университета, 2023. – 142 с.

ISBN 978-5-9275-4451-6

DOI 10.18522/801316670

В монографии представлена группа родов «Platydracus» как отдельный, одноименный комплекс родов «Platydracus». Рассмотрены вопросы его эпигенеза на основе морфологии, типологии, морфоэволюции и филогении. Описаны структуры гениталий и их морфологическое классифицирование морфотипов. Выделены отдельные группы родов: «Platydracus», «Ontholestes» и «Emus». Определена предковая форма комплекса – род Platydracus. Подробно описаны филогенетические взаимоотношения родов комплекса.

Монография адресована специалистам в области энтомологии отряда Жесткокрылых (Coleoptera), прежде всего систематики, морфологии и филогении семейства жуков-стафилинов (Staphylinidae).

УДК 595.763.3(035.3)

ББК 28.691.89я44

ISBN 978-5-9275-4451-6

© Южный федеральный университет, 2023

© Хачиков Э. А., 2023

© Оформление. Макет. Издательство

Южного федерального университета, 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	6
Список сокращений	9
Глава 1. Методы и методология исследований	11
1.1. Методы.....	11
1.2. Терминология.....	11
1.3. Научная методология	11
Глава 2. Морфология гениталий и таксономия	14
2.1. Подтриба <i>Staphylinina</i> Latreille, 1802	14
2.1.1. Род <i>Platydracus</i> Thomson, 1858	14
2.1.2. Род <i>Naddia</i> Fauvel, 1867	27
2.1.3. Род <i>Emus</i> Leach, 1819.....	28
2.1.4. Род <i>Abemus</i> Mulsant and Rey, 1876	29
2.1.5. Род <i>Ontholestes</i> Ganglbauer, 1895	32
2.1.6. Род <i>Leistotrophus</i> Perty, 1830	39
2.1.7. Род <i>Thoracostrongylus</i> Bernhauer, 1915.....	40
2.2. Подтриба <i>Xanthopygina</i> Sharp, 1884	41
2.2.1. Род <i>Elecatoyselaphus</i> Scheerpeltz, 1972	41
2.2.2. Род <i>Paraxenopygus</i> Bernhauer, 1911	42
2.2.3. Род <i>Styngetus</i> Sharp, 1884.....	42
2.3. Подтриба <i>Philonthina</i> Kirby, 1837	42
2.3.1. Род <i>Philonthus</i> Stephens, 1829	42
Глава 3. Морфологическое классифицирование структур гениталий	46
3.1. Пенисная трубка.....	46
3.2. Эндофаллусы.....	46

3.3. Базовентральный титиллатор и его гомологи	48
3.4. Титиллатор-щетка	51
3.5. Парамеры	51
3.6. Вагина.....	51
3.7. Сперматеки	52
3.8. Вагиноламина	52
Глава 4. Типологический анализ.....	53
4.1. Визуальный анализ	53
4.2. Кластерный анализ	54
4.3. Отдельные группы видов.....	57
Глава 5. Морфологическая эволюция гениталий	58
5.1. Эндофаллусы.....	58
5.1.1. Морфоэволюция тела эндофаллуса.....	59
5.1.2. Морфофункциональная коэволюция структур эндофаллусов.....	60
5.1.3. Реконструкция коэволюции структур эндофаллусов	66
5.1.4. Морфоэволюционные континуумы.....	70
5.1.5. Направленность морфоэволюционных процессов эндофаллусов	91
5.1.6. Тезис «отрицательная корреляция сложности»	93
5.1.7. Общая морфоэволюция эндофаллусов.....	94
5.2. Морфоэволюция гениталий самок	102
5.2.1. Генезис сперматеки	102
5.2.2. Генезис вагины	103
5.2.3. Предопределенность морфоэволюции	104
5.3. Реконструкция морфоэволюционного процесса гениталий в комплексе «Platydracus»	107
5.3.1. Последовательность эволюционных событий.....	107
5.3.2. Формирование сперматеки – событие статуса ароморфоза	108

5.3.3. Направленность морфоэволюции эдеагусов	108
5.4. Общая направленность эволюции гениталий.....	109
Глава 6. Филогения комплекса «Platydracus».....	111
6.1. Модальности и их филогенетические валентности	111
6.2. Реконструкция предковых форм	115
6.2.1. Предковая формация «Plesiodracus»	115
6.2.2. Предковая формация – группа видов «Stercorarius»	116
6.2.3. Предковая форма «Plesiolestes»	116
6.3. Филогенез	117
6.3.1. Сценарий филогенеза	119
6.3.2. Кладогенез	120
Глава 7. Эпигенез комплекса «Platydracus»	127
7.1. Эволюционная составляющая эпигенеза.....	127
7.2. Анализ исторического становления	128
Глава 8. Валидность комплекса «Platydracus».....	130
8.1. Проблемы валидизации	130
8.2. Концепция комплекса «Platydracus» – научный консенсус.....	135
Выводы	137
Литература	139

Посвящается светлой памяти
родителей автора:
Хачиковым – Ашоту Лукьяновичу
и Анне Вартановне

ВВЕДЕНИЕ

Монография посвящена изучению систематики и филогении подтрибы *Staphylinina* Latreille, 1802. В настоящее время имеется достаточно много современных работ [18; 19; 21–23; 36; 38] по исследованию данной подтрибы. В статье А. J. Brunke, А. Smetana [20] освещены достижения авторов этих работ, поэтому мы полагаем, что наши комментарии к ним излишни. Нами предпринято собственное изучение этого таксона на основе своих, оригинальных данных по морфологии гениталий. Это должно привести к новым и интересным результатам по систематике и филогении подтрибы *Staphylinina*. Начало было положено с публикации автора [14], в которой на основе исследований гениталий составлено морфологическое классифицирование родов данной подтрибы. В ней же представлена группа родов – *Abemus* Mulsant and Rey, 1876; *Platydracus* Thomson, 1858; *Emus* (Linnaeus, 1758); *Ontholestes* Ganglbauer, 1895, которая была выделена по следующему признаку: наличие у изученных в обозначенном аспекте видов этих родов в эндофаллусе специфической структуры – базовентральных титиллаторов [14]. Данное образование представляет собой полиморфные склериты, находящиеся в основании эндофаллуса с вентральной стороны. Позже, в статье Х. Zhang, Н. Zhou [37], также была обозначена в виде отдельной клады группа из трех родов – *Ontholestes*, *Platydracus* и *Naddia*, близкая по своему составу к вышеприведенной группе в работе Э. А. Хачикова [14]. Кроме того, в исследовании Brunke, Smetana [20] выделена группа под названием «*Platydracus*» со сходным к ней, но с более расширенным составом: *Abemus*; *Platydracus*; *Emus*; *Ontholestes*; *Thoracostrongylus* Bernhauer,

1915; *Leistotrophus* Perty, 1830; *Lesonthotes* Smetana and Brunke, 2019; *Saniderus* Fauvel, 1895; *Naddia* Fauvel, 1867. Все вышесказанное указывает на реальность существования отдельной группы родов внутри подтрибы Staphylinina, наиболее широкий состав которой определен в работе Brunke, Smetana [20]. В монографии эта группа, ввиду ее внутренней морфологической неоднородности и сложности, рассматривается нами уже как комплекс родов «Platydracus» со своей внутренней иерархией.

Цель настоящей монографии заключается в прояснении вопросов исторических и эволюционных взаимоотношений таксонов комплекса родов «Platydracus», с последующей перспективой определения его естественно-исторического значения в эволюционном становлении подтрибы Staphylinina.

В комплекс родов «Platydracus» в нашей работе добавлены рода: *Boothia* Rougemont, 2016; *Bafutella* Levasseur, 1968; *Pancarpus* Bondroit, 1913; *Paragastrisus* Bernhauer, 1923; *Wasmannellus* Bernhauer, 1920. Рода *Pancarpus* и *Paragastrisus* нами не исследованы на наличие базовентральных титиллаторов, но последние изображены на иллюстрациях гениталий видов этих родов [28] (род *Pancarpus* в этой работе фигурирует как род *Erichsonellus* Levasseur, 1980, который сейчас является младшим синонимом рода *Pancarpus* [25]). У рода *Saniderus* на фотографиях [30] различаются похожие структуры, но до конца не ясно насколько это базовентральные титиллаторы или структуры пенисной трубки. Род *Thoracostrongylus* (исходя из наших исследований) не имеет базовентральных титиллаторов. У родов *Lesonthotes*, *Boothia* и *Bafutella* также при изучении иллюстраций не обнаруживаются базовентральные титиллаторы [20; 28]. Род *Wasmannellus* описан по самке. Эти четыре рода, несмотря на отсутствие базовентральных титиллаторов, включены в комплекс «Platydracus», поскольку у них имеются другие признаки, характерные для части родов данного комплекса [20; 33; 34]. Судя по иллюстрации эдеагуса, вид *Euristus globus* Fauvel, 1899 [36] имеет базовентральные титиллаторы, но существенные морфологические отличия этого вида от вышеперечисленных таксонов побудили нас воздержаться от его включения в комплекс. А наличие базовентральных титиллаторов у него и у видов комплекса на данный момент

находим параллелизмом. Этот вопрос нуждается в отдельном исследовании.

Также в монографии представлен эпигенез комплекса родов «*Platydracus*». Под термином «эпигенез» здесь понимается, прежде всего, его значение как научно-исторического, системного становления. Его понимание осуществлено, в первую очередь, на основе многостороннего исследования гениталий различных таксонов как входящих в данный комплекс, так и представляющих родственные кластеры, использованные как «внешние группы». Изучение гениталий, а также ряда других структур произведено в аспектах морфологии, типологии, морфофункционального анализа, морфоэволюции и филогении. Филогенетические исследования позволили внести свои коррективы в понимание филогенеза родов этого комплекса и определить их положение в целом в системе подтрибы *Staphylinina*.

Автор благодарен за поддержку и ценные советы доктору биологических наук, профессору РАН, члену-корреспонденту РАН А. А. Полилову (Россия, Москва), кандидату биологических наук А. Ю. Солодовникову (Дания, Копенгаген), кандидату биологических наук А. В. Ковалеву (Россия, Санкт-Петербург) за помощь в определении ряда видов рода «*Platydracus*», кандидату биологических наук Д. Г. Касаткину (Россия, Ростов-на-Дону) за изготовление части иллюстраций, а также всем коллегам, предоставившим материал.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- abl – апикально-базальный замок эндофаллуса и пениса (apical-basal endophallus and penis lock)
- adl – апикально-дорсальная доля вагины (apical-dorsal lobe of the vagina)
- ag – вторичный агонопор (secondary agonopor)
- ap – апекс пениса (apex of the penis)
- at – апикальный титиллатор (apical titillator)
- avl – апикально-вентральная доля вагины (apical-ventral lobe of the vagina)
- avt – апикально-вентральный титиллатор (apical-ventral titillator)
- bt – бититиллатор (bititillator)
- bvt – базовентральные титиллаторы (basal-ventral titillator)
- cbl – базовентральные камеры (basal-lateral chamber)
- cbv – базовентральные камеры (basal-ventral chamber)
- cm – киль среднегруди (carina of mesothorax)
- cmv – медиовентральная камера (medial-ventral chamber)
- cv – вентральная камера (ventral chamber)
- da – дистальный угол базовентральных титиллаторов (distal angle of base-ventral titillators)
- es – вход в сперматеку (entry to spermatheca)
- ev – вход в вагину (entry to vagina)
- la – апикальная ламина (apical lamina)
- lb – внутренний латеральный зубец апекса пениса (internal lateral barb of the apex of the penis)
- lm – медиальная ламина (medial lamina)
- lmv – медиовентральные ламины (medial-ventral lamina)
- ln – латеральная выемка апекса пениса (lateral notch of the apex of the penis)
- lp – латеральные отростки (lateral processes)
- lp – латеральный выступ апекса пениса (lateral protrusion of the apex of the penis)
- ls – латеральная штриховатость апекса пениса (lateral streak of the apex of the penis)

- mt – монотитиллатор (monotitillator)
pa – апикальная выпуклость (apical prominence)
pbv – базовентральные выросты (basal-ventral projection)
pd – дорсальная выпуклость (dorsal prominence)
phd – дистальный фалломер (distal phallomer)
phm – медиальный фалломер (medial phallomer)
php – проксимальный фалломер (proximal phallomer)
pl – латеральная выпуклость (lateral prominence)
prv – проктовагинус (proctovaginus)
pt – поперечная выпуклость (transverse prominence)
sa – выступ апикальный (apical swelling)
sg – половая железа (sex gland)
sm – выступ медиальный (medial swelling)
sp – сперматека (spermatheca)
ot – овальный титиллатор (oval titillator)
tb – титиллатор-щетка (titillator-brush)
tbd – дорсальный титиллатор-щетка (dorsal titillator-brush)
tbv – вентральный титиллатор-щетка (ventral titillator-brush)
vag – вагина (vagina)
vl – вагиноламина (vaginolamina)
vp – медиовентральные выпуклости (medial-ventral prominences)
vs – вентральный выступ (ventral swelling)
vsc – вагинальный склерит (vaginal sclerite)
vsp – вентральная спикула (ventral spicula)

Места хранения материала обозначены следующим образом:

ZIN – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия)

ZMM – Зоологический музей МГУ (Москва, Россия)

FMNH – Zoology department Field Museum of Natural History (Чикаго, США)

VNIICR – Всероссийский центр карантина растений (ФГБУ «ВНИИКР») (Быково, Россия)

Kh – личная коллекция Э. Хачикова (Ростов-на-Дону, Россия)

Ko – личная коллекция А. Ковалева (Санкт-Петербург, Россия)

Ka – личная коллекция М. Калашяна (Ереван, Армения)

ГЛАВА 1. МЕТОДЫ И МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Методы

Методики исследований и изготовления препаратов, а также порядок описания и номенклатура строения гениталий взяты из предыдущих работ автора [10–14; 27]. Экземпляры исследованных видов наклеены на картонную плашку водорастворимым клеем. Препараты гениталий у обоих полов помещены в емкость с глицерином или же размещены на прозрачной пластиковой плашке, в среде Хойера, и наколоты на ту же булавку с соответствующим им экземпляром.

1.2. Терминология

Терминология, использованная в данной монографии, в большинстве своем соответствует таковой, принятой в более ранних работах автора [13–15; 27]. В целях обозначения особенностей некоторых структур введены следующие дополнительные уточнения. Для обозначения определенного строения гениталий самок и базовентральных титиллаторов, характерных для некоторых видов рода *Platydracus*, здесь применены названия «типичное» и «типичный». Они соответствуют морфотипам вышеуказанных структур с одноименным названием и сходным строением, описанных в более ранних работах автора [13; 27]. В этих же работах фигурируют названия для некоторых форм эндофаллусов – «симметричная» и «асимметричная». Здесь они замещены терминами «прямая» и «изогнутая» соответственно, более точно отражающих внешнюю форму обозначенных ими структур.

1.3. Научная методология

При изучении комплекса «*Platydracus*» был применен научный подход, называемый «Филетика» [6], включающий в себя типологический [8] и филогенетический анализы. Методологически это вполне согласуется со следующей позицией Н. Ю. Ключ-

ге: «Единственным способом реконструкции филогении может быть привлечение всех возможных фактов и теорий для построения единственной модели с тем, чтобы максимально приблизить ее к истинной филогении» [4, с. 64]. Или же коротко в нашем понимании – «для построения филогении могут быть использованы всевозможные, адекватные, научные доводы». Это, собственно, и было принято для осуществления научных изысканий филогении данного комплекса. В филогенетическом анализе применены его следующие подходы: кладистический анализ [3]; «ручной», т. е. умозрительный, в основе которого положены собственные логические измышления; и реконструкция предковых форм [6]. Но, в основном, филогенетические изыскания в данной работе опираются на научный подход – «кладистический анализ». В то же время наши исследования, при необходимости, выходят за рамки правил и установок кладизма. Данный подход был применен в более ранней работе автора [15].

Также при выборе определенных научных предпочтений в морфоэволюционных и филогенетических исследованиях использованы различные презумпции. Одна из них – «эволюция идет с равным успехом как в сторону усложнения, так и в сторону упрощения» [3, с. 12] – состоит из двух альтернативных положений. Эти положения, в зависимости от их востребованности, здесь применяются под сокращенными названиями – презумпция «упрощения» и презумпция «усложнения». Последняя, применительно к гениталиям, при необходимости, дополняется ее частным случаем [9]. Кроме того, у Н. Ю. Клюге и А. П. Расницына [3; 6] приведены две презумпции – «принцип внешней группы» и «сохраненного распространения признака». При этом они, имея различные названия, несут тождественную смысловую нагрузку, поэтому в монографии для их общего обозначения употребляется более удобное, короткое название – презумпция «внешней группы».

Вместе с тем нами введена собственная презумпция – «последующей эволюции» («постэволюции»), можно использовать также краткое название – «субэволюция» (от лат. «subsequent evolutionis»). Смысл этой презумпции заключается в следующем: отдельные векторы морфоэволюции могут иметь противоположное направление основному направлению; это объясняется последующей

эволюцией структур, происшедшей после достижения ими определенного морфологического состояния, соответствующего общему направлению морфоэволюции. Например, редукция вполне сформированных параметров, или в случае, когда структуры, подверженные частичной редукции, могут при определенных условиях вторично эволюционировать в сторону собственного усложнения, как базовентральные титиллаторы у видов рода *Abemus*.

В типологическом анализе использованы два его типа – визуальный и матричный, поскольку они взаимно дополняют друг друга, что повышает достоверность исследований. Матричный анализ нивелирует потенциальный «субъективизм» исследователя, имеющий место в визуальном. Последний же, в свою очередь, ограничивает излишнюю дифференциацию исследуемых совокупностей на кластеры, которая может возникнуть при матричном анализе. В обоих типах этих анализов при выборе признаков применен подход, обозначенный у Н. Ю. Ключе [3] как «взвешивание признаков». В матричном анализе был использован коэффициент сходства Чекановского – Сьеренсена (качественного), применяемого, в частности, в фенетических исследованиях [1]. Согласно требованиям применения этого коэффициента, перечень признаков был трансформирован в бинарную матрицу признаков. Наличие признака в ней обозначено как (1), отсутствие – (0). Затем на ее основе с применением компьютерной программы «Кластерный анализ», версия 5.0.1, выстроена дендрограмма морфологического сходства.

Несколько видов рода *Platydracus* из Южной Америки, фигурирующих в данной работе, – предположительно новые виды (личное сообщение А. Ньютона), о чем дополнительно указано в рубриках этих видов. И нами здесь они не описаны, поскольку считаем, что их описание должно быть осуществлено непосредственно самим А. Ньютоном.

ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЯ ГЕНИТАЛИЙ И ТАКСОНОМИЯ

2.1. Подтриба *Staphylinina* Latreille, 1802

2.1.1. Род *Platydracus* Thomson, 1858

Типовой вид: *Staphylinus stercorarius* Olivier, 1795, по моно-типии.

Platydracus fulvipes (Scopoli, 1763)

(Рис. 1)

Пояснение. Описание эндофаллуса имеется в работе Хачикова [13]. Здесь приведены только не указанные в нем структуры.

Материал. Россия. 1♂ (Kh), Ростов-на-Дону, 20.04.2018 (Э. Хачиков).

Гениталии самца. На эндофаллусе на боковых сторонах расположены латеральные выпуклости, а на основании симметричные базовентральные камеры.

Platydracus aureofasciatus (Motschulsky, 1861)

(Рис. 2)

Материал. Россия. Приморский кр.: 1♀ (Kh), Хасанский р-н, Нарвинск. пер. 6.08.1990 (Н. Наполов); 1♂ (IKR), Лазовский заповедник, кордон «Америка», 23–31.05.2009 (С. Курбатов); 1♂ (Kh), S. Primorye, Ussuriiskii nature reserve, Mironov kluch, 29.08.2002 (К. Makarov, A. Matalin); 1♀ (Kh), Primorye, Lazovsky distr. Pryamushka riv, kordon 4, 26.08.2011 (A. Prosvirov); 1♀ (Kh), Ussuri reg. 30 km NW Arsenyev, 350 m, 44.3612N, 133.0406W, 1–8.07.2017 (S. Murzin).

Гениталии самца. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении, разделен на проксимальный и дистальный фалломеры. Проксимальный фалломер включает в себя латеральную выпуклость и два овальных титиллятора. Дистальный фалломер покрыт микротрихиями, образующими дорсальный титиллятор-щетку, без четких границ, также на этом фалломере

расположены крупная, поперечная вентральная камера и агонипориальный комплекс, состоящий из моно- и бититиллаторов.

Самка. Строение вагины «типичное».

Platydracus aff. *amazonicus* (Sharp, 1876)

(Рис. 3, 4, 58)

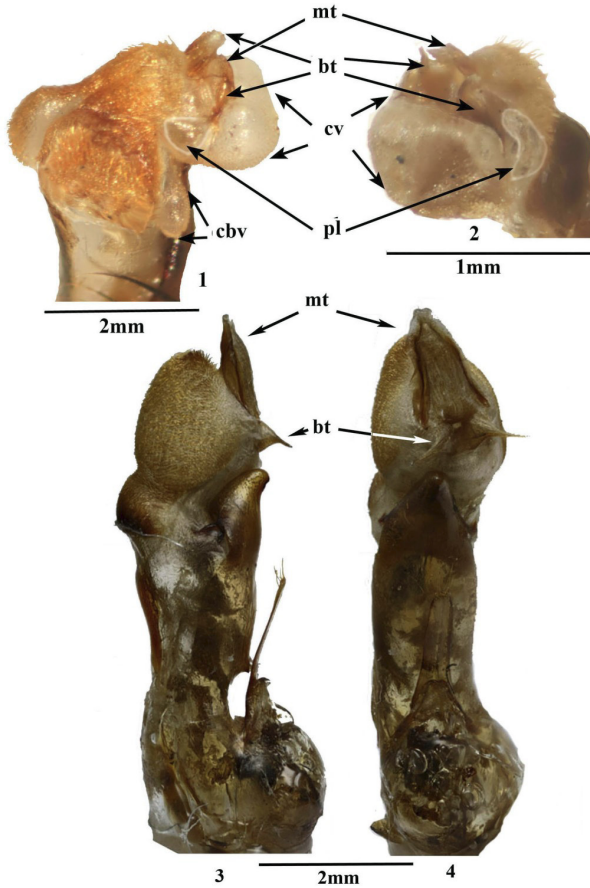


Рис. 1–4. *Platydracus* spp., гениталии, эндофаллусы. 1 – *Platydracus fulvipes*; 2 – *Platydracus aureofasciatus*; 3, 4 – *Platydracus* aff. *amazonicus*, эндофаллус: 3 – латерально, 4 – вентрально

Пояснение. Этот вид на данный момент не описан (см. выше).

Материал. 3♂ (Kh), Peru. Junin Dep., 15 km NW from Sattipo, near Rio Vanado, h-1300 m, 11°11,352'S 074°46,070'W, 1-15.10.2015 window traps (A. Petrov).

Гениталии самца. Эндофаллус короткий, дистально расширенный. Покрыт микротрихиями. Разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. На проксимальном расположены два симметричных базовентральных титиллатора неправильной формы, которые в своем основании расширены, в медиальной части слегка заужены, в дистальной – несколько расширены и по апикальному краю закруглены. Дистальный несет агонопориальный комплекс, состоящий из моно- и бититиллаторов. Монотитиллатор очень крупный, удлинённый, апикально плавно зауженный, на вершине с срединной выемкой. Склериты бититиллатора расположены перпендикулярно по отношению к центральной оси эндофаллуса, в основании расширены, в своей дистальной части резко заужены и заострены.

Platydracus sp.1 aff. *basicornis* (Fauvel, 1895)

(Рис. 5, 6)

Материал. 1♂ (Kh), N. Tailand, Mae Hong Son prov., Pai env., h-575–617 m, on Mae Yen, water fall, 19°21'42"N 98°27'26"E 19°22'81"N 98°30'28"E, 24.04–9.05.2013 (I. Melnik).

Гениталии самца. Эндофаллус укороченный и разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер образует поперечную выпуклость, которая несет титиллатор-щетку и базовентральную камеру. Дистальный фалломер образует на своей поверхности ламины – медиальную и апикальную и медиальный и апикальный выступы.

Platydracus sp.2 aff. *basicornis* (Fauvel, 1895)

(Рис. 7, 8)

Материал. 1♂ (Kh), N. Tailand, Mae Hong Son prov., Paienvir., h-575–617 m, on Mae Yen, water fall, 19°21'42"N 98°27'26"E 19°22'81"N 98°30'28"E, 24.04–09.05.2013 (I. Melnik).

Гениталии самца. Эндофаллус укороченный, разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер

несет два титиллатора-щетки – дорсальный и вентральный; базолатеральную камеру и крупный базовентральный вырост. Дистальный фалломер образует дорсальную и апикальную выпуклости.

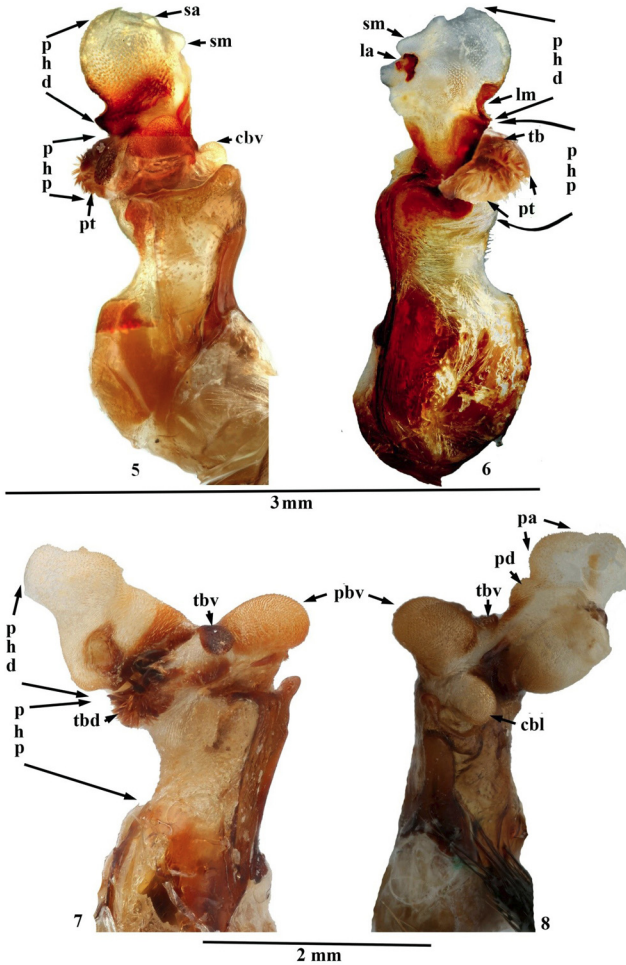


Рис. 5–8. *Platydacus* spp. 5, 6 – *Platydacus* sp.1 aff. *basicornis*, эндофаллус, латерально, 5 – правая проекция, 6 – левая проекция; 7, 8 – *Platydacus* sp.2 aff. *basicornis*, эндофаллус, латерально, 7 – правая проекция, 8 – левая проекция

Platydracus aff. *birmanus* (Fauvel, 1895)

(Рис. 9)

Материал. 1 ♀ (Kh), N. Thailand, Mae Hong Son prov., Pai envir., 7 km on road to Ban Wat Chan, 18.12.2010 (O. Mosolov).

Гениталии самки. Вагина близка к «типичной», но ее стенки менее плотные и половая железа находится на вершине.

Platydracus ?*maculicollis* (Fauvel, 1895)

(Рис. 10)

Материал. 1 ♀ (Kh), N. India, Uttarakhand, left side of Kosi River. 5 km N Ramnagar, N 29°43'2" E 79°14'0", 7–11.06.2011 (A. Shavrin).

Гениталии самки. Вагина мембранозная, на ее вершине находится удлиненная, миниатюрная сперматека, с половой железой. Проктовагинус выражен слабо, без четких границ.

Platydracus sp. aff. *maculicollis* (Fauvel, 1895)

(Рис. 11)

Материал. 1 ♀ (ZIN), Вьетнам, горы NO Куа-РАО, 500 м, 2.10.1962 (Кбаков).

Гениталии самки. Вагина мембранозная, на ее вершине находится удлиненная, короткая сперматека, с крупной половой железой.

Platydracus sp. из группы *P. femoratus* (Herman, 2001)

(Рис. 80)

Пояснение. Этот вид на данный момент не описан. Условно обозначен А. Ньютоном как «S.A. № 22» (личное сообщение А. Ньютона).

Материал. 1 ♂ (Kh), Перу, пров. Хунино, 60 км от г. Сатино, пос. Пуэрто-Окопа, h-350 м, 16–17.01.2005 (O. Mosolov).

Гениталии самца. Эндофаллус мешкообразный, нечетко разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный несет базовентральный титиллатор, который представлен двумя симметричными склеритами, сближенными друг с другом. Их латеральные стороны дистально образуют сглаженный угол и перпендикулярны по отношению к основной части базовентральных титиллаторов, от которой дистально отходят латеральные вы-

росты. Дистальный фалломер несет крупные, апикально заостренные моно- и бититиллаторы. У монотиллатора его латеральные края более утолщенные и склеротизированные, чем остальные части.

Platydracus sp. aff. *femoratus* (Herman, 2001)

(Рис. 12–15, 82–85)

Пояснение. Этот вид на данный момент не описан.

Материал. 1♂ (Kh), Peru, Junin dep., Satipo prov., near Rio Venado vill., h-1122 m, 11 11.787'S 74 76.168'W, 25.06.2019 (A. Sokolov).

Гениталии самца. Эндофаллус мешкообразный, слабо разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный несет базовентральный титиллатор, который представляет собой достаточно широкую, поперечную, слегка вогнутую дорсально пластину. От нее дистально отходят прямые, плоские, апикально зауженные латеральные отростки, сросшиеся с мембраной эндофаллуса. Латеральные части этой пластины перпендикулярно загнуты в вентральном направлении относительно ее остальной части, и поэтому выступают над поверхностью эндофаллуса. Они сами слегка поперечно расширены, по своему боковому краю плавно, дугообразно выгнуты, а по нижнему краю имеют неровную, волнистую поверхность. Дистальный фалломер несет слабо-развитую агонопориальную триаду, представляющую собой мембранозные выросты, зауженные к вершине.

Platydracus maculipennis (Kraatz, 1859)

(Рис. 16, 17)

Материал. 1♂ (Ko), Thailand. Pang Faen vill. Doi Saket, Chiang, Mai, N19°00'43" E99°17'46" h-600 m (D. Potanin), (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Парамера сильно укороченная, почти редуцированная. Эндофаллус короткий, слегка расширен к вершине. Разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер имеет парные базовентральные титиллаторы овальной формы. Дистальный фалломер несет: титиллатор-щетку в форме дуги, она обрамляет его с базальной и вентральных сторон; крупную вентральную камеру, расположенную по всей длине дистального фалломера; и агонопориальный комплекс, представленный бититиллатором, состоящим из двух склеритов, заостренных на вершине.

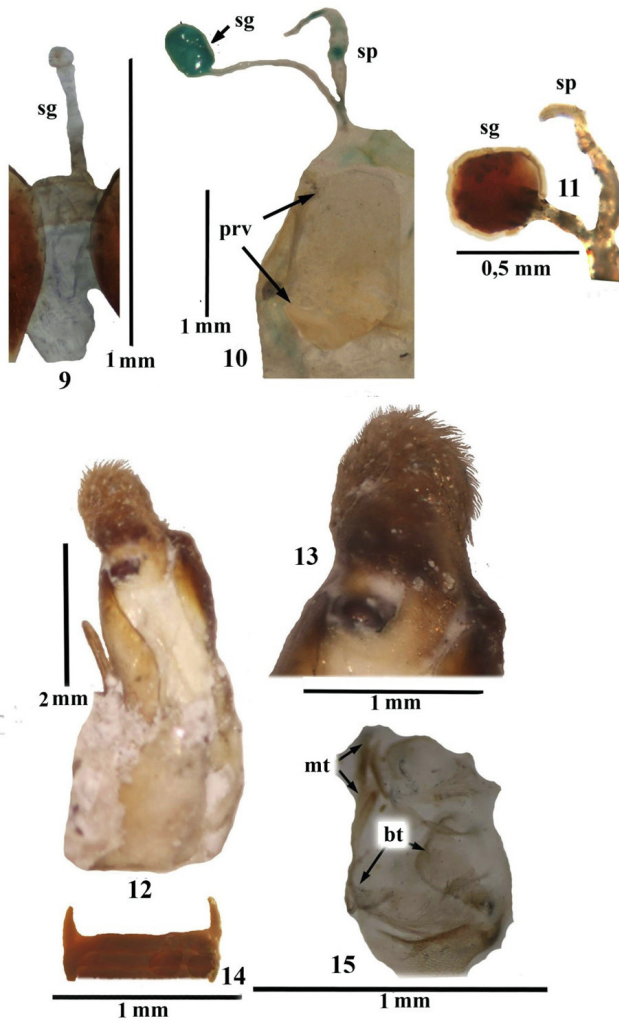


Рис. 9–15. *Platydracus* spp., гениталии: 9–11 – самок, 12–15 – самца. 9 – *Platydracus* aff. *birmanus*; 10 – *Platydracus* ?*maculicollis*; 11 – *Platydracus* sp. aff. *maculicollis*. 12–15 – *Platydracus* sp. aff. *femoratus*: 12 – эдеагус; 13 – эндофаллус; 14 – базовентральный титиллатор; 15 – вершина эндофаллуса

Platydracus sp. aff. *maculipennis* (Kraatz, 1859)

(Рис. 18)

Материал. 1 ♂ (Kh), N. India, Uttarakhand, left side of Kosi River. 5 km N Ramnagar, N29°43'2 E79°14'0, 7–11.06.2011 (A. Schavrin), (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Эндофаллус короткий, изогнутый, слегка расширенный к вершине. Разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер имеет цельный базовентральный титиллатор, в виде поперечной слегка склеротизированной ламины с латеральными овалами, и поперечную базовентральную камеру. Дистальный фалломер несет: поперечный, дорсальный титиллатор-щетку и агонопориальный комплекс, состоящий из бититиллаторов, представленных двумя удлинненными и заостренными на вершине склеритами, направленными друг от друга в разные стороны под тупым углом.

Platydracus sp.2

(Рис. 19)

Материал. 1♂, 1♀ (Kh), Tanzania. Kilimanjaro, Marangu route, S3.18424° E37.51344°, h-2668 m, Sift 01, 25.11.2012 (V. Grebennikov).

Гениталии самца. Эндофаллус умеренно удлинненный, дорсально слегка изогнут, апикально расширен. Разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. В основании проксимального фалломера расположен базовентральный титиллатор в виде поперечной ламины, она умеренной ширины, вентрально слегка выгнута и латерально несколько заужена. Ее латеральные части плавно дорсально загнуты и несколько расширены в поперечном направлении, а по своему периметру имеют мелкие выступы. Дистальный фалломер в своей наиболее широкой части, дорсально, по периметру имеет ряд утолщенных микротрихий, апикально образует агонопориальную триаду. Монотитиллатор крупный, удлинненный, зауженный и заостренный на конце. Бититиллаторы значительно меньше его, узкие, заостренные, направлены под острым углом в противоположные стороны друг от друга.

Гениталии самки «типичного» строения.

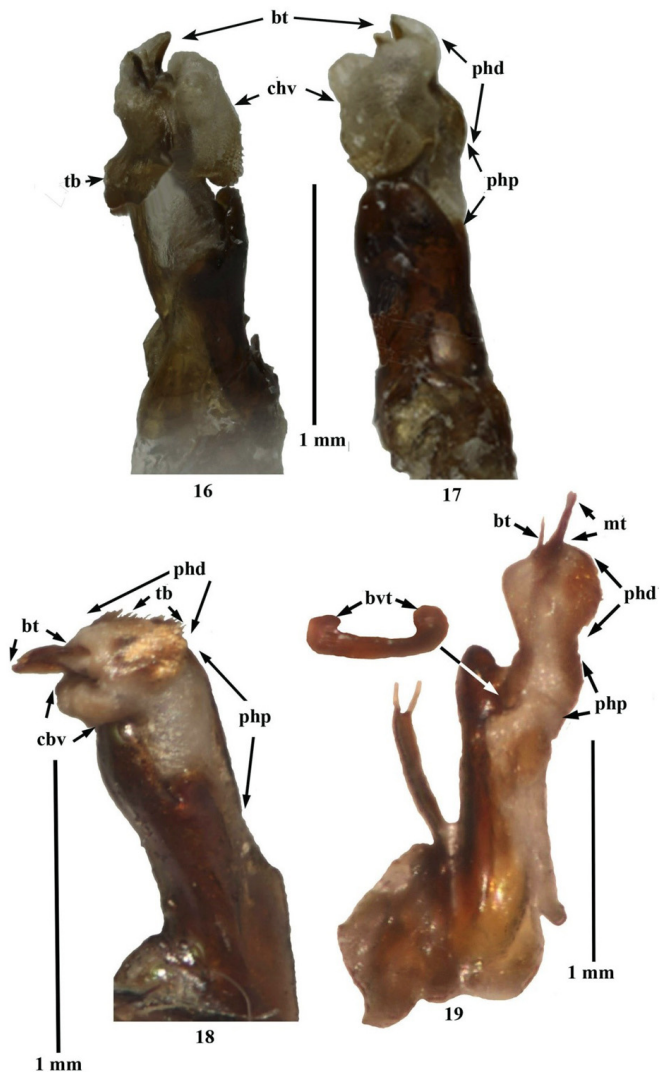


Рис. 16–19. *Platydracus* spp., эндофаллусы. 16–17 – *Platydracus maculipennis*: 16 – латерально, 17 – вентрально; 18 – *Platydracus* sp. aff. *maculipennis*; 19 – *Platydracus* sp.2

Platydracus cinnamopterus (Gravenhorst, 1802)

(Рис. 20, 21)

Материал. USA: 1 ♀ (FMNH), Ontario Essex Co. Wheatley May 1967 (K. Stepan); 2 ♂ (FMNH), Michigan, Berrien Co., Warren Woods State Park, 05.07.1992 (A. Newton); 1 ♂ (FMNH), SC. Richland Co. Congarea Swamp National Monument, 26.02–26.03.1989; 2 ♀ (FMNH), conn., New Haver Co., Hamden, 23.06.1986 (M. Oliver); 1 ♀ (FMNH), Illinois, Cook Co., Riverside, Zoo Woods, 18.04.2000 (A. Newton).

Гениталии самца. Строение эндофаллуса сходно с таковым предыдущего вида. Отличия только в мелких деталях видоспецифичного характера. В частности, у данного вида эндофаллус более удлинённый, бититиллаторы апикально более закругленные. У продольных ламин базовентрального титиллатора, у их основания имеется крупный треугольный выступ и несколько дистальней широкий, короткий зубец.

Гениталии самки по своему строению относятся к морфотипу «типичный», половая железа прикреплена медиодорсально.

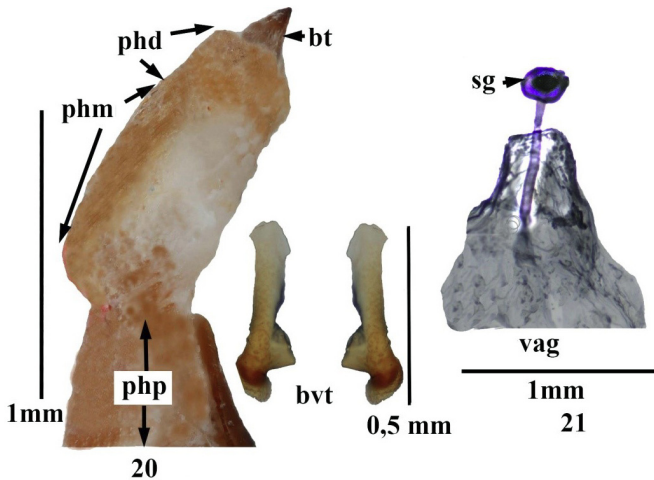


Рис. 20, 21. *Platydracus* spp. 20, 21 – *Platydracus cinnamopterus*: 20 – эндофаллус, латерально, 21 – гениталии самки

Platydracus zonatus (Gravenhorst, 1802)

(Рис. 22, 23)

Материал. USA: 1♂ (Kh), Oklahoma, Rogers county Oolgha, 18.05.2011 (A.Yudakov); 2♂, (FMNH), IL: Cook Co., Cherry Hill Woods (W of), NW Palos Park, of south site, 220 m, 41°40.4'N, 87°52,5'W, 23.06–7.07.1999 oak woodlandsrubby understory; 1♂ (FMNH), IL: Cook Co., Swallow Cliff Woods, NW NW Palos Park; of south site, 220 m, 41°40.5'N, 87°51,8'W, 26.05.1999, oak woodland; 1♀ (FMNH), IL: Cook Co., Cherry Hill Woods (W of), NW Palos Park, north site, 210 m, 41°40.8' N, 87°52,5' W, 1–15.09.1999, oak woodland.

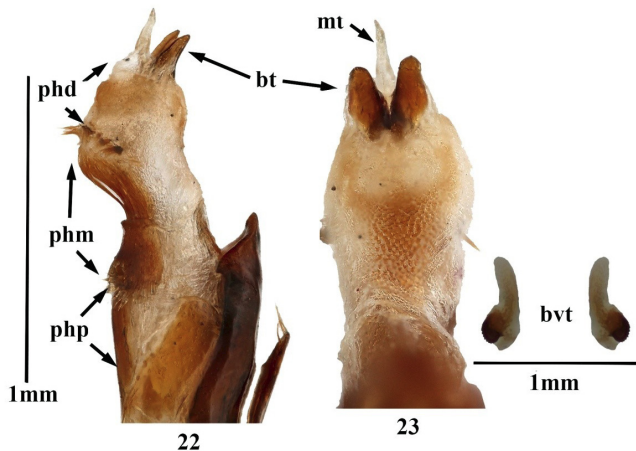


Рис. 22, 23. *Platydracus* spp. 22, 23 – *Platydracus zonatus*, эндофаллус: 22 – латерально, 23 – вентрально

Гениталии самца. Эндофаллус достаточно удлиненный и слегка утолщенный, разделен на три фалломера – проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер латерально несет отдельные, симметричные базовентральные титиллаторы, представляющие собой неправильные овалы, с неровной, бугристой, черепацеобразной поверхностью. От них в дистальном направлении отходят слабосклеротизированные продольные ламины. Медиальный фалломер дорсально покрыт титиллатором-щеткой, примерно в срединной части разделенный поперечным, узким, мембранозным

участком. Его микротрихии различной длины, более длинные находятся в дистальной части щетки. Дистальный фалломер оканчивается агонопориальной триадой, состоящей из слегка изогнутого, заостренного на вершине, слабосклеротизированного монотитиллятора и бититиллятора. Последний состоит из двух склеритов, почти овальной формы, в проксимальной части утонченных и изогнутых, в дистальной резко расширенных и плавно суженных к вершине.

Гениталии самки относятся к «типичному» морфотипу.

Platydracus sumakowi Bernhauer, 1911

(Рис. 24–26)

Материал. Узбекистан: 1♂ (ZIN), Джулекъ, Оренб.-Ташк. ж. д. Сыр-Дар. 06.07.1910 (Кожанчиков); 1♀ (ZMM), «Маргелан 12.07.1949»; 1♂ (ZIN), Таджикистан. «Джили-куль на р. Вахш, Тадж. 12.04. 934 (Гусаковский)». 1♀, (ZIN), Каракалпакстан: «Кара-Узьяк, перовоп. ?у. или ?д, 20.06.1916 (Н. Куликовская)».

Гениталии самца. Эндофаллус изогнут почти под прямым углом, разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный несет базовентральный титиллятор формы «типичный», дистальный – монотитиллятор.

Гениталии самки «типичного» строения.

Platydracus sp.1

(Рис. 27, 28)

Материал. 1♂ (Kh), Tanzania, 7°47'52.93" 35°47'50.03", 12 km E Iringa, 10.12.2019 (Д. Касаткин).

Гениталии самца. Эндофаллус удлинённый, слегка изогнутый в вентральном направлении и разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет парные базовентральные титилляторы, дистально сближенные с друг другом, от основания каждого из них почти под прямым углом в базальном направлении отходят тонкие, заостренные отростки, которые апикально плавно изогнуты. Медиальный фалломер с дорсальной и вентральной сторон обладает титилляторами-щетками. Дистальный фалломер очень короткий, несет агонопориальную триаду. Монотитиллятор изогнут в вентральном направлении, слабосклеротизирован. Бититиллятор состоит из двух удлинённых склеритов, апикально соединенных вместе.

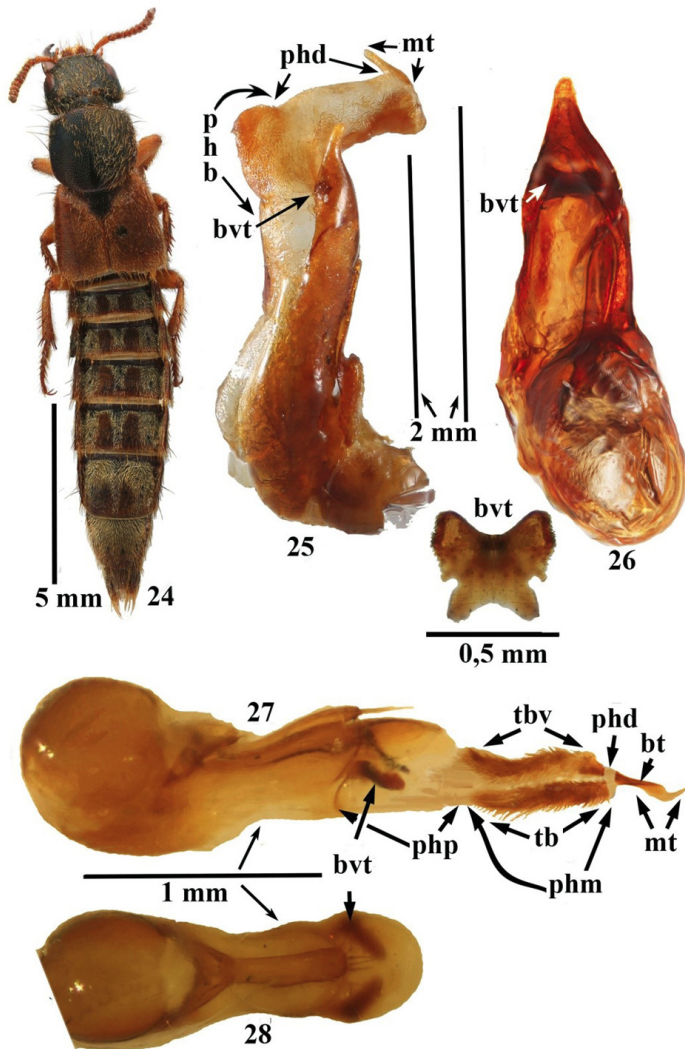


Рис. 24–28. *Platydacus* spp. 24–26 – *Platydacus sumakowi*: 24 – габитус; 25, 26 – эндофаллус: 25 – латерально, 26 – вентрально; 27–28 – *Platydacus* sp.1: 27 – эндофаллус, латерально; 28 – эдеагус, вентрально

2.1.2. Род *Naddia* Fauvel, 1867

Типовой вид *Caranistes westermanni* Erichson, 1840.

Naddia borneensis Cameron, 1930
(Рис. 29–32, 59)

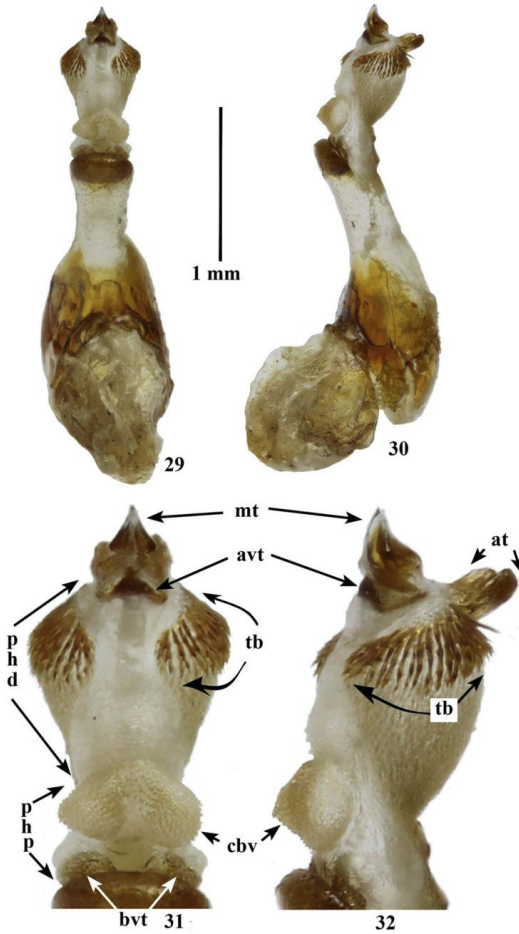


Рис. 29–32. *Naddia borneensis*: 29, 30 – эдеагус: 29 – вентрально, 30 – латерально; 31, 32 – эндофаллус: 31 – вентрально, 32 – латерально

Материал. 1♂ (Ko), Borneo, Tambunan distr., Trus Madi mt., 1150 m, 1–12.04.2011 (P. Udovichenko), (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Парамера сильно укорочена, почти редуцирована. Эндофаллус короткий, расширенный к вершине. Разделен на два фалломера – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет овальные, слабосклеротизированные базовентральные титиллаторы и несколько дистальней их – две базовентральные камеры. Дистальный фалломер дорсально имеет титиллатор-щетку, состоящий из двух симметричных дуг, латерально обрамляющих его вершину. Между этими дугами имеется раздвоенный по своему вершинному краю, поперечный апикальный титиллатор. Агонопориальный комплекс состоит из трехугольного заостренного монотитиллатора и треугольного апикально-вентрального титиллатора. Последний, несмотря на то что топологически занимает расположение бититиллатора и, скорее всего, его гомолог, представляет собой цельный склерит. Поэтому термин «бититиллатор» для его обозначения не подходит, поскольку он подразумевает, прежде всего, раздвоенную структуру.

2.1.3. Род *Emus* Leach, 1819

Типовой вид *Staphylinus hirtus* Linnaeus, 1758.

Emus hirtus (Linnaeus, 1758)

(Рис. 33–35)

Материал. Россия. 1♂ (Kh), Воронежская обл., Воронежский гос. заповедник, в навозе, 21.06.1980 (Э. Хачиков). Ростовская обл.: 1♂ (Kh), Ростов-на-Дону, пос. Чкалова, 02.05.1987 (Ю. Г. Арзанов); 1♂ (Kh), окр. г. Сальск, ур. «Хлебная балка», июнь – июль 2000 (С. Королевский). 2♂ (Kh), Краснодарский край: 1♂ (Kh), п. Мезмай, 10.06.1987 (Агеев); п. Мезмай, 19.06.1992 (Э. Хачиков). Карачаево-Черкесия: 1♂ (Kh), ущ. Даут, 08.1974 (Г. Бахтадзе); 1♂ (Kh), пос. Архыз, h-2000 m, 21.07.1991 (В. Гребенников); 2♂ (Kh), ущ. Даут, 20.07.1992 (Ю. Арзанов); 1♂ (Kh), ущ. Даут, 6.07.1994 (Ю. Арзанов); 2♂ (Kh), Теберда, 10–20.07.2011 (Э. Хачиков). 1♂ (Kh), Северная Осетия, п. Алагир, 13.07.1975 (П. Ивлиев).

Гениталии самца. Описание эндофаллуса приведено в работе Э. Хачикова [14], поэтому здесь представлены только дополнительные сведения по строению отдельных структур эндофаллуса: титиллатора-щетку и редкой формы базовентральных титиллаторов, ранее не обнаруженных в предыдущих исследованиях.

Титиллатор-щетка разделен латерально на две части – вентральный титиллатор-щетку и дорсальный титиллатор-щетку. Форма базовентральных титиллаторов – цельная. Эта форма представляет собой единый склерит, состоящий из латеральных выпуклых частей, соединенных поперечной ламиной.

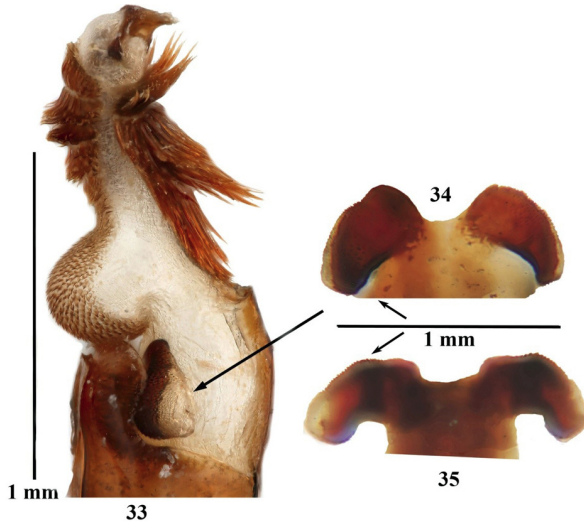


Рис. 33–35. *Emus hirtus*: 33 – эндофаллус, вентрально; 34, 35 – базовентральный титиллатор: 34 – форма «раздельная», 35 – форма (аберрация) «цельная»

2.1.4. Род *Abemus* Mulsant and Rey, 1876

Типовой вид *Staphylinus chloropterus* Panzer, 1796.

Abemus chalcopygus (Hochhuth, 1849) – **comb. nova**
(Рис. 36–41)

Материал. 1♂, 2♀ (Kh), Iran, Golestari prov., Golestari National park, 37°22'46,33"N 55°51'54,56"E, 24–25.06.2016 (D. Kasatkin). 1♂ (Ka), Армения, «г. Горис, с. Шурнухи, 10.06.1950». Определительная этикетка: «*Ontholestes chalcopygus* Hochh.» N. Coiffait det. 1965. 1♂ (ZIN), Азербайджан, «Лирик, Талыш, 3.VIII.932, Знойко. В навозе рогат. скота».

Гениталии самца. Эндофаллус слегка изогнутый в вентральном направлении и разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет парные базовентральные титиллаторы, изогнутые почти под прямым углом, с бугорчатой поверхностью. Медиальный фалломер включает в себя дорсальный титиллатор-щетку, состоящий из микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками. Дистальный фалломер оканчивается агонопориальной триадой. Она состоит из треугольного, клювообразного, заостренного на вершине монотитиллатора и бититиллатора, состоящего из двух удлиненных параллельных склеритов.

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека удлиненная, дистально слегка расширенная. Половая железа сперматеки удлиненная, присоединена к сперматеке ближе к ее основанию. Проктовагинус слабо развит, без четких границ. Вагиноламина полупрозрачная, слабо выражена.

Пояснение. Вид *Ontholestes chalcopygus* Hochhuth, 1849 имеет следующие признаки, характерные для рода *Abemus*: передние углы переднеспинки не вытянуты; базовентральные титиллаторы изогнутые почти под прямым углом, с бугорчатой поверхностью; половая железа несколько расширенная, вытянутая; сперматека удлиненная. У видов рода *Ontholestes* базовентральные титиллаторы овальной формы; половая железа сферическая; сперматека короткая [14]. Морфологические отличия вышеперечисленных структур гениталий обусловили перевод данного вида из рода *Ontholestes* в род *Abemus*. Несмотря на то, что у *Abemus chalcopygus* имеется характерный для рода *Ontholestes* признак «киль на мезостернуме». Но при этом сам киль у этого вида укорочен и слабо развит, т. е. данный признак недостаточно выражен.

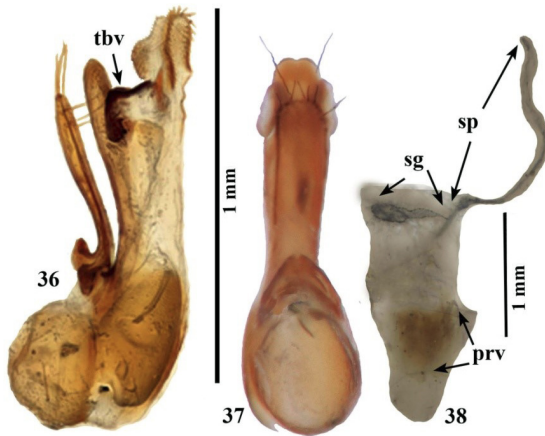


Рис. 36–38. *Abetus chalcorygus*. 36, 37 – гениталии самца: 36 – латерально, 37 – вентрально; 38 – гениталии самки

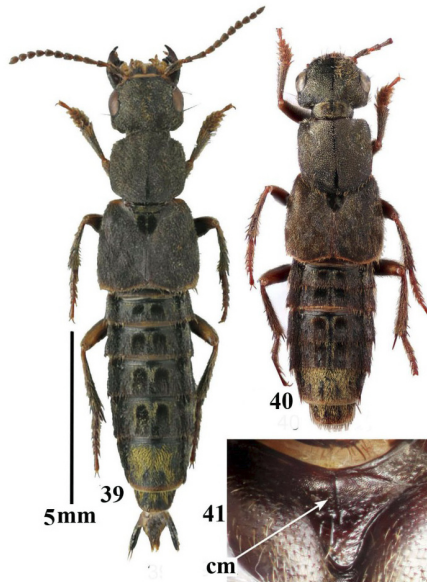


Рис. 39–41. *Abetus chalcorygus*. 39–40 – габитусы: 39 (Иран), 40 (Армения); 41 – киль на мезостернуме

2.1.5. Под *Ontholestes* Ganglbauer, 1895

Типовой вид: *Staphylinus murinus* Linnaeus, 1758.

Ontholestes aurosparsus (Fauvel, 1895)

(Рис. 42, 60)

Материал. 1♂ (Kh), Thailand. Mae Hong, Son, Prov., Pai vill. env., 560 m asl. vorest river. 9.3633°N 98.4659°E, 15–24.12.2010 (K. Tomkovich), (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Эндофаллус удлинённый, утончённый, разделённый на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер в основании образует базовентральный титиллатор, в форме поперечной, узкой ламины, расширенной с каждой стороны в виде неправильных овалов с неровной поверхностью. Медиальный фалломер включает в себя: дорсально – титиллатор-щётку, состоящий из длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками. Дистальный фалломер несёт агонопориальную триаду, состоящую из удлинённого, заострённого на вершине монотитиллатора и бититиллатора, представленного двумя удлинёнными склеритами, апикально соединённых между собой под острым углом.

Ontholestes variegatus Cameron, 1932

(Рис. 43)

Материал. 1♂ (Ko), Thailand. Mae Hong, Son, Prov., Pai env., 22.02–07.03.2010 (O. Mosolov), (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Эндофаллус слегка изогнутый в вентральном направлении и разделённый на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несёт два симметричных, мембранозных базовентральных выроста, слитых в своём основании в дистальном направлении с медиовентральной камерой. Медиальный фалломер включает в себя дорсальный титиллатор-щётку, который состоит из длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками. Дистальный фалломер оканчивается агонопориальной триадой, включающей в себя удлинённый, несколько дорсально выгнутый, заострённый на вершине монотитиллатор и бититиллатор.

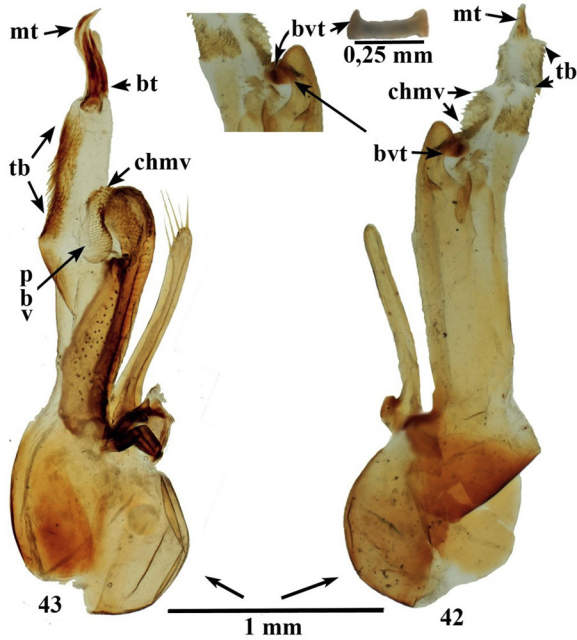


Рис. 42, 43. *Ontholestes* spp. – эндофаллусы, латерально; 42 – *Ontholestes aurosparsus*; 43 – *Ontholestes variegates*

Ontholestes brasilianus (Bernhauer, 1906)

(Рис. 44, 45)

Материал. 1♂, 1♀ (IKR), Brazil: Bahia 18 km E of Ilheus Cepias 0–100 m, 21.11.2012 (S. Kurbatov).

Гениталии самца. Эндофаллус изогнут в вентральном направлении, по его дорсальной стороне медиально проходит дорсальная, продольная ламина в виде склеротизированного тяжа, титиллатор-щетка отсутствует. Эндофаллус разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Они включают в себя: проксимальный – склеротизированные базовентральные выросты; медиальный – склеротизированный вентральный выступ; дистальный – агонопориальную триаду, состоящую из монотитиллатора и бититиллатора. Монотитиллатор крючкооб-

разный, апикально разделен на две части, закругленные по апикальному краю, бититиллатор состоит из двух склеритов, слитых в основании вместе с собой.

Гениталии самки. Вагина мембранозная. Проктовагинус овальный, вагиноламина отсутствует. Сперматека дистально слегка расширена. Половая железа овальная.

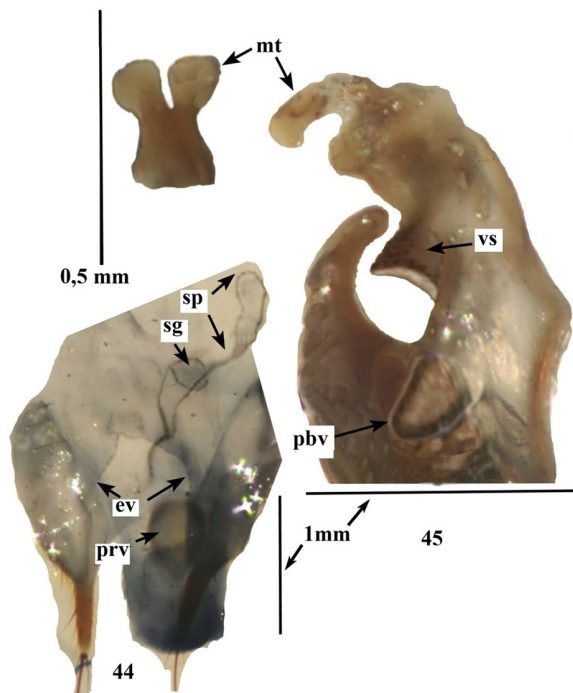


Рис. 44, 45. *Ontholestes brasilianus*, гениталии: 44 – самки, 45 – самца (латерально)

Ontholestes marginalis (Gene, 1836)

(Рис. 46)

Материал. 1♂, 1♀ (ZIN), «Sardinia» (det. A. Kovalev).

Гениталии самца. Эндофаллус удлинённый, разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет базовентральный титиллатор, в виде

двух симметричных склеритов, расположенных поперек основания эндофаллуса. Форма их близка к овально-каплевидной. Они заузжены в направлении латерального края эндофаллуса и плавно закруглены в сторону срединной линии эндофаллуса. Медиальный фалломер включает в себя: дорсально – титиллатор-щетку, в виде длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками, которые в базальной части камеры более затемненные. Дистальный фалломер апикально образует агонопориальную триаду, которая состоит из удлинённого, несколько заостренного вентрально на вершине монотитиллятора и бититиллятора, представляющего собой два удлинённых склерита, апикально соединённых между собой под острым углом.

Гениталии самки. Вагина мембранозная. Сперматека короткая. Проктовагинус овальный, с срединной линией, по апикальному краю – с медиальной выемкой. Вагиноламина очень маленькая.

Ontholestes gracilis (Sharp, 1874)

(Рис. 47, 48)

Материал. Россия. Приморский край: 1♂ (Kh), п. Барабаш, 13.07.1989 (Н. Наполов); 1♂ (Kh), Лазовский природный заповедник, р. Прямушка, 11.07.2007 (Ю. Сундуков); 1♂, 1♀ (Kh), Лазовский р-н, р. Прямушка, 4 корд., 26.08.2011 (А. Просвилов).

Гениталии самца. Эндофаллус слегка изогнут в вентральном направлении и разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет две симметричные, мембранозные базовентральные камеры. Медиальный фалломер включает в себя дорсальный титиллатор-щетку, состоящий из длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, соединённую с основаниями базовентральных камер. Дистальный фалломер увенчан агонопориальной триадой, состоящей из треугольного, клювообразного, заостренного на вершине монотитиллятора и бититиллятора, представленного двумя удлинёнными параллельными склеритами.

Гениталии самки. Вагина мембранозная, вагиноламина почти не развита. Сперматека короткая, утолщённая. Железа сперматеки сферическая, присоединена к сперматеке ближе к ее основанию. Проктовагинус хорошо выражен, с четкими границами.

Ontholestes orientalis Bernhauer, 1906

(Рис. 49, 50)

Материал. Россия. Приморский край: 3♀ (Khh), Спасский р-н, 19 км вост. дер. Васильковка, 15.07.1989 (Н. Наполов); 1♂, 1♀ (Khh), Лазовский природный заповедник, р. Сухой, 17–19.05.2002 (Ю. Сундуков). 1♂ (Khh), Хабаровский кр., Комсомольск-на-Амуре, окр. с/о «Пивань», почв. лов., h-60 м, 50°31'N 137°04'E, 28.07.2014 (В. Зинченко).

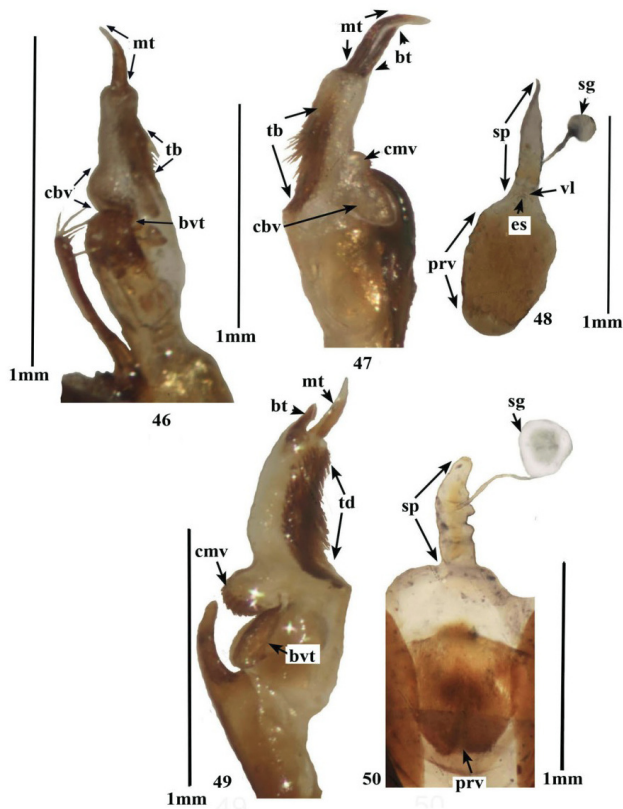


Рис. 46–50. *Ontholestes* spp. 46 – *Ontholestes marginalis*. 47, 48 – *Ontholestes gracilis*: 47 – эндофаллус, латерально; 48 – гениталии самки. 49, 50 – *Ontholestes orientalis*: 49 – эндофаллус, латерально; 50 – гениталии самки

Гениталии самца. Эндофаллус слегка изогнутый в вентральном направлении, делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет парные овальные базовентральные титиллаторы с гладкой поверхностью. Медиальный фалломер включает в себя дорсальный титиллатор-щетку, состоящий из длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками. Дистальный фалломер на апикальной части имеет агонопориальную триаду, состоящую из треугольного, клювообразного, заостренного на вершине монотитиллатора и бититиллатора, представленного двумя удлинёнными, параллельными склеритами.

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека короткая, утолщенная. Железа сперматеки сферическая, присоединена к сперматеке ближе к ее основанию. Проктовагинус хорошо выражен, с четкими границами, покрыт пильчатыми микротрихиями, апикально с глубокой медиальной выемкой.

Ontholestes sp.1

(Рис. 51–53)

Материал. 1♂, 1♀ (Kh), Thailand. Mae Hong, Son, Prov., Pai env., 22.02–7.03.2010 (O. Mosolov).

Гениталии самца. Эндофаллус короткий, утолщенный, делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет два симметричных, слегка выпуклых, удлинённых, несколько изогнутых и дистально утонченных базовентральных титиллатора. Медиальный на вентральной стороне образует слегка приподнятую площадку с неровной поверхностью, у которой по краям, с каждой стороны имеются симметричные, удлинённые медиовентральные ламины. Дорсально имеется, ближе к вершине, титиллатор-щетка, состоящий из вертикальных, длинных спикул, выстроенных по апикально-латеральному краю. Дистальный несет удлинённую и очень утончённую агонопориальную триаду.

Гениталии самки. Вагина овальная, уплотнённая. Дорсально у нее имеется короткая сперматека и железа. Проктовагинус овальный, хорошо выражен.

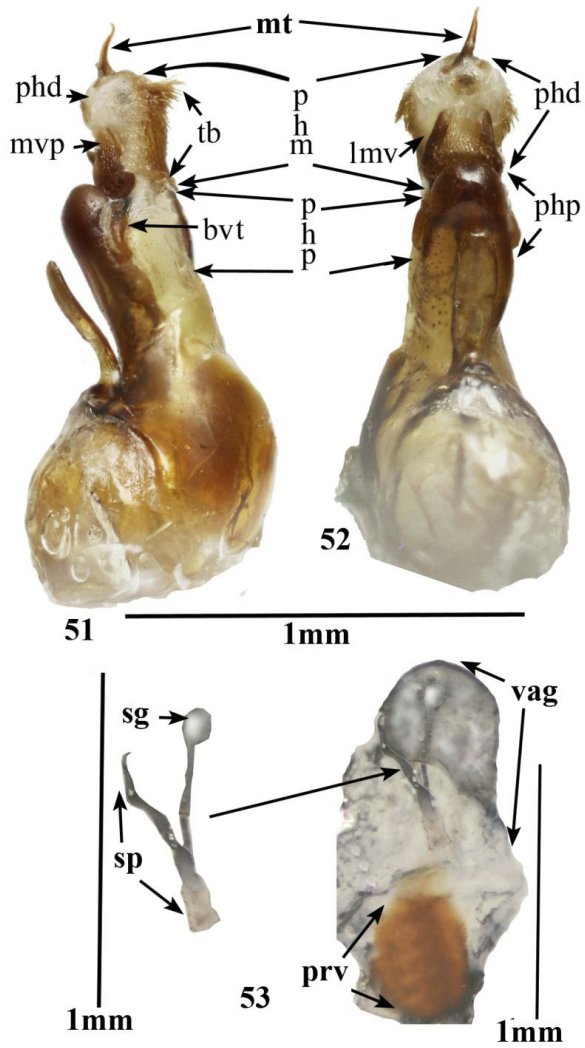


Рис. 51–53. *Ontholestes* sp.1. 51, 52 – эндофаллус: 51 – латерально, 52 – вентрально; 53 – гениталии самки

2.1.6. Род *Leistotrophus* Perty, 1830

Типовой вид *Leistotrophus gravenhorsti* Perty, 1830.

Leistotrophus versicolor (Gravenhorst, 1806)

(Рис. 54, 55)

Материал. 1♂ (ZIN), Peru, Tingo Maria, 14.02.1997 (A. Petrov), (det. H. Schillhamer).

Гениталии самца. Эндофаллус удлинненный, утонченный, разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет две симметричные, полумембранозные базовентральные камеры. Они достаточно эластичны, но их стенки имеют крайне слабую склеротизацию, пигментированы. Медиальный фалломер включает в себя дорсальный титиллатор-щетку, состоящий из длинных микротрихий, и медиовентральную камеру, покрытую шипиками. К ее основанию примыкает слабосклеротизированное поле, с шероховатой поверхностью. Дистальный фалломер несет агонопоральную триаду, состоящую из удлиненного, несколько дорсально выгнутого, заостренного на вершине монотитиллатора и бититиллатора.

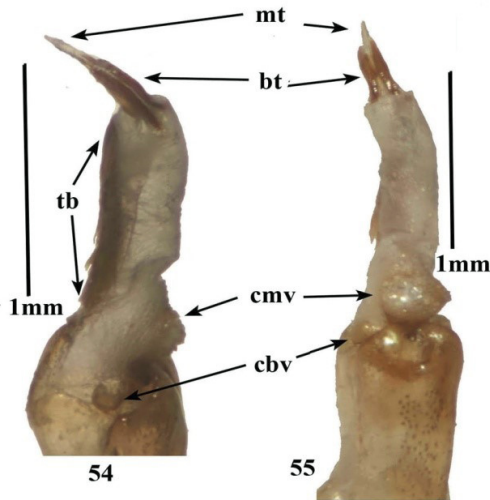


Рис. 54, 55. *Leistotrophus versicolor*, эндофаллус: 54 – латерально, 55 – вентрально

2.1.7. Род *Thoracostrongylus* Bernhauer, 1915

Типовой вид *Ontholestes javanus* Bernhauer, 1915.

Thoracostrongylus birmanus Fauvel, 1895

(Рис. 56, 57)

Материал. Синтипы: 1♂, 2♀ (ZIN), «Birmanie, Carin Ascini, 1400–1500 m». (det. К. Гребенников).

Гениталии самца. Пенисная трубка укороченная, утолщенная. По всей длине эндофаллуса расположена узкая, дорсальная, продольная ламина, титиллатор-щетка отсутствует. Сам же он разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Агонопориальная триада хорошо развита, монотитиллатор удлинненный. Базовентральный титиллатор отсутствует.

Гениталии самки. Вагина мембранозная. Сперматека короткая, вагиноламина хорошо развита, удлиненная, базально вогнута. Половая железа овальная, крупная, проктовагинус неотчетливый.

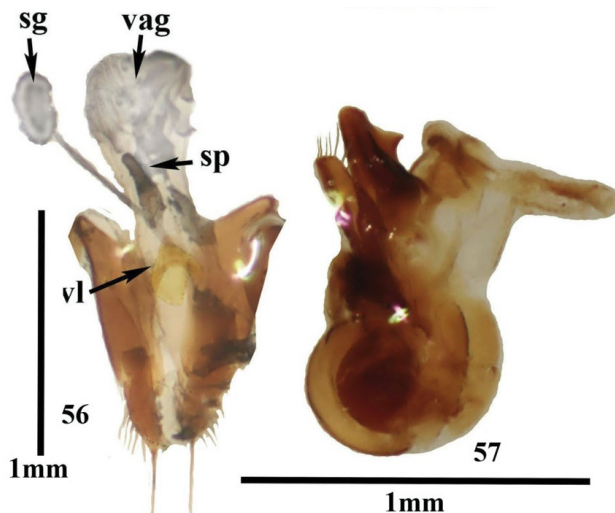


Рис. 56, 57. *Thoracostrongylus birmanus*: 56 – гениталии самки; 57 – эндофаллус, латерально

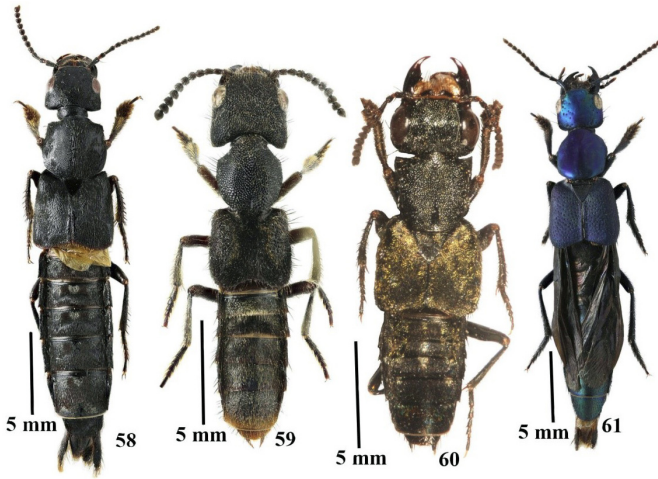


Рис. 58–61. Габитусы: 58 – *Platydacus* aff. *amazonicus*; 59 – *Naddia borneensis*; 60 – *Ontholestes aurosarsus*; 61 – *Elecatopselaphus* aff. *peruvianus*

2.2. Подтриба Xanthopygina Sharp, 1884

2.2.1. Род *Elecatopselaphus* Scheerpeltz, 1972

Elecatopselaphus aff. *peruvianus* Scheerpeltz, 1972
(Рис. 61–63)

Материал. 1♂, 1♀ (Kh), Peru, Junin dep., 15 km NW from Satipo, near Rio Venado, h-1300 m, 11°11,352'S 074°46,070'W, 1–15.10.2015, window traps (A. Petrov), (det. S. Chatzimanolis).

Гениталии самца. Эндофаллус удлиненный, разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет две симметричные, мембранозные, базовентральные камеры. Дистальный – крупную агопориальную триаду. Ее монотиллатор дистально плавно расширен, апикально резко суживается, склериты бититиллатора сильнозауженные, заостренные.

Гениталии самки. Вагина уплотненная, к вершине заужена, к ней примыкает поперечный проктовагинус, половая железа неправильной формы.

2.2.2. Род *Paraxenopygus* Bernhauer, 1911

Paraxenopygus ?peruvianus Bernhauer, 1915

(Рис. 64)

Материал. 1♂ (Kh), Peru, Junin dep., 15 km NW from Satipo, near Rio Venado, h-1300 m, 11°11,352'S 074°46,070'W, 1–15.10.2015, window traps (A. Petrov), (det. S. Chatzimanolis).

Гениталии самца. Эндофаллус короткий, утолщенный, делится на два фалломера: проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет базовентральный титиллатор в виде широкой, цельной, дистально плавно зауженной ламины. Дистальный фалломер образует поперечную вентральную камеру, дорсально покрыт спикулами. Бититиллаторы слабо развитые.

2.2.3. Род *Styngetus* Sharp, 1884

Styngetus sp.

(Рис. 65)

Материал. 1♀ (Kh), Peru, Junin region, 36 km SW from Satipo, Calabaza, vill., 2200 m, 11°30'S 074°49'W, 05.04.2009 (A. Petrov), (det. S. Chatzimanolis).

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека удлиненная, половая железа сферическая, вагиноламина по форме в виде полумесяца, проктовагинус овальный, в дистальной части более уплотненный.

2.3. Подтриба *Philonthina* Kirby, 1837

2.3.1. Род *Philonthus* Stephens, 1829

Philonthus splendens sideropterus Kolenati, 1846

(Рис. 66)

Материал. 2♀ (Kh), Россия. Карачаево-Черкесия, г. Теберда, 07.2010 (Э. Хачиков).

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека короткая. Половая железа средних размеров, неправильно овальной формы. Вагиноламина хорошо развита, дистально рассечена посередине на две лопасти.

Philonthus tenuicornis Mulsant et Rey, 1853

(Рис. 67)

Материал. 7♀ (Kh), Ростовская обл., Ростов-на-Дону, 10–20.06.2020 (Э. Хачиков).

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека короткая, уточненная. Половая железа крупная, удлинненно-овальная. Вагиноламина хорошо развита, овальная, с глубокой медиальной выемкой.

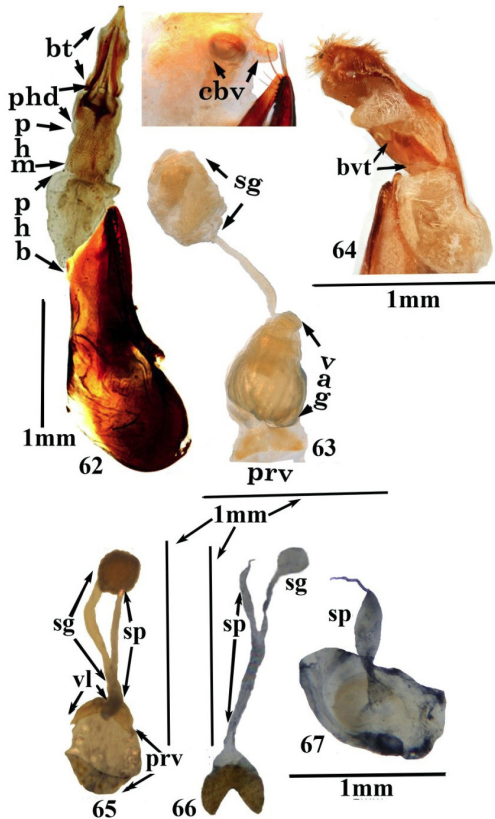


Рис. 62–67. Гениталии. 62, 64 – гениталии самца. 62, 63 – *Elecatopselaphus* aff. *peruvianus*; 63 – гениталии самки. 64 – *Paraxenopygus* ?*peruvianus*, эндофаллус. 65–67 – гениталии самок: 65 – *Styngetus* sp., 66 – *Philonthus splendens*, 67 – *Philonthus tenuicornis*

Philonthus spinipes Sharp, 1874

(Рис. 69, 70)

Материал. Россия: 1♀ (Kh), Ростовская обл., ст. Раздорская, 26.04.2009 (Э. Хачиков). 3♀ (Kh), Карачаево-Черкесия, г. Теберда, 07.2010 (Э. Хачиков).

Гениталии самки. Вагина морфологически близка к «типичной», но ее стенки более утонченные и вершинная часть разделена в поперечном направлении на две асимметричные доли – дорсальную и вентральную. Дорсальная доля несколько короче вентральной. На вентральной стороне вагины имеется склерит, удлинённой формы, с базальной выемкой и сужающийся к своей вершине, гомология которого не определена. Возможно, он редуцент медиальной части IX стернита, понимаемый как вентральная спикула, или же этот склерит производное непосредственно самой вагины. Здесь он назван «вагинальный склерит». Половая железа неправильной формы, прикреплена к вагине дорсально, ближе к ее центру.

Philonthus quisquiliarius (Gyllenhal, 1810)

(Рис. 71)

Материал. Россия. Ростовская обл.: 3♀ (Kh), ст. Багаевская, 27.06.2013 (Э. Хачиков); 2♀ (Kh), Миллеровский р-н, п. Терновой, 18.07.2013 (Э. Хачиков); 3♀ (Kh), Цимлянский р-н, 5-й участок Цимлянского заказника, 19.05.2018 (Э. Хачиков).

Гениталии самки. С вентральной стороны генитального сегмента, медиально находится склерит – вентральная спикула, предположительно, гомолог IX стернита. Вагина морфологически близка к форме «типичная», но ее стенки более утонченные. Половая железа неправильной формы, соединяется латерально с основанием вагины.

Philonthus politus (Linnaeus, 1758)

Материал. 10♂, 10♀ (Kh), Россия. Ростовская обл., Ростов-на-Дону, 10–20.06.2020 (Э. Хачиков).

Гениталии самца. Эндофаллус удлинённый, разделен на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер несет две симметричные, мембранозные, базолатеральные камеры, медиальный – вентральную камеру.

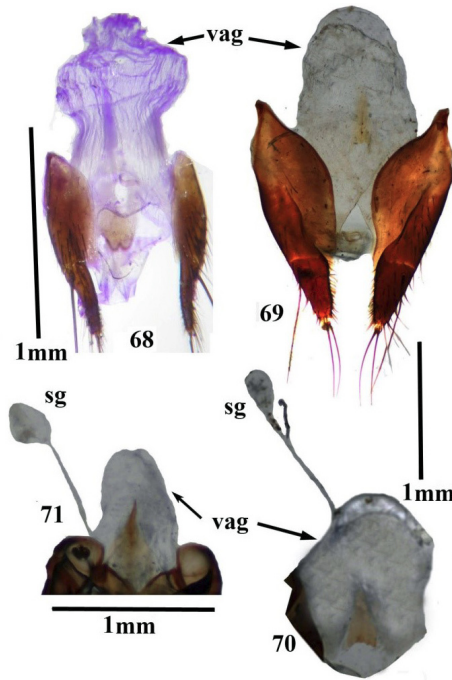


Рис. 68–71. Структуры гениталий самок. 68 – *Ontholestes murinus* (по [14], с изменениями); 69–70 – *Philonthus spinipes*: 69 (Ростовская область), 70 (Кабардино-Балкария); 71 – *Philonthus quisquiliarius*

Дистальный – агопориальную биладу, состоящую из двух удлиненных склеритов. Образует две формы: у одной из них эндофаллус дугообразно загнут в дорсальном направлении, у другой – почти прямой.

Гениталии самки. Вагина мембранозная, сперматека короткая, в основании утолщенная, резко сужена в дистальной части. Половая железа крупная, по своей форме ближе к овальной. Вагиноламина хорошо развита, медиально рассечена на две лопасти.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ КЛАССИФИЦИРОВАНИЕ СТРУКТУР ГЕНИТАЛИЙ

В этой главе на основе вышеприведенных и более ранних данных [13; 14; 27] выделены и представлены наиболее значимые для наших исследований структуры гениталий, с их дифференциацией на морфологические формы.

3.1. Пенисная трубка

Сообразно степени собственной вытянутости она разделяется на две формы: «укороченно-утолщенная» – длина превосходит ширину примерно в полтора раза и «удлинненно-зауженная» – длина значительно превосходит ширину.

3.2. Эндофаллусы

Образуют два основных морфотипа – «эндофаллус двуфалломерный» и «эндофаллус трехфалломерный».

«Эндофаллус двуфалломерный» разделен только на два фалломера, в большинстве своем характеризуется укороченным и мешкообразным телом. Камеры и агонопоральные склериты у него чаще слаборазвиты или же отсутствуют, хотя в отдельных случаях они вполне сформированы. Этот морфотип характерен изученным нами видам рода *Platydracus* [13; 27] и *Naddia borneensis*. У него выделяются три формы: «прямая», «изогнутая» и «многокамерная».

Первые две формы отличаются друг от друга степенью выраженности кривизны тела эндофаллуса и топологией своего апекса. Вершиной эндофаллуса мы считаем местонахождение вторичного агонопория. У формы «прямая» вторичный агонопорий близок по своему расположению к самой высокой точке эндофаллуса. При этом дистальная и проксимальная части эндофаллуса совместно только слегка изогнуты в дорсовентральном направлении и расположены почти на одной прямой с его центральной осью. Поэтому эта вариация, названная здесь «прямая», обнаруживается у большинства изученных нами видов комплекса «*Platydracus*».

У формы «изогнутая» дистальная часть эндофаллуса в разной степени изогнута относительно проксимальной части. Вследствие этого вершина, несущая агонипорий, находится почти под прямым углом по отношению к проксимальной части. В силу этих особенностей форма названа – «изогнутая». Также, в месте перехода проксимальной и дистальной частей друг в друга, образующего изгиб эндофаллуса, в ряде случаев имеется выпуклость, которая и является наиболее высокой частью эндофаллуса. При этом она, в отличие от предыдущей формы, топологически не совмещена с его же вершиной, поскольку, как было указано выше, вершиной эндофаллуса считается его часть, несущая вторичный агонипор. Эта форма имеется у видов – *Platydracus stercorarius* (рис. 74); *P. chalcocephalus* (рис. 72); *P. dauricus* (Mannerheim, 1830); *P. flavopunctatus* Latreille, 1804; *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806) (рис. 73); *P. fulvipes*; *P. aureofasciatus*; *P. maculosus* (Erichson, 1839); *P. allardi* Levasseur, 1967; *Platydracus* aff. *amazonicus*; *Platydracus* sp. aff. *maculipennis*; *P. maculosus* (Erichson, 1839); *P. sumakowi*. Вместе с тем внутри этой формы различаются две вариации, одна из них с более узкой и удлинненной дистальной частью (*P. stercorarius*; *P. sumakowi*), другая же (у остальных видов) дистально в целом укороченная и утолщенная.

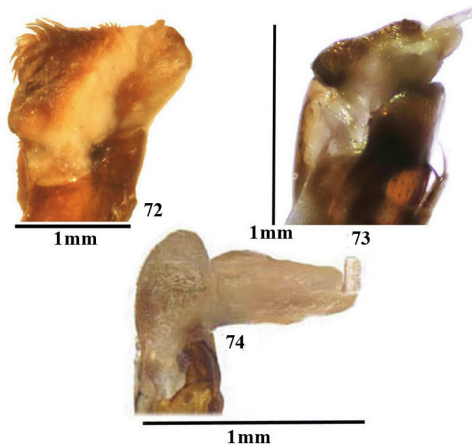


Рис. 72–74. *Platydracus* spp. 72–74 – эндофаллусы, латерально: 72 – *P. chalcocephalus*; *P. latebricola*; 74 – *P. stercorarius*

Третья форма очень своеобразна, обнаружена в пределах подтрибы только у двух видов рода *Platydracus*, близких к *P. basicornis*. Она достаточно удлинена и фактически состоит из множества камер, поэтому названа «многокамерная».

«Эндофаллус трехфалломерный» – с тремя фалломерами, достаточно удлиненной формы, в большинстве своем несет четкие камеры и хорошо развитые агонопориальные склериты. Характерен для многих родов подтрибы *Staphylinina* [13; 14; 27].

3.3. Базовентральный титиллатор и его гомологи

Данная структура весьма разнообразна в своем строении, образует множество морфологических форм и их вариаций [13; 14]. В самом общем виде она понимается как специфические латеро-вентральные склериты, находящиеся в основании эндофаллуса. Здесь они объединены по своему сходству строения в отдельные морфотипы, которые приведены ниже.

– Морфотип «цельный». Представляет собою единый, цельный, поперечный склерит. Различаются две его основные формы. Первая форма представляет прямую, поперечную, узкую пластину с перпендикулярно загнутыми латеральными сторонами, и названа «прямая-поперечная» (*Platydracus* aff. *femoratus*; *Platydracus* sp.2). Она у *Platydracus* aff. *femoratus* представлена видоспецифичной вариацией и обозначена как «поперечная ламина с латеральными, продольными отростками» или более коротко – «ламина с латеральными отростками». Следующая форма также имеет вид поперечной ламины, но отличается наличием овально расширенных латеральных частей (называемая «овалами»). Она характерна для ряда видов рода *Platydracus* – *P. stercorarius* (Olivier, 1795) (рис. 77), *P. sumakowi*, *Platydracus* sp. aff. *maculipennis*, *P. flavopunctatus* Latreille, 1804, *P. chalcoccephalus* (Fabricius, 1801), *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806) (рис. 78), *P. fossator*, *P. dauricus*, *P. allardi*, *P. ochropygus* [13; 27] и *Ontholestes aurosarsus*. Эта форма образует свои вариации. Так, у *Platydracus allardi* она отличается более узкой медиальной частью [13] и поэтому выделена здесь как вариация «медиально-зауженная». У видов *P. stercorarius* (Olivier, 1795),

P. sumakowi, *P. flavopunctatus* Latreille, 1804, *P. chalcocephalus* (рис. 75), *P. fossator* (рис. 76) эта форма образует свою вариацию. Ее часть, расположенная между овалами, укорочена и одновременно расширена в проксимальном направлении, в виде площадки, называемой здесь «базомедиальной долей». Именно эта вариация была описана в работе автора [13] под названием «bvt типичной формы». Поэтому при обозначении именно вышеозначенной вариации введено название «типичная, с базомедиальной долей» или более коротко – «типичная, с базальной долей». Здесь, для удобства, это название используется в сокращенном виде: «bvt – типичный». Антиподом этой вариации является вариация этой же формы базовентральных титиллаторов, которая имеется у вида *Platydracus brevicornis*. У нее тоже имеется медиальная ламина, но расположенная в дистальном направлении, и поэтому она названа базовентральный титиллатор «типичный с медиодистальной ламиной» или более коротко – «типичный с дистальной ламиной». По своей середине этот базовентральный титиллатор продольно десклеротизирован, но при этом он сохраняет свою целостность.

– Морфотип «парнополиморфный» или «раздельный». Это кластер крайне разнообразных по своей форме базовентральных титиллаторов, который, прежде всего, отличается от приведенной выше формы тем, что состоит из двух раздельных, симметричных, латеральных частей, имеющих у каждого вида свою форму [13; 14]. Он характерен для видов – *P. ochropygus*; *P. maculosus* (рис. 79) [13], *P. aff. amazonicus*, *P. cinnamopterus*, *P. zonatus*, *Platydracus* sp. из группы *P. femoratus* (рис. 80) и видов родов *Abemus* и *Ontholestes*. У вида *Emus hirtus* (см. рис. 34, 35) ситуация с морфотипами базовентральных титиллаторов двойственная, поскольку у него имеются два морфотипа базовентральных титиллаторов – «цельный» и «парнополиморфный». Морфотип «цельный», по всей видимости, обнаруживается очень редко, близок по своему строению к форме базовентральный титиллатор «типичный». Предположительно, у этого вида это редкая aberrация – атавизм, поскольку на данный момент она нам известна только у одного экземпляра. «Парнополиморфный» же представляет собой норму для данного вида.

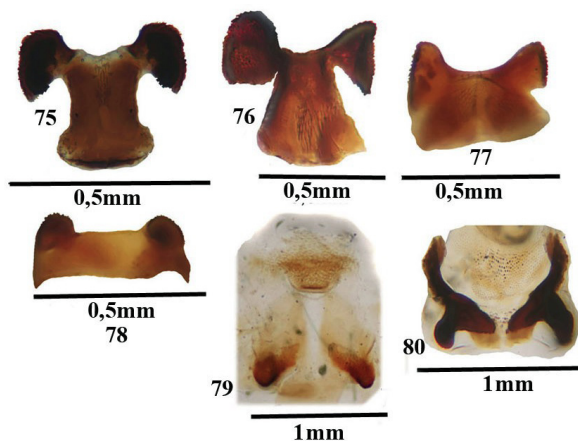


Рис. 75–80. *Platydacus* spp. 75–80 – базовентральные титилляторы: 75 – *P. chalccephalus*; 76 – *P. fossator*; 77 – *P. stercorarius*; 78 – *P. latebricola*; 79 – *P. maculosus*; 80 – *Platydacus* sp. n № «S.A.–22»

Далее, из этого кластера базовентральных титилляторов «парнополиморфный» приведены только формы этого морфотипа, в целом, характерные для отдельных родов [14].

Форма «парноовальные» базовентральные титилляторы, или более кратко «овальные». Представляет собой парные, симметричные образования, с конфигурацией, близкой к овалу, с гладкой или реже неровной, бугристой поверхностью по своему периметру. Этим структурам полностью соответствует понимание структур, обозначенных в работах Э. Хачикова [13; 14] как «овальные титилляторы» и «парные базовентральные титилляторы с гладкой поверхностью» для *Platydacus fulvipes* и видов рода *Ontholestes* соответственно [14]. Здесь эти термины понимаются как синонимы вышеприведенного названия базовентральных титилляторов «овальные». Эти структуры имеются у видов *Ontholestes orientalis*, *Naddia borneensis*, *Platydacus fulvipes*, *P. aureofasciatus* и *P. maculipennis*. У *Ontholestes* sp.1 они также присутствуют, но более вытянутой формы. У *Naddia borneensis* эти базовентральные титилляторы слабосклеротизированы.

Форма «угловидные» базовентральные титиллаторы. Данный базовентральный титиллатор углообразной формы, что и легло в основу его названия. Она имеется у вида *Abemus chloropterus* (Panzer, 1796) [14] и у *Abemus chalcopygus*, это позволяет считать данную форму характерной именно роду *Abemus*.

В ряде случаев базовентральные титиллаторы формы «парно-овальные» предположительно замещены их гомологами (на это указывает их топология), такими как: мембранозные камеры (*Leistotrophus versicolor*, *Ontholestes gracilis*); склеротизированные (*Ontholestes brasilianus*) или мембранозные (*O. variegates*) выросты. У двух видов – *Platydracus* spp. из гр. «basicornis» и *Thoracostromylus birmanus* базовентральные титиллаторы и их гомологи полностью отсутствуют.

3.4. Титиллатор-щетка

Он в основном представлен дорсальным морфотипом. У *Emus hirtus* и *Platydracus* sp.1 эта структура имеется и с вентральным расположением, поэтому и именуется как «вентральный титиллатор-щетка».

3.5. Парамеры

Выявлены три формы: «средней длины» (*Platydracus* spp.) – их длина несколько превышает половину длины пенисной трубки; «удлиненные» (*Abemus* spp., *Ontholestes* spp., *Emus hirtus*), их длина немногим уступает размерам пенисной трубки; «укороченные» – их длина меньше половины длины пенисной трубки (*Platydracus maculipennis*, *Naddia borneensis*).

3.6. Вагина

Образует два основных морфотипа:

– Вагина «уплотненная» – этот морфотип подробно представлен при описании гениталий самок и обозначен как «вагина типичная» в работе автора [13]. В общих чертах он характеризуется дистально-эллипсоидной формой, с уплотненными и утолщенными

ми стенками. Он обычен для *Platydracus* spp., также этот тип вагины выявлен у вида *Ontholestes* sp.1. У данного морфотипа, в зависимости от места прикрепления половой железы, различимы три типа присоединения половой железы к вагине. Первый тип – с «базальным» присоединением – это когда половая железа прикреплена латерально, у основания вагины. Распространено у большинства видов рода *Platydracus*. Следующий тип характеризуется «дорсоцентральным» расположением половой железы, т. е. она присоединена дорсально, ближе к центру вагины (*Platydracus brevicornis*, *Ontholestes* sp.1). И последний тип – «апикальный»: половая железа прикреплена на вершине вагины (*Platydracus* aff. *birmanus*).

– Вагина «мембранозная», ее стенки мембранозные, утонченные, она дистально расширенная, неправильной формы (виды родов *Ontholestes* (*O. murinus* – см. рис. 68), *Abemus*, *Platydracus* ?*maculicollis*, *Emus hirtus*, *Thoracostrongylus birmanus*).

3.7. Сперматеки

Классифицирование морфотипов сперматек соответствует таковому в работе Хачикова [14]: сперматека отсутствует (большинство видов рода *Platydracus*); сперматека «короткая» (*Abemus chloropterus* (Panzer, 1796), *Ontholestes* spp.); «длинная» (*Abemus chalcopygus*); «сверхдлинная» (*Emus hirtus*).

3.8. Вагиноламина

Она, в зависимости от своей выраженности, разделяется на следующие морфотипы: «хорошо развита» (*Emus hirtus*, *Thoracostrongylus birmanus*); «слабо развита», т. е. почти не выражена или же отсутствует (*Abemus* spp., *Ontholestes* spp.) [27].

ГЛАВА 4. ТИПОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Данный анализ позволил выделить отдельные группы родов и видов, которые актуальны для понимания систематических и филогенетических взаимоотношений внутри комплекса «*Platydracus*». Он осуществлен в двух научно-методических вариантах – визуальном и матричном (кластерном).

4.1. Визуальный анализ

Посредством визуального анализа признаков, прежде всего гениталий, произведена дифференциация комплекса «*Platydracus*» на следующие группы таксонов.

– Группа родов «*Platydracus*». Она выделена на основе обособляющих ее признаков: эндофаллус «двуфалломерный», сперматека отсутствует, вагина плотная, вагиноламина отсутствует. Ее состав: виды рода *Platydracus* и предположительно (нет данных по гениталиям самок) *Naddia borneensis*.

– Группа родов «*Ontholestes*». Ее обособляющие признаки: основные – «киль на мезотораксе»; эндофаллус «трехфалломерный»; вагина в большинстве случаев мембранозная. Дополнительные – сперматека чаще «короткая»; вагиноламина в большинстве своем слаборазвита или отсутствует. Состав: рода *Ontholestes*, *Abemus*, *Leistotrophus*, *Thoracostrongylus*. Но у последнего рода, у изученного его вида *Thoracostrongylus birmanus* имеются два признака, не типичные для данной группы, – «вагиноламина хорошо развита» и отсутствует «дорсальный титиллатор-щетка», что ставит этот род в отдельное положение в этой группе. Также на общность родов *Abemus*, *Ontholestes*, *Thoracostrongylus* и *Leistotrophus* указывают работы Brunke, Smetana [20; 33].

– (Группа) моноотделение «*Emus*» – данное обособление состоит из одного рода и вида – *Emus hirtus*, поэтому его некорректно считать и называть группой. Вследствие этого ему дано название «моноотделение», но понимаемое в своем статусе как отдель-

ная группа. Его характерные признаки: основные – сперматека сверхдлинная, имеется вентральный титиллатор-щетка; дополнительные – эндофаллус «трехфалломерный»; вагиноламина хорошо развита, мезококсы широко расставлены.

Между группами «*Platydracus*» и «*Ontholestes*» нет четких морфологических границ. Поскольку, по крайней мере, на данный момент нам известны несколько видов, имеющих признаки, нарушающие хиатус между этими группами. Это вид *Ontholestes* sp.1, имеющий признаки обеих групп – с одной стороны, группы «*Platydracus*» – вагина с уплотненными стенками, с другой стороны, признаки группы «*Ontholestes*» – эндофаллус трехфалломерный и наличие сперматеки. Кроме этого, у *Platydracus ?maculicollis* вагина мембранозная и присутствует сперматека, у *Platydracus* sp.1, *P. brevicornis* Motschulsky, 1862 [13], у *P. zonatus* и *P. cinamopterus* эндофаллус трехфалломерный – все эти признаки характерны для группы «*Ontholestes*», в то же время род *Platydracus* не относится к этой группе.

4.2. Кластерный анализ

На основе результатов исследований гениталий также произведен кластерный или матричный анализ. В него включены только виды, исследованные по обоим полам. Данные по *Platydracus maculosus* (Erichson, 1839) и *P. fossator* (Gravenhorst, 1802) взяты из более ранней работы автора [13].

Для этого на основе вышеизложенных исследований составлен список наиболее значимых признаков гениталий.

Список признаков:

1. Базовентральные титиллаторы и их гомологи отсутствуют.
2. Базовентральные титиллаторы «типичные».
3. Базовентральные титиллаторы «парнополиморфные».
4. Базовентральные титиллаторы «овальные».
5. Базовентральные титиллаторы «угловидные».
6. На эндофаллусе имеется медиовентральный выступ.
7. Эндофаллус с двумя фалломерами.
8. Эндофаллус с тремя фалломерами.
9. Вагина с уплотненными стенками.

10. Вагина с мембранозными стенками.
11. Сперматека отсутствует.
12. Сперматека имеется.
13. Сперматека короткая.
14. Сперматека сверхдлинная.
15. Вагиноламина хорошо развита.
16. Вагиноламина развита слабо или отсутствует.
17. Вентральный титиллатор-щетка имеется.

На основе списка проведен матричный анализ. Его результаты графически отображены в виде дендрограммы (рис. 81). Ее дифференциация на отдельные ветви отражает совокупности видов, имеющих сходное строение гениталий.

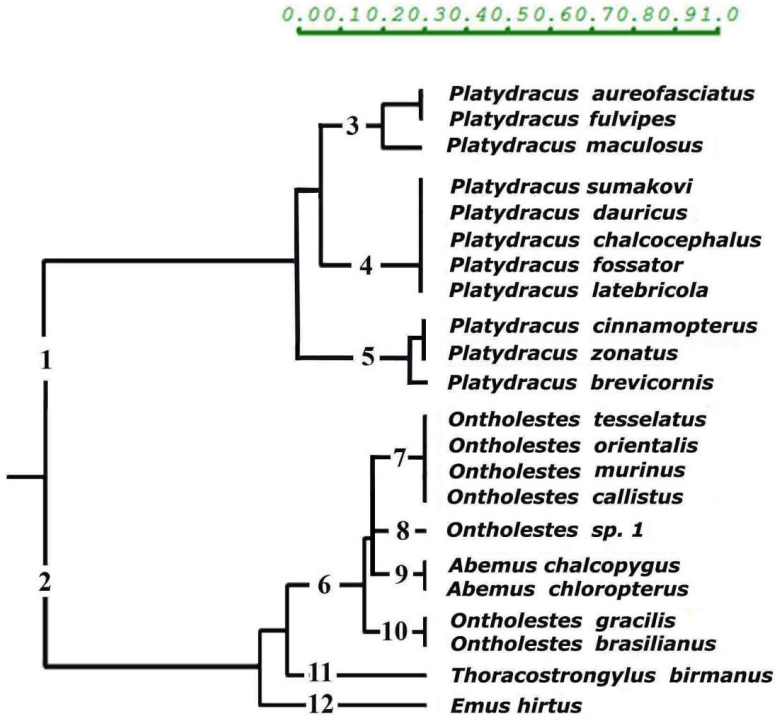


Рис. 81. Дендрограмма морфологического сходства

Дендрограмма образует две базальные ветви. Первая из них – ветвь (№ 1) включает в себя виды рода *Platydracus*. Внутри себя она разделена на три ветви, несущие каждая свою группу видов этого рода. Ветвь № 3 совмещает в себе виды *Platydracus fulvipes*, *P. aureofasciatus* и *P. maculosus*, исходя из их общего признака – «парнополиморфные» базовентральные титиллаторы. Ветвь № 4 принадлежит видам – *Platydracus stercorarius*, *P. chalconcephalus*, *P. latebricola*, *P. fossator*, *P. dauricus* и *P. sumakowi* – их объединяет такой признак, как базовентральный титиллатор «типичный». Ветвь № 5 включает виды *Platydracus brevicornis*, *P. zonatus*, *P. cinnamopterus*, имеющие совместный признак – «трехфалломерный эндофаллус». Вторая базальная ветвь (№ 2) несет виды родов *Ontholestes*, *Abemus* и виды *Thoracostrongylus birmanus* и *Emus hirtus*. Она, в свою очередь, делится на ветви младшего порядка. Ветви (№ 7, 8, 10) принадлежат видам рода *Ontholestes*. На ветви № 7 находится большинство видов этого рода, включая и его типовой вид *O. murinus*, имеющих совокупный признак – базовентральный титиллатор «овальный». Ветвь (№ 8) принадлежит виду *Ontholestes* sp.1. Нахождение этого вида на отдельной ветви обеспечивается наличием уникального признака – «вагина с уплотненными стенками». Также обособление от других видов на своей ветви (№ 10) двух видов *Ontholestes gracilis* и *Ontholestes brasilianus* обязано их признаку – отсутствием базовентральных титиллаторов. Ветвь № 9 принадлежит видам рода *Abemus*, что обусловлено спецификой строения их эндофаллусов, определяемую морфотипом базовентральный титиллатор «угловидный». Нахождение *Thoracostrongylus birmanus* на отдельной ветви № 11 обеспечено признаками – отсутствием базовентральных титиллаторов и их гомологов и «хорошо развитая вагиноламина», которые отделяют этот вид от остальных таксонов. Ветвь № 12 принадлежит роду *Emus*, который имеет ряд признаков (сперматека «сверхдлинная», вагиноламина хорошо развита, имеется вентральный «титиллатор-щетка»), определяющих отдельное, базальное положение его ветви.

Данные визуального и матричного анализов практически совпадают. Составляющие их кластеры по своему таксономическому составу достаточно сходны. Так, группа «*Platydracus*» тож-

дественна ветви (№ 1); группа «*Ontholestes*» – ветвям № 6 и 11; моноотделение «*Emus*» – ветви № 12. Это подтверждает достоверность выделенных морфологических групп таксонов.

4.3. Отдельные группы видов

На основе вышеприведенных двух типов анализов здесь обособлены две группы видов, имеющие определенное значение в понимании филогении комплекса «*Platydracus*».

Группа видов «*Stercorarius*». Выделена в роде *Platydracus*, в нее входят виды – *Platydracus stercorarius*, *P. chalcocephalus*, *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806), *P. fossator*, *P. dauricus* и *P. su-makowi*. Характеризуется признаком – базовентральный титиллатор «типичный». По своему составу она идентична ветви № 4 в матричном анализе.

Группа видов «*O. murinus*». Она выделена в роде *Ontholestes* на основе признака базовентральный титиллатор «овальный» и представлена следующими видами – *O. murinus*, *O. orientalis*, *O. tessellatus* (Geoffroy, 1785), *O. callistus* (Hochhuth, 1849). Этот же видовой состав соответствует таковому ветви № 7 в дендрограмме.

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНИТАЛИЙ

Общее понимание морфологической эволюции гениталий в комплексе «Platydracus» возможно при изначально отдельном рассмотрении морфоэволюции приведенных ниже основных структур гениталий. Теоретической предпосылкой для определения направлений путей эволюции гениталий использованы презумпции «на усложнение» и «упрощение», приведенные в главе 1 «Методы и методология исследований», в разделе 1.3. В качестве же конкретных модельных морфотипов, привлеченных в этих исследованиях, нами выбраны морфотипы гениталий видов вышеозначенного комплекса, наиболее способствующие нашему пониманию морфоэволюции половых структур.

В связи с этим необходимо внести следующее положение. Таксоны, фигурирующие в последовательном построении направлений морфоэволюции гениталий, сами не рассматриваются как реальные предки или их потомки, а их морфотипы гениталий, используемые в исследовании морфоэволюции, понимаются только как некое модельное множество, элементы которого, предположительно, могут морфологически соответствовать, быть близки к морфотипам гениталий современных или же предковых видов. Предковые формы гениталий здесь смоделированы путем экстраполяции, в соответствии с приведенными выше презумпциями и нашими оригинальными доводами.

5.1. Эндофаллусы

Понимание морфоэволюции эндофаллусов возможно только при сравнении отдельных направлений генезиса как формы тела эндофаллусов в целом, так и их отдельных структур, прежде всего базовентральных титиллаторов. Поэтому ниже отдельно приведены теоретические пути морфоэволюции тел эндофаллусов и базовентральных титиллаторов, с последующим сопоставлением их строения между собой, позволяющим представить общую морфоэволюцию внутренних мешков.

5.1.1. Морфоэволюция тела эндофаллуса

Для определения пути морфоэволюции тела эндофаллусов использована презумпция «на усложнение». В ее рамках, в самых общих чертах, усложнение организации эндофаллусов шло в направлении образования и последующего развития различных склеритов – титиллаторов (титиллаторы-щетки, агонопориальная триада) и мембранозных выпячиваний, в виде различных камер, с сопутствующим удлинением и сужением формы тела эндофаллуса.

Исходя из этой презумпции, начальному этапу морфоэволюции эндофаллусов должен соответствовать наиболее просто организованный морфотип данной структуры. Этому условию в целом отвечает морфотип «двуфалломерный», который при этом образует три формы – «прямая», «изогнутая» и «многокамерная».

Из них наиболее упрощенное строение присуще форме «прямая». Она характеризуется следующей конституцией: утолщенной, мешкообразной формой тела эндофаллуса, отсутствием на нем камер и слабо развитым агонопориальным комплексом, который в ряде случаев представлен только одним из своих структурных компонентов – монотитиллатором или бититиллатором. Именно это строение эндофаллуса можно считать морфологическим архетипом конституции эндофаллусов комплекса «*Platydracus*» в целом. Данная структура тела внутренних мешков, соответствующая этому архетипу, имеет место в роде *Platydracus*, у видов – *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus* и *Platydracus* sp.2. Это обстоятельство позволяет расположить их в начале морфоэволюционного направления тела эндофаллусов. Форма «изогнутая» во многом сходна с предыдущей, но ее дистальная часть образует резкий изгиб относительно проксимальной части и в ряде случаев более удлинена и заужена, что мы находим определенным усложнением по отношению к форме «прямая». Это позволяет считать форму «изогнутая» производной формы «прямая». Форма «многокамерная» также исходит из формы «прямая», поскольку в целом она имеет близкую к ней прямую форму, но при этом она гораздо более сложного строения, произошедшего за счет развития множества камер, а также прочих структур, рассмотренных в описании эндофаллусов (*Platydracus* spp. из гр.

«*P. basicornis*»). Таким образом, эти три формы располагаются в начале эволюционной линии тел эндофаллусов, образуя каждая свое собственное эволюционное направление. Подробнее об этом изложено ниже.

Завершающим звеном в формообразовании внутренних мешков этого же комплекса, исходя из вышеизложенной презумпции, должен быть максимально усложненный морфотип. С этим условием согласуется «трехфалломерный» морфотип эндофаллусов. Он характеризуется удлинённой формой тела эндофаллуса, наличием мембранозных выпячиваний, отчетливо развитыми агонопориальными склеритами. Эти признаки обуславливают этому морфотипу более сложную конституцию, по сравнению с той, которая, в общем, имеется у морфотипа «двуфалломерный» (за исключением двух видов рода *Platydracus* из гр. «*P. basicornis*», но поскольку последнее обстоятельство не носит общего характера, то оно рассматривается как отклонение от общего процесса морфоэволюции эндофаллусов). Морфотип «трехфалломерный» характерен для большинства родов комплекса «*Platydracus*». За исключением таковых группы «*Platydracus*», кроме видов *Platydracus brevicornis*, *Platydracus* sp.1, *P. cinnamopterus* и *P. zonatus*, тоже имеющих трехфалломерный эндофаллус.

Между начальными и конечными этапами процесса формообразования тел эндофаллусов должны иметь место промежуточные фазы, в виде последующих метаморфозов отдельных форм, морфологически направленных в сторону усложнения собственной конституции. Но их последовательное включение между морфотипами «двуфалломерный» и «трехфалломерный» возможно только с учетом данных по совместной морфоэволюции различных структур эндофаллусов.

5.1.2. Морфофункциональная коэволюция структур эндофаллусов

В конституции эндофаллусов выявлены определенные морфологические взаимозависимости в строении его некоторых отдельных структур. Так, у эндофаллусов с наиболее упрощенной организацией (в основном «двуфалломерных») базовентраль-

ные титиллаторы относятся к максимально сложному по своей структуре морфотипу «цельный». И в противоположность этому – морфологически усложненным трехфалломерным телам эндофаллусов соответствуют базовентральные титиллаторы более упрощенного строения. Расширяя и обобщая вышесказанное, можно конкретизировать следующие наблюдения: по мере усложнения строения тел эндофаллусов, которое выражается в появлении различных структурных образований в виде камер и титиллаторов, и дифференциации на три фалломера, им сопутствуют в различной степени все более упрощенные в своем строении, в большинстве случаев «парнополиморфные» базовентральные титиллаторы. Этот феномен выявлен для всех надвидовых таксонов комплекса «*Platydracus*».

5.1.2.1. «Тенденция редукции базовентральных титиллаторов»

На основе вышеприведенного феномена сформулирована следующая тенденция: в морфоэволюции внутренних мешков этого комплекса – по мере усложнения морфологической организации тела эндофаллусов происходит упрощение базовентральных титиллаторов, ведущее к разделению цельного базовентрального титиллатора на два симметричных фрагмента, с дальнейшим упрощением строения последних и постепенной их редукцией. Эта тенденция, для краткости называемая далее «тенденция редукции базовентральных титиллаторов», выражена неравномерно, у некоторой части видов она четко не проявляется. Поэтому для доказательства ее достоверности необходимо ее подробное и детальное рассмотрение. Особенно полно она выражена в роде *Platydracus*. По этой причине изначально необходимо обсуждение указанной тенденции именно в этом роде.

5.1.2.2. Особенности «Тенденции редукции базовентральных титиллаторов» в роде *Platydracus*

У вида *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus* тело эндофаллуса обладает наиболее упрощенным строением во всем комплексе. Оно мешковидной формы, практически не дифференцировано на фалломеры, со слабо развитым агонопорияльным комплексом. Его базовентральный титиллатор один из самых сложноустроенных,

принадлежит к морфотипу «цельный», который представлен в виде поперечной пластины, с перпендикулярно загнутыми боковыми сторонами и с латеральными отростками (см. рис. 14). У *Platydracus* sp.2 эндофаллус четко разделен на два фалломера, с более развитыми агонопориальными склеритами, чем у предыдущего вида. Его базовентральный титиллатор представляет собой тоже поперечную ламину, но уже без латеральных отростков, т. е. с несколько менее сложным строением, относительно такой вида *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*. У *Platydracus* sp. aff. *maculipennis* имеются мембранозные камеры и четко выраженный бититиллатор. В то же время поперечная ламина базовентрального титиллатора, соединяющая свои латеральные овальные части, слабосклеротизирована. *P. allardi* Levasseur, 1967 имеет хорошо развитый монотитиллатор и крупный, мембранозный дорсальный выступ, а его базовентральный титиллатор медиально заужен. Аналогично у *P. brevicornis* [13] внутренний мешок достаточно структурирован, имеет выраженные камеры и у него различаются уже три фалломера, и в то же время его базовентральный титиллатор, несмотря на то что в целом он представляет единую структуру, по своей середине разделен слабосклеротизированным промежутком. Вполне явственно то, что у всех этих трех видов достаточно сложным телам эндофаллусов сопутствуют базовентральные титиллаторы с тенденцией к деструкции, в виде разделения на два отдельных фрагмента. *P. ochropygus* (Nordmann, 1837), *P. aff. amazonicus*, *P. maculosus* (Erichson, 1839), *Platydracus* sp.1 в общем обладают, по меньшей мере, не менее сложными эндофаллусами (у них имеются хорошо развитые мембранозные выпячивания и агонопориальные титиллаторы), а *P. zonatus* и *P. cinnamopterus* имеют более сложно устроенные внутренние мешки, относящиеся к морфотипу – «эндофаллус трехфалломерный». Их же базовентральные титиллаторы разделены на две отдельные части, и поэтому относятся к морфотипу «парнополиморфные базовентральные титиллаторы». Данный морфотип мы находим более упрощенным в своем строении относительно морфотипа «цельный». У *P. fulvipes*, *P. aureofasciatus* и *P. maculipennis* эндофаллусы также имеют определенное усложнение в виде значительно развитых мембранозных камер, а базо-

вентральные титилляторы представлены формой «овальные». Эта форма имеет наиболее упрощенную структуру базовентрального титиллятора во всем роде *Platydracus*. Эндофаллусы формы «многокамерная» двух видов *Platydracus*. aff. «*P. basicornis*» имеют множество камер, ламин и различных титилляторов. Это позволяет считать их морфологически наиболее сложными из всех изученных в роде *Platydracus*, базовентральные титилляторы же у них совсем отсутствуют.

Сходное положение внутри обособленной группы видов «*Stercorarius*». Их же базовентральные титилляторы относятся к морфотипу «цельный», к его форме «типичный» [13]. Она, в целом, достаточно сложного строения, достигающего своего максимума в ее же вариации «типичная – с базальной долей» [11], которая имеется у вида *P. chalcocephalus* (см. рис. 75). При этом у данного вида, в этой же группе наиболее упрощенный эндофаллус, он мешковидный, с короткой дистальной частью и малоразвитым агонопориальным комплексом (см. рис. 72). У *P. fossator* значительно более выраженная и сложноструктурированная агонопориальная триада, а базовентральный титиллятор образует собственную вариацию, близкую по внешнему виду к таковой вышеприведенного вида. Но отличающуюся от нее тем, что она почти рассечена на три отдельные части (медиальную и латеральные), соединенные между собой узкими перемычками (см. рис. 76), и его латеральные овалы более плоские. То есть она по своему структурному состоянию близка к собственной фрагментации. У *P. latebricola* (см. рис. 78) и *P. dauricus* [27] агонопориальный комплекс также более развит, чем у *P. chalcocephalus*. У *P. stercorarius* (см. рис. 74) и *P. sumakowi* (см. рис. 25) сам эндофаллус более усложненный, относится к вариации с удлинённой дистальной частью. Последнее, относительно дистально укороченной (мешковидной) вариации базовентрального титиллятора у *P. chalcocephalus*, воспринимается как усложнение. У этих же четырех видов базовентральные титилляторы с менее выраженной или вовсе отсутствующей медиальной долей, а их латеральные овалы менее развиты, более плоские и сжаты с боков; это, по сравнению с базовентральными титилляторами *P. chalcocephalus* [10], является несколько более упрощенными формами.

5.1.2.3. Особенности «Тенденции редукции базовентральных титиллаторов» в других родах

В целом, аналогична ситуация и в других родах. У таксонов *Abemus* spp., *Emus hirtus* имеются сложные трехфалломерные внутренние мешки, но при этом они обладают «парнополиморфными» базовентральными титиллаторами. В роде *Ontholestes* наиболее просто устроенный эндофаллус у вида *Ontholestes* sp.1, со слабовыраженной дифференциацией на три фалломера (поскольку дистальный фалломер у него крайне укороченный), более сходный с мешкообразными эндофаллусами видов рода *Platydracus*, в то же время базовентральный титиллатор этого вида относится к «парнополиморфному» морфотипу, достаточно усложненного строения (см. рис. 51). Это несколько не соответствует вышеоговоренной тенденции. В большинстве же случаев эндофаллусы видов рода *Ontholestes* [14] более сложного строения, с четко выраженными фалломерами и относятся к морфотипу «трехфалломерный». Их же базовентральные титиллаторы в основном представлены наиболее просто организованной «овальной» формой или вовсе отсутствуют, точнее, они трансформированы в мембранозные образования (*Ontholestes variegates*, *O. brasilianus*, *O. gracilis*). Исключение составляет *Ontholestes aurosparsus*, его базовентральный титиллатор цельный, в виде поперечной ламины, с латеральными овалами (см. рис. 42). Его эндофаллус в общих чертах такой же, как у большинства видов этого рода, но тем не менее он менее развит, относительно более короткий (особенно укорочен его медиальный фалломер), с гораздо менее выраженными титиллатором и агонопориальной триадой. Резюмируя сказанное, надо отметить, что, в целом, в этом роде более сложным эндофаллусам сопутствуют упрощенные *bvt*. У *Naddia borneensis* эндофаллус двуфалломерный, но он достаточно сложен, имеет камеры и специфические склериты (см. рис. 29, 30). Базовентральные титиллаторы же этого вида по форме морфологически близки к форме «овальная», но частично мембранозные. Это приводит к выводу о том, что они занимают по своему конструктивному состоянию промежуточное положение между такими структурами, как базовентральные титиллаторы и мембранозные образования.

Ситуация в этом случае с ними неоднозначная. С одной стороны, это понимается как проявление деструктивных процессов у самих базовентральных титиллаторов, а с другой, и как начальный этап преобразования в принципиально новые структуры – мембранозные выпячивания. У *Leistotrophus versicolor* эндофаллус «трехфалломерный», с камерами, базовентральные титиллаторы же преобразованы в мембранозные образования. У *Thoracostrongylus birmanus*, со сходным типом строения эндофаллуса, базовентральные титиллаторы и их гомологи отсутствуют. Таким образом, во всех изученных здесь таксонах, в целом, по мере усложнения строения тела эндофаллусов наблюдается процесс фрагментации, дальнейшего упрощения их строения и постепенной редукции базовентральных титиллаторов, вплоть до их полного исчезновения или же последующего их преобразования в мембранозные выпячивания (объяснение ситуаций с метаморфозом базовентральных титиллаторов в мембранозные структуры дано далее). Все вышесказанное достаточно ясно аргументирует изложенную нами «тенденцию редукции базовентральных титиллаторов». Причины появления данной тенденции обязаны совместной эволюции отдельных структур эндофаллусов, и они излагаются ниже.

5.1.2.4. Теоретическое обоснование «Тенденции редукции базовентральных титиллаторов»

Теоретическое понимание «Тенденции редукции базовентральных титиллаторов» выглядит следующим образом. Вначале необходимо пояснить основную функцию базовентральных титиллаторов. Она сводится к обеспечению фиксации, по крайней мере, базальной части эндофаллуса в половых протоках самки. Выше же изложенная тенденция сложилась как результат коэволюции тела эндофаллуса и его базовентральных титиллаторов. И ее возникновение, предположительно, это следствие перераспределения и перехода функции по закреплению внутреннего мешка в половых протоках самки от одних структур к другим. Изначально эта функция реализовалась, в основном, непосредственно самими же базовентральными титиллаторами. В результате последующих эволюционных процессов, она перешла к другим структурам эндофаллуса. Это обусловило утрату необходимости базовентраль-

ных титиллаторов как морфологической структуры и, как следствие, привело к их поэтапной редукции. Данная тенденция легла в основу построения моделей коэволюционных процессов структур эндофаллусов.

5.1.3. Реконструкция коэволюции структур эндофаллусов

5.1.3.1. Общая коэволюция морфогенеза структур эндофаллусов

Предположительно, первоначально базовентральный титиллатор представлял собой (или же и представляет у неизученных видов) вентральную пластину, покрывающую проксимальную часть эндофаллуса. Для того чтобы наши рассуждения не выглядели голословными, надо заметить, что описываемый морфотип базовентральных титиллаторов имеет место в реальности у вида *Paraxenopygus ?peruvianus* (см. рис. 64). Эндофаллус же, теоретически изначально имел упрощенное строение, в виде мешка, не имеющего других специализированных структур для фиксации в половых протоках самок. И тем самым на базовентральных титиллаторов возлагалась функциональная нагрузка по фиксации в вагине самого эндофаллуса. Детально это осуществлялось следующим образом: данная структура, при расправленном положении внутреннего мешка, физически поддерживала его с нижней стороны, не позволяя ему отклоняться в вентральном направлении, от физиологически оптимального положения при половом процессе. Говоря иначе, изначально базовентральные титиллаторы представляли собой жесткую конструкцию, которая обеспечивала механическую опору эндофаллуса в половых протоках самки при спаривании. Совершенствование этой же самой функции фиксации (далее коротко «фф»), в процессе эволюции, на начальных этапах обусловило морфологическое усложнение данной формы базовентральных титиллаторов. Это привело к ее трансформации в морфологически более сложные морфотипы и их формы, например, в такие как «ламина с отростками» (*Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*) и «типичный» (см. рис. 75–78) [13]. Но тело эндофаллусов, также находясь под воздействием этой же самой функции, тоже эволюционировало, что, в свою очередь, детерминировало появление и развитие у него других структур – мембранозных выпячиваний и титиллаторов, тоже предназначен-

ных для фиксации эндофаллуса в гениталиях самки. И постепенно эта функция в большинстве своем перешла к ним. Что привело, в зависимости от усложнения организации этих структур и эндофаллуса в целом, к отсутствию дальнейшей необходимости в функционировании базовентральных титиллаторов и, как следствие этого, к их частичной или полной редукции. В итоге, обобщая приведенные выше практические наблюдения и эти теоретические доводы, вполне уместно констатировать следующее: изначально, по мере усложнения самого тела эндофаллусов, морфоэволюция базовентральных титиллаторов происходила тоже в направлении морфологического усложнения, но на определенном этапе пошла в противоположном направлении упрощения собственного строения, вплоть до полной его структурной редукции. Последнему обстоятельству в теоретическом плане соответствует широко известное общее биологическое положение, обозначаемое выше как «презумпция упрощения» [3]. Эти взаимосвязанные процессы далее изложены более последовательно и обстоятельно, так как их скрупулезное, детальное рассмотрение крайне необходимо, поскольку без этого осмысление общей морфоэволюции эдеагусов весьма проблематично.

5.1.3.2. Расширенное представление морфогенеза и коэволюции структур эндофаллусов

Как было указано выше, базовентральные титиллаторы первично возникли как структура в виде ламины, механически поддерживающей эндофаллус при спаривании. В частности, эта пластинка не позволяла отклоняться эндофаллусу в вентральном направлении, что обеспечивало его строго определенное положение в половых протоках самки, выработанное в процессе эволюции гениталий. Она, предположительно, образовалась в результате постепенной склеротизации достаточно значительного по занимаемой площади вентрального участка проксимальной части эндофаллуса. Сам эндофаллус при этом имел мешкообразную форму, без наличия других выраженных структур. Этот морфотип эндофаллуса в подтрибе *Staphylinina* на данный момент нам не известен. Но морфологически сходный с ним базовентральный титиллатор в виде широкой ламины выявлен у вида *Paraxenopygus ?peruvianus* (см. рис. 64). По аналогии с этим видом, мы считаем

возникновение базовентральных титиллаторов подобной формы вполне вероятным и в подтрибе *Staphylinina*. Это событие теоретически находим начальным этапом эволюции базовентральных титиллаторов в данной подтрибе. Поэтому эта форма представляется первичной по отношению ко всем известным морфотипам базовентральных титиллаторов. Исходя из этого и латинского звучания первичной ламины – «*prima Lamin*», мы называем ее в дальнейшем, в русской транскрипции, базовентральные титиллаторы «прималамина». Из нее образовался морфотип базовентрального титиллатора «цельный». Вернее, его три вариации: «ламина с продольными отростками» (см. рис. 14), «типичная, с базомедиальной долей» (см. рис. 75–77) и «типичная, с медиодистальной ламиной» (*P. brevicornis*) [13]. Их собственный метаморфоз можно представить в виде своего рода аппликации из тела базовентральных титиллаторов «прималамина». Аппликация же произошла за счет утраты отдельных частей тела прималамины, в результате ее частичной деструкции. Эта, в каждом из трех случаев, строго определенная деструкция прималамины обязана, с одной стороны, одновременному развитию у нее более специализированных структур, таких как латеральные части, с другой – усложнению иных образований эндофаллуса, которые в совокупности взяли во многом на себя «фф». В итоге необходимость в целостности тела ламины в прежнем, изначальном виде, как «прималамина», отпала. Это привело к формированию ее вышеприведенных модификаций. То есть в результате деструкции «прималамины», приведшей к утрате ее определенных частей, образовались эти формы с их вариациями нижеприведенным образом.

В вариации базовентральных титиллаторов «ламина с латеральными отростками» утрачены медиальные дистальные и базальные части «прималамины», сохранились только ее поперечные и узкие латеральные участки (*Platydracus* sp. aff. *femoratus*). У вариации базовентральные титиллаторы «типичная, с базомедиальной долей» от «прималамины» остался поперечный и медиобазальный участок (гр. «*Stercorarius*). У вариации базовентральные титиллаторы «типичная с дистальной ламиной» – наряду с поперечной, в противоположность предыдущему случаю, сохранилась медиодистальная часть (*P. brevicornis*) «прималамины». Эти гипотетиче-

ские экстраполяции, которые позволяют представить морфогенез базового двухмерного, плоского контура прималамины в три вышеприведенных морфотипа, только частично соответствуют современным трем формам базовентральных титиллаторов. Сами же эти формы, в действительности, обладают более сложным строением, поскольку имеют перпендикулярные латеральные стороны различной конфигурации. Разумеется, развитие структур каждой из этих трех форм прошло определенную морфоэволюцию от плоского контура до современной трехмерной конституции. Теоретически изначально появление этих латеральных структур могло быть заложено в результате возникновения у «прималамины» малозначительных образований в виде латеральных, поперечных килей, но, тем не менее, в определенной мере способствующих фиксации базальной части эндофаллуса с вершиной пениса. В дальнейшем они могли развиться уже в более высокие латеральные, поперечные, перпендикулярные выступы – «барьеры» и т. п. поперечно-перпендикулярные возвышения над основной плоскостью «прималамины». Это в конечном итоге могло привести к формированию современных латеральных структур у обсуждаемых выше форм базовентральных титиллаторов. По мере развития этих возвышений и, возможно, наряду с появлением и развитием других структур, к ним постепенно, во многом перешла «фф». Это, в основном, стало первопричиной описанных выше видоизменений первоначальной формы тела «прималамины», приведшей к частичной утрате собственной площади и к образованию трех новых форм.

Но предполагаемые промежуточные формы базовентральных титиллаторов, заполняющие морфоклину между «прималаминой» и современными формами, на данный момент реального подтверждения не имеют. Поэтому наши следующие рассуждения о морфоэволюции базовентральных титиллаторов вынуждены опираться, как на точку отсчета, на базовентральные титиллаторы «прималамина», с прямым переходом на уже известные эти три формы базовентральных титиллаторов.

Отправной гипотетической точкой эволюции базовентральных титиллаторов, как было сказано выше, определена «прималамина». В основу дальнейшего понимания коэволюции структур эндофаллусов в целом, положены вышеприведенные доводы об отрицатель-

ной корреляции между сложностью строения тел эндофаллусов и их базовентральных титиллаторов, а также презумпция «на усложнение», на основе которой определено общее морфоэволюционное развитие эндофаллусов. Согласно этим двум теоретическим постулатам наиболее просто организованным эндофаллусам должны сопутствовать наиболее сложные базовентральные титиллаторы. Таковыми являются определенные нами выше три вариации: «ламина с латеральными отростками», «типичные, с базомедиальной долей» и «с медиодистальной ламиной». Они по своему строению и способам формирования принципиально отличаются друг от друга. Поэтому данное обстоятельство побудило нас считать, что каждая из них является началом собственного морфоэволюционного направления формообразования базовентральных титиллаторов, сопряженного с генезисом других компонентов гениталий. Но поскольку данные направления внутри себя не всегда имеют строгую векторную выраженность, то их уместней рассматривать как некие сегрегации с определенной внутренней морфологической направленностью, которую и определяют вышеуказанные вариации базовентральных титиллаторов. Эти сегрегации далее рассматриваются в связке с общей формой тела эндофаллуса, как морфоэволюционные континуумы с собственным морфогенезом.

5.1.4. Морфоэволюционные континуумы

Вышеизложенные сегрегации базовентральных титиллаторов объединены в двух морфоэволюционных континуумах, определенных по двум формам эндофаллусов – «прямая» и «изогнутая», поскольку именно эти формы морфологически принципиально отличаются друг от друга (более подробно это изложено в главе 5), и вследствие этого представляют собой два генерализированных морфоэволюционных направления в общей эволюции эндофаллусов. Далее приводится подробное изложение коэволюционных процессов в этих континуумах.

5.1.4.1. Континуум формы эндофаллуса «прямая»

Первый рассматриваемый континуум характеризуется формой эндофаллуса «прямая», которая, прежде всего, выделяется, как

и следует из ее названия, в целом прямым телом эндофаллуса и расположением вторичного агонопория, в большинстве своем, на наивысшей точке внутреннего мешка. Исходя из этого, к данному континууму относятся виды с описанной формой эндофаллуса.

Отправной точкой морфоэволюции структур гениталий в этом континууме как модель выбран *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*. Поскольку, как было указано выше, его эндофаллус наиболее просто организован во всем комплексе, в виде мешка, слабодифференцированным на два фалломера, малоразвитой агонопориальной триадой, в противоположность этому, его базовентральные титиллаторы «ламина с продольными отростками» обладает, из известных нам, наиболее сложным строением. Он выглядит в виде вогнутой в дорсальном направлении довольно узкой, поперечной скобы. Ее латеральные стороны несколько расширены и изогнуты почти перпендикулярно по отношению к центральной, основной части ламины. От самой скобы также дистально отходят отростки. Для объяснения данного строения мы предполагаем, что вышеизложенная функция поддержки базовентральных титиллаторов тела эндофаллуса при спаривании, по всей видимости, прогрессировала в направлении жесткой фиксации основания эндофаллуса и вершинной части пениса. В пользу этого обстоятельства свидетельствует взаимно адаптированное строение базовентральных титиллаторов и апекса пенисной трубки, последний также имеет наиболее сложную структуру в данном комплексе.

Для понимания этой коадаптации необходимо детально рассмотреть взаимосвязь функциональности структур эндофаллуса и пенисной трубки. Развитие перпендикулярного положения латеральных сторон базовентральных титиллаторов, одновременно приведшее к их возвышению над вентральной поверхностью эндофаллуса, обусловило их новое морфологическое состояние, которое дало возможность им же выполнять новую функцию в качестве опоры этих латеральных сторон на внутреннюю поверхность апекса пениса. То есть позволило эндофаллусу с их помощью, как подпоркам, опираться на дорсолатеральный край вершины пенисной трубки при спаривании. При этом периметр латеральных сторон базовентральных титиллаторов, в своей вентродистальной части, имеет форму почти прямого угла, обозна-

ченного здесь как «дистальный угол базовентральных титиллаторов». В свою очередь, на каждой латеральной стороне апекса образовались: по ее внешнему краю – заостренный выступ, и зубец, несколько проксимальней и отдаленней к середине апекса от этого же края. Между внешней стороной зубца и внутренней стороной выступа находится латеральная выемка. Она, по своим размерам и форме, соответствует прямому углу периметра латеральных сторон базовентральных титиллаторов. Этими углами базовентральные титиллаторы входят в эти выемки апекса и там частично фиксируются с ними (рис. 83–85). И одновременно сами латеральные стороны базовентральных титиллаторов своими внешними поверхностями смыкаются с внутренней поверхностью латеральных выступов апекса. Все это препятствует их произвольным латеральным отклонениям, что и обеспечивает тем самым латеральную устойчивость основания эндофаллуса. Кроме того, периметр краев латеральных сторон этих базовентральных титиллаторов имеет неровную волнистую поверхность с мелкими, редкими выступами. В свою очередь, дорсолатеральная поверхность апекса в местах состыковки с этим периметром покрыта поперечной косою штриховатостью (рис. 83). С ней непосредственно смыкаются указанные выше выступы данного периметра латеральных сторон базовентральных титиллаторов. Это исключает своего рода «люфт» в виде некоторого скольжения основания эндофаллуса вдоль апекса пениса. Указанные особенности строения апекса пениса и базовентральных титиллаторов содействуют их плотному соединению между собой. Таким образом, перечисленные морфологические адаптации совместно обуславливают механическое сцепление – «жесткую связку» между вершиной эдеагуса и основанием его же эндофаллуса. Этот структурный механизм здесь обозначен термином «апикально-базальный замок эндофаллуса и пениса» (в последующем изложении этот термин фигурирует как аббревиатура – «абз») (см. рис. 82–85). Он обуславливает строго определенную фиксацию эндофаллуса в целом, которая не позволяет основанию эндофаллуса отклоняться в латеральных и продольных направлениях от выработанного эволюцией оптимального положения в половых путях самки при коитусе.

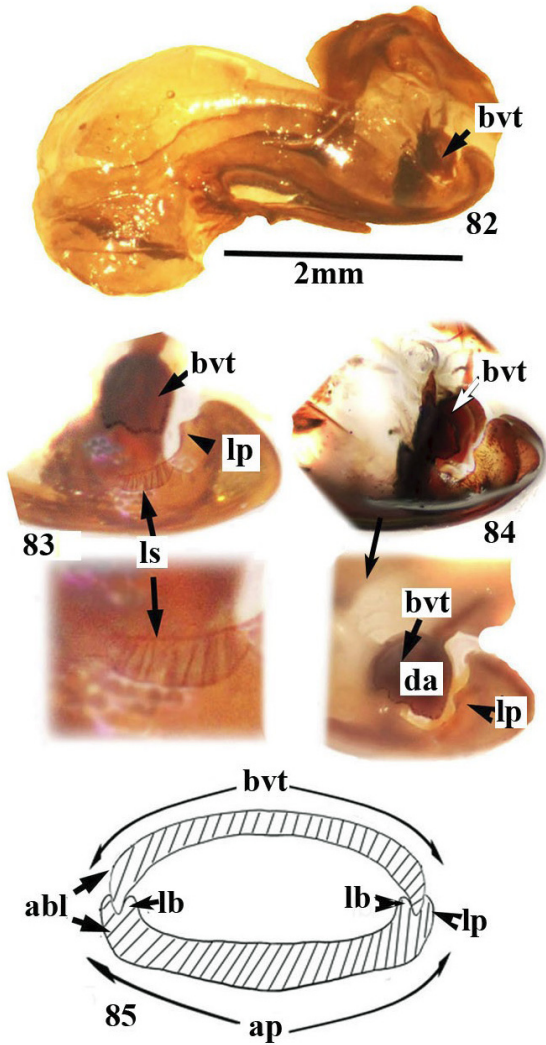


Рис. 82–85. *Platydacus* sp. aff. *femoratus*, базальный замок эндофаллуса и пениса («абз»): 82 – общий вид; 83 – «абз», разомкнутое состояние; 84 – сомкнутое состояние; 85 – схема «абз» (поперечное сечение)

Препятствие колебаниям эндофаллуса именно в латеральных и продольных направлениях можно считать новым достижением в эволюционном прогрессе «фф». Данное морфоэволюционное приобретение в виде «абз» имеет широкое распространение в комплексе «*Platydracus*», так как аналогичные морфологические системы фиксации базовентральных титилляторов с вершиной пениса обнаружены у большинства таксонов комплекса, имеющих базовентральные титилляторы. Например, у видов *Platydracus ochropygus*, *Platydracus* aff. *amazonicus* (рис. 86–89) и *P. chalcosephalus* (рис. 90, 91). И оно стало основной эволюционной функцией базовентральных титилляторов, заключающейся в обеспечении механического соединения базовентральных титилляторов эндофаллуса с апикальной частью собственного пениса при половом процессе. Важность ее значения заключается в том, что она обусловила то самое определенное, базально фиксированное положение эндофаллуса, физиологически необходимое при спаривании.

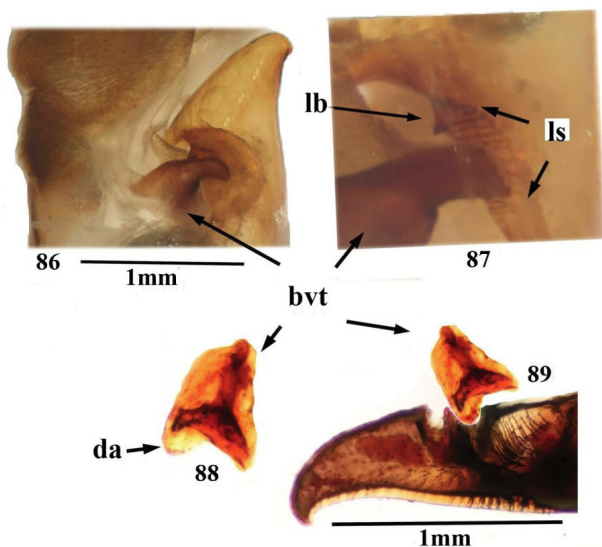


Рис. 86–89. *Platydracus* spp., базальный замок эндофаллуса и пениса: 86, 87 – *Platydracus* aff. *amazonicus*; 88, 89 – *P. ochropygus*

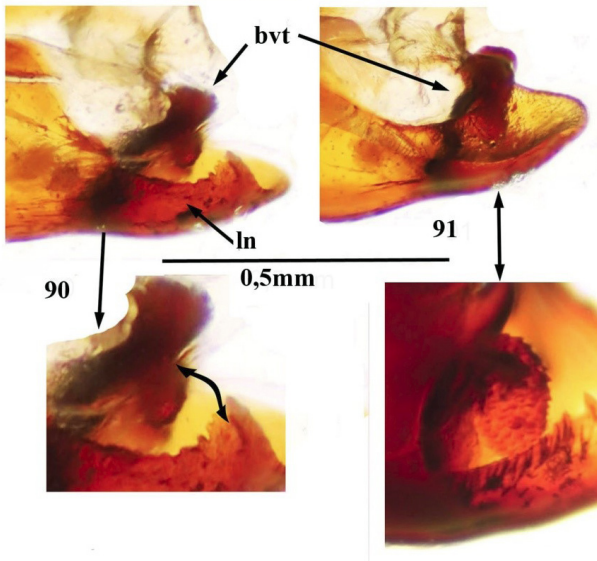


Рис. 90, 91. *Platydacus chalcocephalus*, базальный замок эндофаллуса и пениса: 90 – разомкнутое состояние; 91 – сомкнутое состояние

Имеющиеся же у базовентральных титилляторов продольные отростки, у обсуждаемого нами вида *Platydacus* sp. aff. *P. femoratus*, выполняют жесткую поддержку основания эндофаллуса, тем самым препятствуют его изгибанию и отклонению в вентральном направлении, т. е. продолжают обеспечивать ту же самую приведенную выше функцию, что и базовентральные титилляторы «прималамина». И она же, по мере возможности, обеспечивала устойчивость, препятствующую латеральным колебаниям эндофаллуса. Но в связи с описанным выше последующим преобразованием ламины в более эффективную конструкцию по фиксации с апексом пениса, позволяющую избежать колебаний основания эндофаллуса практически во всех направлениях, необходимость в наличии самой «прималамины», в ее первоначальном виде – широкой пластины, отпала. Это повлекло ее частичную деструкцию, приведшую к утрате медиальной части в дистальном и базальном направлениях. В итоге от прежней ламины остались только ла-

теральные части в виде вышеговоренных удлинённых боковых отростков и поперечная часть, составившая срединную основу – «скобу» рассматриваемого базовентрального титиллятора. И как следствие этого, данные перечисленные структуры представляют собой гомологичные, остаточные части расширенной формы этой же предшествующей им в морфоэволюции «прималамины».

Таким образом, благодаря двум этим морфологическим адаптациям – фиксации базовентральных титилляторов с апексом пениса и поддержки эндофаллуса латеральными удлинёнными частями базовентральных титилляторов – обеспечивается полная фиксация тела эндофаллуса, при половом процессе, в вагине, одновременно в вентральном и латеральных направлениях. Это стало общим функциональным новшеством в эволюции структур эдеагуса.

Кроме того, общая фиксация эндофаллуса дополняется также скреплением вершинной части внутреннего мешка с дистальной частью вагины посредством его агонопориальных титилляторов, но поскольку они ещё слабо развиты, то это, скорее всего, только дополняет функцию фиксации гениталий противоположных полов, в основном обеспеченную вышеназванными структурами. Направление морфоэволюции по фиксации апекса пениса и базальной части продолжало совершенствоваться. Это выразилось в том, что латеральные стороны поперечных, скобообразных ламин базовентральных титилляторов, за счёт несколько неравномерного расширения в радиальных направлениях, ещё больше расширились и плавно закруглились. Это привело к увеличению их периметра. И в конечном итоге они преобразовались в овалы неправильной формы (модель – *Platydracus* sp.2). Кроме того, имевшиеся у базовентральных титилляторов *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus* на аналогичном периметре выступы, у *Platydracus* sp.2 на его латеральных образованиях стали более выраженными. Развитие этих адаптаций ещё более укрепило у последнего вида сцепление его базовентральных титилляторов с выемками апекса пенисной трубки. Как следствие, все это привело к усилению связки основания эндофаллуса и пениса при спаривании.

Также увеличение размеров у этого вида агонопориальных титилляторов позволило им лучше фиксировать апикальную часть эндофаллуса в половых путях самок. Это привело к интенсифика-

ции, по сравнению с предыдущей моделью, роли этих образований в функции фиксации гениталий при спаривании. Оба эти фактора полностью обеспечили фиксацию эдеагуса в половых органах самки во всех направлениях. Это привело у имеющихся у *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus* удлинённых, продольных отростков базовентральных титиллаторов, в связи с утратой их необходимости, к их же полной редукции у вида *Platydracus* sp.2. Особо надо обратить внимание, что утрата этих частей базовентральных титиллаторов – это первые шаги в реально выявленном процессе общей редукции базовентральных титиллаторов, связанной с дальнейшим развитием и появлением других структур у эндофаллуса, в конечном итоге функционально заместивших базовентральные титиллаторы. При этом загнутые латеральные стороны данной формы базовентральных титиллаторов несколько расширены в поперечном направлении. Эти перечисленные нюансы морфологии у последнего вида обусловили понимание формы его базовентральных титиллаторов, как уже близкой к морфотипу базовентральных титиллаторов «типичный».

Но возможен и другой, параллельный вариант развития морфоэволюционных событий рассматриваемой ранее формы, моделью которой взят эндофаллус *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*. Эта форма с продольными отростками в последующей эволюции могла быть преобразована в вариацию с латеральными частями – овалами, с сохранением латеральных отростков. В пользу существования (возможно, в прошлом) данной вариации говорит строение парнополиморфных базовентральных титиллаторов видов *P. zonatus* и *P. cinnamopterus* (см. рис. 20–23). Их базовентральные титиллаторы по форме близки к овальному диску, но вместе с тем у него имеются дистальные, продольные отростки, предположительно, гомологичные таковым базовентральных титиллаторов модели *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*. Но поскольку на данный момент такой вышеоговоренной формы не обнаружено, то это морфоэволюционное направление мы находим сугубо гипотетическим. А феномен строения базовентральных титиллаторов *P. zonatus* и *P. cinnamopterus*, возможно, обязан своей более поздней морфоэволюции. И в свете сказанного, эти два вида мы рассматриваем как его отдельную морфоэволюционную ветвь, с неопределённой эволюционной историей.

Далее, мы продолжаем рассмотрение путей морфоэволюции базовентральных титиллаторов с опорой на их реально существующие формы. Ее следующим этапом является продолжение метаморфоза базовентральных титиллаторов у модели *Platydracus* sp.2. Итак, вследствие продолжения развития «фф», боковые стороны базовентральных титиллаторов этой модели, в результате несколько неравномерного расширения в радиальных направлениях, у следующей модели уже преобразовались в овалы неправильной формы. Подобная модель имеется у вида *Ontholestes aurosparsus*, что позволяет судить о принадлежности рода *Ontholestes* к обсуждаемому направлению морфоэволюции базовентральных титиллаторов. Однако у данной модели базовентральных титиллаторов неровные выступы, имеющиеся на периметре латеральных частей моделей *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus* и *Platydracus* sp.2, развились в отчетливые, плотно сидячие зубцы. Таким образом, все это привело к преобразованию указанных латеральных сторон в латеральные овалы-диски с зубчатой, расщипелевидной поверхностью по периметру. Эти диски нижней и передней частью своего зубчатого периметра смыкаются с выемками апекса пениса, а верхней частью этого периметра с основанием эндофаллуса. Поверхность которого, в свою очередь, имеет слегка склеротизированную шагреневую структуру, что способствует плотному соединению периметра латеральных овалов базовентральных титиллаторов с основанием своего же эндофаллуса. То есть тем самым происходит сцепление базовентральных титиллаторов и фактически нижних участков дистальной части эндофаллуса. Иначе говоря, посредством базовентральных титиллаторов усилилась фиксация нижнего участка дистальной части эндофаллуса и апекса пениса. Это также несет элемент новизны в морфоэволюции эндофаллуса. В целом, усовершенствование и развитие этих перечисленных структур привело к формированию более функционального морфотипа базовентральных титиллаторов «типичный», и вместе с тем фактически произошло усиление структурной конструкции «абз». Этот этап можно считать переломным в эволюции базовентральных титиллаторов, поскольку базовентральный титиллатор, как морфологическая структура, достиг своей максимальной слож-

ности в данном направлении морфоэволюции, и после него начался последовательный процесс его общей редукции.

И уже на этом этапе другие структуры эндофаллуса, ответственные за его фиксацию в половых путях самок, тоже продолжили эволюционировать. Это наблюдается у различных таксонов. Развитие этих структур, в зависимости от их степени выраженности, привело к тому, что они по отдельности или же совместно еще больше приняли на себя функцию фиксации эндофаллуса в половых протоках самки. И несмотря на то, что базовентральный титиллатор в этом направлении находится на пике своей сложности, эта сегрегация других структур стимулировала дальнейшую деструкцию базовентральных титиллаторов, в силу вышеуказанных причин, касательно замещения «функции фиксации» одних структур другими. Морфологически на базовентральных титиллаторах это сказалось следующим образом. Так, у вида *Platydracus allardi* на эндофаллусе наблюдаются прогрессивные усложнения – сильно развитый монотитиллатор и дорсальный выступ, обеспечивающие «функцию фиксации». А его базовентральный титиллатор «типичный» приобрел форму «медиально-зауженная», т. е. произошла частичная деструкция медиальной части базовентральных титиллаторов, потенциально ведущая к их полному разделению на две части.

Следующий шаг морфоэволюции базовентральных титиллаторов уже завершился разделением базовентральных титиллаторов морфотипа «типичный» на две симметричные части, как у *Platydracus maculosus* (см. рис. 79) (Gravenhorst, 1802) [13]. Эндофаллус этого вида также имеет ряд хорошо развитых структур, ответственных за функцию фиксации, – агонопориальную триаду и мощный вырост. Эта фрагментация на две части стала кардинальным эпизодом в общем генезисе базовентральных титиллаторов, которая приобрела повсеместный характер у различных видов. И на этом этапе, по мере усложнения самих эндофаллусов, собственно, постепенно начался процесс общей редукции базовентральных титиллаторов. Это было обусловлено, как неоднократно упоминалось выше, параллельным развитием, помимо самих базовентральных титиллаторов, остальных структур эндофаллуса, ответственных за «фф». Это и повлекло полный переход «фф» к

данным структурам, а также к одновременной редукции и конечной утрате базовентральных титиллаторов.

5.1.4.1.1. Постэволюция базовентральных титиллаторов

Однако в ряде случаев произошла последующая морфоэволюция базовентральных титиллаторов. Данное событие теоретически опирается на презумпцию «постэволюции». Произошло оно в двух направлениях: как дальнейшее развитие в виде склеротизированных форм, и, в противоположность этому, метаморфоз протистекал в сторону собственной мембранизации базовентральных титиллаторов.

5.1.4.1.2. Генезис базовентральных титиллаторов как склеротизированных структур

В отдельных случаях наблюдается дальнейшая морфоэволюция уже разделенных форм базовентральных титиллаторов. Например, это имеет место у видов рода *Abemus chalcopygus* и *A. chloropterus* (Panzer, 1796). Эволюция их базовентральных титиллаторов, изначально направленная на совершенствование «фф», способствовала укрупнению их размеров, а последнее привело к расширению латеральных сторон базовентральных титиллаторов и, как следствие этого, к выпячиванию их за пределы латеральных выемок апекса пениса, предназначенных для их же вкладывания. Это привело к соприкосновению этих боковых сторон базовентральных титиллаторов со стенками вагины или же сперматеки. Тем самым у базовентральных титиллаторов появилась возможность скрепляться с половыми протоками самки с помощью зубцов, имеющих на их латеральных частях.

Это эволюционное новшество далее продолжило развиваться, что стимулировало расширение площади, занимаемой зубцами и, как следствие, укрупнение самих базовентральных титиллаторов. Это и обусловило изменение самой функции базовентральных титиллаторов, которая прежде заключалась в фиксации эндофаллуса с пенисом, а в новых условиях уже непосредственно с половыми структурами самки.

Поскольку из-за этого эндофаллус, по большей части, уже не скреплялся с апексом пениса, то это сказалось на строении послед-

него – у него редуцировались, сгладились выемки, ранее предназначенные для вкладывания в них базовентральных титиллаторов, что, в общем, также привело к нивелированию «абз».

Помимо этого, выявлено принципиально иное направление морфоэволюции базовентральных титиллаторов у видов *Platydracus* из Южной Америки. Его специфика заключается в том, что латеральные части базовентральных титиллаторов постепенно вытянулись и в конечном итоге преобразовались в удлиненные формы, в отличие от рассмотренных выше аналогичных направлений, в которых они, в противоположность этому, округлились и приобрели форму овалов. Теоретическая подоплека этого процесса прежняя – презумпция «на усложнение». Детально это выглядит следующим образом. В самом его начале находится вид *Platydracus* sp. aff. *femoratus*. Он фигурирует в наших вышеизложенных рассуждениях, в первую очередь, как модельная форма. Здесь же – как реально существующий таксон, поскольку приведенные далее виды имеют с *Platydracus* sp. aff. *femoratus* единую область распространения и сходные с ним признаки гениталий, что позволяет говорить об их общей близости. Поскольку гениталии данного вида подробно обсуждены выше, то далее нами подробно представлены половые структуры остальных видов этого направления.

Следующий член этого направления *Platydracus* из гр. *P. femoratus*, его базовентральный титиллатор состоит из двух симметричных частей, сильно сближенных друг с другом, между ними имеется всего лишь узкий продольный мембранозный промежуток (см. рис. 80). То есть базовентральные титиллаторы, по аналогии с вышеприведенными случаями (например, *P. brevicornis*), находятся в начальной стадии разделения. И у них же латеральные стороны перпендикулярны по отношению к основной части базовентральных титиллаторов, от которой дистально отходят латеральные выросты. Кроме того, латеральные части базовентральных титиллаторов дистально вытянуты в угол, который выдвинут несколько вперед, образуя тем самым выступ, который и вкладывается в отдельную структуру апекса – латеральный угол. Он образован перпендикулярным барьером и внешней стенкой апекса, которая дорсально имеет латеральный зубец, последний служит для дополнительной фиксации базовентральных титиллаторов. Внеш-

няя стенка апекса с внутренней стороны имеет радиальную штриховатость, предназначенную для усиления фиксации с внешней стороной латеральных частей базовентральных титиллаторов.

Если проводить параллели между этими двумя видами *Platydracus* из гр. *P. femoratus* и *Platydracus* sp. aff. *femoratus*, то наблюдается схожесть функциональности структур их «абз». В обоих случаях имеются похожие, скорее всего, гомологичные структуры (углы латеральных частей базовентральных титиллаторов), которые во многом сходным образом скрепляются с апексом пениса. Имеются сходные специфические структуры – штриховатость на апексе пениса. Но у *Platydracus* из гр. *P. femoratus* эндофаллус четко разделен на два фалломера и его агонопориальная триада хорошо развита. То есть он более усложненный, по сравнению с таковым *Platydracus* sp. aff. *femoratus*. И в то же время базовентральные титиллаторы *Platydracus* из гр. *P. femoratus* разделены на две части (см. рис. 80).

У следующего вида *P. ochropygus* (Nordmann, 1837) (см. рис. 88, 89), указанного выше направления, выступ латеральных частей базовентральных титиллаторов получил еще большее развитие. Он более удлиненный, а промежуток между отдельными симметричными базовентральными титиллаторами расширился за счет утраты ими своих частей с внутренних сторон, базовентральные титиллаторы фактически представлены латеральными частями, и при этом агонопориальная триада у данного вида более развита.

Далее, у вида *Platydracus* aff. *amazonicus* (см. рис. 86) базовентральные титиллаторы также разделенные, а выступ их латеральных частей дистально еще более удлинен, и тем самым он фактически определяет форму собственного базовентрального титиллатора. Как и у предыдущих видов, у этого вида выступ базовентральных титиллаторов вкладывается в латеральную выемку апекса пениса, фиксируясь при этом со штриховатой поверхностью этой выемки (см. рис. 87). А агонопориальная триада этого вида имеет максимальное развитие, по сравнению с изученными видами рода *Platydracus*. Таким образом, в этом направлении базовентральные титиллаторы развивались по пути удлинения своих латеральных частей, а не округления, как в предыдущих мор-

фоэволюционных направлениях базовентральных титиллаторов. Но при этом, как и в других направлениях, по мере усложнения строения эндофаллусов, базовентральные титиллаторы разделились на две части. «Абз» у всех этих видов во многом сходен.

Поскольку нами исследованы всего четыре вида из этого направления, то мы полагаем, что приведенная здесь линия представляет всего лишь фрагмент более обширного направления, нашедшего свое развитие у более объемной группы видов рода *Platydracus* из Южной Америки. И эта группа видов, скорее всего, исходя из сходства строения деталей гениталий, может претендовать на статус «близкородственной». Но на данный момент, для включения этой группы в морфоэволюционный и филогенетический анализы, мы находим объем имеющегося в нашем распоряжении материала недостаточным. Поэтому ограничиваемся констатацией этого направления, как значимого морфологического феномена, для понимания общей эволюции базовентральных титиллаторов. И наиболее существенным моментом в нем, прежде всего, надо отметить то, что, как и в других направлениях, базовентральные титиллаторы в этой группе разделились на две части по мере развития других структур эндофаллуса, в частности, агонопориальной триады. По всей видимости, это направление ограничено именно вышеуказанным регионом.

5.1.4.1.3. Метаморфоз базовентральных титиллаторов в мембранозные структуры

В большинстве своем, в силу вышеизложенных причин, в первую очередь из которых – это то, что по мере продолжающегося развития на внутреннем мешке структур, предназначенных уже для фиксации не только в вагине, но и непосредственно в сперматеке, базовентральные титиллаторы начали все-таки упрощаться. Это весьма наглядно прослеживается на примере рода *Ontholestes*. Так, у упомянутого выше *Ontholestes aurosparsus* эндофаллус разделен на три фалломера, хотя его дистальный фалломер сильно укорочен, агонопориальные титиллаторы достаточно развиты, кроме того, у него имеются титиллатор-щетка и слабовыраженная вентральная камера. Его базовентральные титиллаторы еще сохранили свою целостность, он формы базовентральный титилла-

тор «типичный». У других же видов рода *Ontholestes* [14] с более выраженными структурами эндофаллуса – вентральными камерами, дистальными фалломерами и различными титиллаторами – базовентральные титиллаторы уже лишены зубцов, и имеют форму гладких и слегка выпуклых, часто каплевидных овалов. Их функциональность вызывает сомнение и, скорее всего, это атавизмы. Однако не исключено то, что «гладкие овалы» – предшествующая форма латеральных камер.

В пользу этого предположения свидетельствует ситуация у *Leistotrophus versicolor*, его базовентральные титиллаторы преобразованы в базовентральные камеры, которые хотя еще несколько уплотнены, поскольку слегка склеротизированы, но во многом уже достаточно эластичны. Это позволяет им, в расправленном состоянии эндофаллуса, соприкоснуться непосредственно со стенками половых протоков самки.

Десклеротизация базовентральных титиллаторов стала предпосылкой для формирования принципиально новой задачи функции фиксации, заключающейся в непосредственном их соединении уже с репродуктивными структурами самок, но в новом структурном качестве – в виде мембранозных образований. В результате развития этой функции мембранозные гомологи бывших базовентральных титиллаторов преобразовались путем увеличения своего объема в латеральные камеры или выросты, попутно образовав на своей поверхности выступы и зубцы (*Ontholestes variegates*, *O. brasilianus*, *O. gracilis*). Такое замещение, вероятнее всего, также связано с появлением сперматеки. Последнее, как было указано выше, привело к сужению эндофаллуса и, как следствие, пенисной трубки. А мембранозные структуры имеют преимущество перед склеротизированными базовентральными титиллаторами, поскольку при сложенном состоянии эндофаллуса в узкой пенисной трубке они сжаты, компактны и не занимают существенного объема, поэтому абсолютно не препятствуют выдвиганию эндофаллуса из пенисной трубки. В то же время они в расправленном состоянии занимают значительный объем, превышающий в совокупности с основанием эндофаллуса даже ширину пениса. Данная эластичность этих камер дает им возможность достаточно широко варьировать в своих размерах, в зависимости от объема половых

протоколов самки. В противоположность этому, суммарный же размер базовентральных титиллаторов из-за их склеротизации и, как следствие, – собственной жесткости, обязательно ограничен диаметром пенисной трубки.

Таким образом, в родах *Leistotrophus* и *Ontholestes* произошло эволюционное событие, заключающееся в изменении прежней функции и формы базовентральных титиллаторов на новую – фиксацию уже с вагиной или сперматекой, благодаря преобразованию базовентральных титиллаторов в мембранозные структуры, аналогично видам рода *Abemus*. И при этом так же, как и в роде *Abemus*, выемки апекса пениса у видов рода *Ontholestes* стали более сглаженные и утратили латеральные зубцы. Таким образом, в роде *Ontholestes* базовентральные титиллаторы преобразовались в одних случаях – в «гладкие овалы», в других – в мембранозные камеры. Но на примере видов рода *Abemus* очевидно, что этот путь генезиса базовентральных титиллаторов не строго обязателен, а может остановиться и на этапе сохранения базовентральных титиллаторов, как вполне функциональной структуры, и даже с дальнейшим собственным морфоэволюционным развитием. Также десклеротизация базовентральных титиллаторов наблюдается у *Naddia borneensis*. В силу этого ее базовентральные титиллаторы стали достаточно упругими, и они морфологически занимают положение между мембранозными образованиями и хитинизированными склеритами. Каких-либо особых приспособлений для скрепления этих базовентральных титиллаторов с апексом пениса не имеется, боковые стороны последнего ровные. Сами же базовентральные титиллаторы латерально и вентрально практически не выходят за границы апекса пениса и, скорее всего, не соприкасаются с половыми путями самки при спаривании. Но является ли это морфологическое состояние базовентральных титиллаторов в данном случае промежуточным этапом редукции базовентральных титиллаторов или преобразованием в мембранозные камеры, достоверно выяснить проблематично. Возможно, функциональность базовентральных титиллаторов частично сохранилась и сводится к осуществлению амортизации между апексом и основанием эндофаллуса, структурно реализуемой базовентральными титиллаторами в виде упругих прокла-

док. У *Thoracostrongylus birmanus* базовентральные титиллаторы совсем отсутствуют. В то же время на эндофаллусе этих двух видов имеются другие, хорошо развитые структуры. Это вполне согласуется с вышеизложенной «тенденцией редукции базовентральных титиллаторов».

В итоге, в данном континууме, морфоэволюция базовентральных титиллаторов, начавшаяся с появления базовентральных титиллаторов с «ламина с продольными отростками», завершилась дальнейшим развитием в склеротизированные структуры, а также преобразованием в мембранозные структуры или же их полной деструкцией.

5.1.4.2. Континуум формы эндофаллуса «изогнутая»

Следующий континуум обособлен на основе присущей ему формы эндофаллуса «изогнутая». Данную форму необходимо рассматривать в эволюционном аспекте как производную формы «прямая». Теоретическая аргументация этого опирается на вышепринятое нами общее направление морфоэволюции тела эндофаллусов, идущее на усложнение собственной конституции. Из этого следует, что морфологически менее сложные формы эндофаллусов первичны по отношению к более усложненным.

Наиболее упрощенный эндофаллус из известных нам формы «прямая» имеется у модели *Platydracus* sp. aff. *P. femoratus*. Он фактически не дифференцирован на отдельные фалломеры. Остальные формы, включая и форму «изогнутая», имеют четкое разделение, по крайней мере, на два фалломера, что понимается относительно него как усложнение. Указанное обстоятельство дает основания предполагать форму «изогнутая» как его вторичную, последующую форму. И из этого следует предположение о том, что континуум, базис которого составляет форма эндофаллуса «изогнутая», произошел от архаичных форм направления формы «прямая», образованных в начальном периоде его становления. Сама форма «изогнутая» возникла из формы «прямая», как результат адаптации «фф», для усиления устойчивости внутреннего мешка в вагине. Изначальная форма «прямая» адаптировалась к оптимальной фиксации путем утолщения своей апикальной части. Это привело к увеличению ее объема апикальной

части, что содействовало плотному соприкосновению с дистальной частью вагины. Это шло двумя путями. Первый – за счет равномерного утолщения апикальной части внутреннего мешка (модель – *Naddia borneensis*). Второй – благодаря асимметричному утолщению одной из сторон апикальной части, с сопутствующим ее же искривлением. Что в целом также привело к увеличению объема эндофаллуса, способствующего более плотному контакту со стенками вагины и формированию формы эндофаллуса «изогнутая», которая и стала образующей основой одноименного континуума. Реализация этих двух путей была предопределена, скорее всего, расположением половой железы в вагине, которое обусловлено, по-видимому, генетическими причинами. Более подробно об этом изложено ниже.

Данный континуум включает в себя несколько внутренних направлений морфоэволюции эндофаллусов, различающихся особенностями генезиса своих базовентральных титиллаторов.

Одно из них образовано группой видов «*P. stercorarius*». Объединяющим началом этого направления является наличие у ее видов базовентральных титиллаторов формы «типичный». Особо надо отметить, что форма базовентральный титиллатор «типичный» фигурирует также и в вышеизложенном континууме формы эндофаллуса «прямая». Наличие морфологически сходной формы базовентральных титиллаторов в обоих этих континуумах объясняется происхождением их от общей предковой формы «прималамина» и рассматривается как параллелизм.

Для понимания же в целом приведенного выше направления необходимо рассмотреть вариацию базовентральных титиллаторов «типичная, с базальной долей» (рис. 75–77). Отличает ее наличие базомедиальной ламины. Эта ламина – гомолог базальной части «прималамины», ее остаточная часть, сохранившаяся в процессе морфоэволюции в данной вариации базовентрального титиллатора у вышеприведенного вида. Это принципиальный момент, говорящий об оригинальной линии морфоэволюции, отличной от таковой предыдущего континуума (у него, как было отмечено при его характеристике, от первичного морфотипа – «прималамины» остались только латеральные стороны, соединенные между собой поперечной пластиной). Наиболее развита эта медиальная ламина

у *P. chalcocephalus* (рис. 75). Сам же эндофаллус этого вида в данной группе, да и в комплексе в целом, один из просто устроенных – мешкообразный со слабо развитыми агонопориальными склеритами (рис. 72). Другие виды этой группы имеют в разной степени более сложные эндофаллусы. Так, *P. fossator* (Gravenhorst, 1802) обладает несколько более развитыми агонопориальными склеритами, а базовентральные титилляторы – такое же строение, как и предыдущий вид, но его латеральные овалы-диски соединены с основной частью более узкой перемычкой, т. е. проявляется тенденция к разделению на отдельные части (рис. 76).

У остальных видов имеются еще большие признаки усложнения структуры эндофаллусов, с одновременным упрощением базовентральных титилляторов. У *P. stercorarius* имеется удлиненная часть эндофаллуса (рис. 74), у *P. flavopunctatus* – крупный мембранозный вырост, базомедиальная ламина базовентральных титилляторов у них заметно короче, чем у базовентральных титилляторов предыдущих видов, и ее базальный край у отдельных экземпляров неровный, словно разорванный. То есть базальная часть этой ламины у них подвержена неравномерной, стохастической десклеротизации. У *P. dauricus* и *P. latebricola* значительно более развитые агонопориальные склериты, чем у вышеприведенных видов этой группы, и в то же время базомедиальная ламина базовентральных титилляторов почти не развита, мало того, у последнего вида базовентральный титиллятор в медиальной части десклеротизированный (рис. 78). У *P. sumakowi* дистальная часть эндофаллуса удлинена. Апекс пениса также удлинён и вытянут, и поддерживает проксимальную часть эндофаллуса, т. е. тем самым дублирует аналогичную, механическую поддержку, частично осуществляемую базовентральным титиллятором, что сказалось на его строении. Базомедиальная ламина посередине десклеротизирована. И у всех этих видов латеральные диски уменьшены, уплощены и более сжаты с боковых сторон, по сравнению с таковыми *P. chalcocephalus*. Поскольку латеральные диски сократились в размерах, выемки на апексе эдеагуса, предназначенные для их вкладывания, сглажены, и латеральные зубцы менее развиты, например, как у *P. stercorarius*. У вида *Emus hirtus* имеются две формы базовентральных титил-

латоров – «цельная» и «разделенная» на два фрагмента. Форма базовентральные титиллаторы «цельная» морфологически близка к базовентральным титиллаторам *P. dauricus*, *P. sumakowi* и *P. latebricola*, что и побудило отнести этот вид к данному направлению, но в большинстве случаев у этого вида базовентральный титиллатор – раздельный. Это обстоятельство мы считаем последствием разделения в процессе эволюции цельной формы на две части. И эти две формы базовентральных титиллаторов мы воспринимаем как две аберрации базовентральных титиллаторов этого вида. В то же время у данного вида наиболее усложненный эндофаллус, даже в самом комплексе. Он имеет камеры, титиллаторы-щеточки, хорошо развитую агонопориальную триаду. Все вышесказанное вполне укладывается в ранее оговоренную тенденцию упрощения базовентральных титиллаторов, по мере усложнения остальных структур его эндофаллуса.

К этому же континууму мы отнесли и близкие виды *Platydracus fulvipes* и *P. aureofasciatus*, поскольку их эндофаллусы относятся к форме «изогнутая», а также форма пениса сходна с таковой вида *P. sumakowi*. Но у их эндофаллусов имеются специфические, мембранозные образования (вентральные и латеральные выпуклости и камеры). Эта оригинальность строения стала основной причиной для объединения этих двух видов в одну морфологическую группу – гр. «*P. fulvipes*» и одновременного выделения ее в отдельный морфоэволюционный вектор в пределах данного континуума. В то же время эти мембранозные структуры, в совокупности с агонопориальными титиллаторами и апексом пениса, вытянутого вдоль базальной части эндофаллуса, практически осуществляют «фф», и тем самым функционально замещают базовентральные титиллаторы. Поэтому базовентральные титиллаторы во многом утратили свое назначение и в результате собственной деструкции сохранились только в виде двух гладких овалов. Скорее всего, эти базовентральные титиллаторы стоит рассматривать как мало функциональные, остаточные формы – атавизмы. И как следствие этого – наблюдается отсутствие на апексе пениса латеральных выемок для вкладывания этих самых базовентральных титиллаторов. Данная ситуация с этими видами во многом аналогична рассмотренным выше таксонам рода *Ontholestes*, у кото-

рых базовентральные титилляторы также имеют подобную форму. Но поскольку этот род относится к другому континууму, то это морфологическое сходство базовентральных титилляторов уместно рассматривать скорее как параллелизм. Причина же его возникновения в обоих случаях одна и та же – «тенденция редукции базовентральных титилляторов», которая, по-видимому, во всем данном комплексе имеет общий, аналогичный, характер. Это, собственно, и обусловило внешнее сходство базовентральных титилляторов у этих ощутимо различных таксонов.

Еще одно направление в данном континууме мы выделяем на базе единственного вида *P. brevicornis*. Оно по своему характеру противоположно предыдущему, базовентральный титиллятор этого вида медиально образует ламину в дистальном направлении, в противоположность видам гр. «*P. stercorarius*». Это и стало основанием для обособления указанного направления. Но поскольку это направление на данный момент выделено по единственному виду, то судить о нем, как о морфоэволюционном векторе, в полной мере невозможно. Вместе с тем необходимо заметить, несмотря на то что это направление представлено единственным элементом, он при этом вполне отражает в себе вышеоговоренные тенденции коэволюции базовентральных титилляторов и эндофаллуса. Его базовентральный титиллятор разделен на две одинаковые части десклеротизированной узкой, срединной линией, что нами воспринимается как показатель тенденции к разделению на два фрагмента. В то же время сам эндофаллус весьма сложен, его апикальная часть преобразована в мощную камеру, кроме того, у него имеются и мембранозные выросты. Эта камера в полной мере позволяет фиксироваться в вагине и это сказалось, помимо прочего, на морфологии агонопориальной триады. Она практически не развита. То есть у этого вида описанное выше развитие мембранозных образований эндофаллуса привело к деструкции его двух структур – базовентральных титилляторов и агонопориальных титилляторов, или же к сдерживанию эволюционного развития последних. Что, собственно, вдвойне подчеркивает правильность предположения о морфофункциональном замещении одних образований другими в морфоэволюции структур эдеагуса.

5.1.5. Направленность морфоэволюционных процессов эндофаллусов

Таким образом, у всех вышеописанных направлений в обоих континуумах, в их морфоэволюции наблюдаются сходные закономерности, проявляющиеся независимо друг от друга: по мере усложнения тела эндофаллуса изначально цельные базовентральные титилляторы постепенно разделяются на две симметричные части. Также независимо друг от друга образуются направления, которых объединяет появление у них формы базовентральной титиллятор «типичный». Это объясняется общей направленностью эволюции [7]. Возможно, поэтому эти направления с базовентральными титилляторами «типичный» стоит рассматривать как единое – генерализованное.

Особо надо подчеркнуть, что эти разносторонние процессы морфоэволюции гениталий во всех рассмотренных направлениях в обоих континуумах, обособленно друг от друга и, скорее всего, в разные периоды времени, привели к разделению цельного базовентрального титиллятора на два равных сегмента. Последнее обстоятельство и образовало общий морфокластер базовентральных титилляторов «парнополиморфные», элементы которого по своему происхождению напрямую не взаимосвязаны с друг другом.

Все изложенные наблюдения позволяют нам сделать окончательный вывод о том, что данная тенденция об упрощении строения базовентральных титилляторов по мере развития других структур эндофаллуса, в целом, имеет всеобщий характер для комплекса «*Platydracus*». В основе данной тенденции находятся специфические закономерности общего эволюционного процесса гениталий в этом комплексе. Забегая вперед, надо выделить два основных периода в морфоэволюции гениталий самок. Изначальный период характеризуется тем, что основной морфологической и функциональной структурой их гениталий, напрямую связанной со спариванием, является вагина. Следующий период определяется появлением нового образования – сперматеки, что по своей эволюционной значимости можно классифицировать как ароморфоз. В то же время вагина и сперматека – это морфологически разноплановые структуры. Вагина изначально, в большинстве случаев, имеет фор-

му мешка с уплотненными стенками. Соответственно этому, эндофаллусы видов, имеющих такую вагину, также мешкообразные. Поэтому при спаривании происходит своеобразное размещение – вкладывание одной мешкообразной конфигурации (эндофаллус) в другую (вагина). При этом для успешного семяизвержения эндофаллус должен находиться в строго определенном положении. Это и обеспечивается, как было подробно описано выше, его структурами – базовентральными титиллаторами, камерами и агонопориальными склеритами. Они, поскольку вагина представляла собой довольно объемное образование, для эффективного обеспечения в этом объеме «фф», в частности устойчивости в необходимом положении эндофаллуса, в процессе своей морфоэволюции развились в крупные образования. Например, такие как: камеры у *P. fulvipes* и *P. brevicornis*; вырост *P. allardi* Levasseur, 1967; агонопориальная триада у группы видов из Южной Америки. У последних даже ее склериты у расправленного эндофаллуса расходятся от вторичного агонопория в трех направлениях, образуя своего рода перевернутый треножник – распорку, «ноги» (титиллаторы) которого фиксируются со стенками вагины, и тем самым обеспечивают устойчивое и строго заданное положение вершины эндофаллуса. Базовентральные титиллаторы же, как было изложено выше, образовали «абз», придав этим самым устойчивость уже его основания. Все эти механизмы функционально направлены на создание строго определенного положения объемного, «громоздкого» эндофаллуса в еще более обширной вагине. Функциональность же базовентральных титиллаторов, как часть этой системы, выраженная в различной степени у отдельных групп, обуславливала его облигаторность как морфологической структуры.

Но ситуация кардинально изменилась после появления сперматеки, представляющей собой удлиненную, узкую структуру. Эндофаллус, под стать сперматеке, также стал зауженным, потребность в его крупных структурах отпала. И его инструментальный по осуществлению «фф» стал гораздо более «изящным» (камеры стали меньше, агонопориальные склериты утонченными, окончательно сформировались титиллаторы-щетки). То есть он полностью адаптировался к фиксации в новых условиях, в узкой сперматеке. И в частности, устойчивость его базальной и медиаль-

ной частей осуществлялась посредством фиксации со стенками сперматеки его же мембранозных камер, более приспособленных для этого в новых условиях, за счет своей эластичной структуры. Эти новые требования также привели к преобразованию базовентральных титиллаторов, по крайней мере, у нескольких видов в базолатеральные камеры. Они имеют самое широкое распространение в данной подтрибе. Поэтому само их появление представляет собой значительное событие в морфоэволюции эндофаллусов уже в масштабах всей подтрибы. Собственно, весь генеральный ход эволюции гениталий в комплексе предопределил редукцию базовентральных титиллаторов, как структурного образования, в результате произошедших многогранных изменений и событий в совместной эволюции гениталий. Обобщение всех вышеприведенных доводов позволяет утверждать тенденцию о редукции базовентральных титиллаторов по мере общего морфологического усложнения эндофаллуса, обусловленного развитием и появлением у него других, вышеперечисленных структур, вполне аргументированным и обоснованным фактом. Его формализация приводится ниже в виде тезиса.

5.1.6. Тезис «отрицательная корреляция сложности»

Вышеизложенное утверждение о тенденции как вполне доказанном феномене позволяет понимать данную тенденцию уже как основополагающую закономерность, которая выражена здесь в форме тезиса с соответствующей формулировкой: «эволюции гениталий в комплексе “Platydracus” сопутствует морфофеномен отрицательной корреляции структурной сложности базовентральных титиллаторов и эндофаллуса». Для удобства дальнейшего использования он более коротко обозначен как «отрицательная корреляция сложности» с соответствующей аббревиатурой – «окс». Проведение столь объемного исследования для доказательства достоверности этого тезиса обязано тому, что именно он определяет дальнейшее построение общего генезиса гениталий в комплексе. И на его теоретической основе реконструирована морфоэволюция эндофаллусов в целом. Последнее же необходимо для понимания филогенетических процессов в комплексе «Platydracus».

5.1.7. Общая морфоэволюция эндофаллусов

Умозрительно представить в целом морфоэволюцию эндофаллусов комплекса «*Platydracus*» в хронологическом аспекте, одновременно выявить ее направления и составить ее морфоклины, наиболее осуществимо на основе комбинирования вышеприведенных данных о морфоэволюции тела эндофаллусов и базовентральных титиллаторов. Теоретическим основанием этого сопоставления является тезис «отрицательная корреляция сложности».

Морфоэволюция базовентральных титиллаторов, как было показано выше, изначально привела к их развитию, а впоследствии к частичной или полной редукции. Это теоретически могло привести к возникновению сходных форм этой структуры в различные временные периоды морфоэволюции эндофаллусов. То есть морфологическая тождественность базовентральных титиллаторов у отдельных видов могла стать результатом как прогресса, так и редукции этих образований. Следовательно, произвести расположение в хронологической последовательности морфотипов эндофаллусов со сходными базовентральными титиллаторами, особенно упрощенной конституции, относительно ранних этапов морфоэволюции или, наоборот, более поздних ее периодов, возможно только при одновременной ориентации на уровень сложности тела эндофаллуса и его базовентральных титиллаторов.

На основании этих рассуждений и теоретических предпосылок в виде вышеприведенных альтернативных презумпций («усложнения» и «упрощения»), гипотетически общее направление морфоэволюции эндофаллусов, в самых общих чертах, можно представить следующим образом: в его начале должны находиться наиболее просто устроенные мешкообразные морфотипы эндофаллусов, не имеющие базовентральных титиллаторов и других структур, потом у них образовались изначально упрощенные формы базовентральных титиллаторов, такие как «прималамина», далее появились в целом более усложненные морфотипы тел эндофаллусов и базовентральных титиллаторов, но в последующем, исходя из вышеприведенных доводов, обобщенных в виде тезиса «окс», по мере дальнейшего усложнения самих эндофаллусов, происходит диаметрально противоположный поворот в эволюции-

онном развитии базовентральных титиллаторов – они упрощаются и в конечном итоге редуцируются.

Таким образом, на самом раннем этапе линии морфоэволюции должны находиться эндофаллусы с наиболее упрощенным строением, в форме мешка, без отдельных структур, в том числе и базовентральных титиллаторов. Они сформировались в последующих этапах морфоэволюции, с дальнейшим их развитием, по мере протекания генезиса эндофаллусов. Поэтому следующий морфотип эндофаллусов предположительно уже должен обладать агонопоральными титиллаторами, но еще малоразвитыми, слабосклеротизированными, и базовентральными титиллаторами в виде просто устроенных вентральных пластин («прималамин»). Но эти вышеперечисленные морфотипы эндофаллуса на данный момент нам не известны, поэтому мы привели их здесь как гипотетические, типизированные формы с наиболее упрощенной организацией как тела эндофаллуса, так и его базовентральных титиллаторов. Для представления же реальной морфоэволюции необходимо опираться на имеющиеся практические данные, нашедшие теоретическое обобщение и преломление в виде тезиса «окс». Поэтому дальнейшее построение уже реальной морфоэволюции эндофаллусов произведено в рамках этого тезиса. Поскольку эндофаллусы морфологически разделены на два континуума – «прямой» и «изогнутый», продолжение наших рассуждений более уместно в каждом из них по отдельности.

5.1.7.1. Экстраполяция морфоэволюции континуума «прямой»

В континууме «прямой» для построения реальной линии морфоэволюции наиболее подходящей для начального этапа мы находим модель эндофаллуса вида *Platydracus* sp. из гр. *P. femoratus*. У него внутренний мешок наиболее упрощенной конституции, а базовентральный титиллатор один из наиболее усложненных. Последнее полностью согласуется с принятым тезисом «окс».

Именно этот морфотип эндофаллусов, в силу своей наибольшей теоретической архаичности, по сравнению с морфотипами эндофаллусов других рассматриваемых здесь таксонов, выбран предваряющим в реально существующей линии морфоэволюции. Остальные морфотипы эндофаллусов, с более сложно устроенными

ми внутренними мешками, являются прямыми или опосредованными модельными производными этого или предыдущих морфотипов в данном континууме.

Наиболее подходящей следующей моделью направления формы «прямая» является эндофаллус вида *Platydracus* sp.2, поскольку у него имеются более развитые монотитиллаторы, чем у *Platydracus* sp. из гр. *P. femoratus*, что указывает на более усложненную конституцию эндофаллуса вида *Platydracus* sp.2, по сравнению с таковым вида *Platydracus* sp. из гр. *P. femoratus*. В то же время у *Platydracus* sp.2 базовентральные титиллаторы в виде ламины, без латеральных выростов, это морфологически более упрощенная форма, чем у вида *Platydracus* sp. из гр. *P. femoratus*. Все вышесказанное говорит о том, что морфотип внутреннего мешка вида *Platydracus* sp.2 полностью вписывается в рамки тезиса «окс» и может находиться, как модельная форма, после *Platydracus* sp. из гр. *P. femoratus*. Затем следует *Platydracus* sp. aff. *maculipennis*, его базовентральные титиллаторы также в виде поперечной ламины с латеральными овалами, но ее медиальная часть слабосклеротизированная, т. е. это говорит о тенденции этого цельного базовентрального титиллатора к фрагментации. Сам же эндофаллус более сложный, у него имеется мембранозная камера и титиллатор-щетка. Далее следует *Platydracus maculipennis*, у него значительно более развитая вентральная камера, а базовентральные титиллаторы уже отдельные, овальные. Вслед за ними располагаются еще более сложные – трехфалломерные эндофаллусы. Это модели *P. zonatus* и *P. cinnamopterus*, с нормально развитыми дистальными фалломерами и агонопориальными склеритами, они по уровню сложности практически сходны, поэтому в морфологическом ряду находятся парно. *Platydracus* sp.1 по своей сложности сопоставим с двумя предыдущими моделями. Но у него имеется дополнительная структура – вентральный титиллатор-щетка, что воспринимается как элемент усложнения и позволяет определить этот вид последующим относительно вышеуказанных двух. У этих трех видов базовентральные титиллаторы также отдельные. Но самое основное отличие эндофаллуса последнего вида от предыдущих форм – это его утонченность. Как было изложено ранее, утонченные, зауженные эндофаллусы свойственны видам со сперматекой.

А сперматека появилась как производное вагины. Из этого следует то, что соответствующие им утонченные эндофаллусы также являются более поздними образованиями, чем укороченные, мешкообразные эндофаллусы, сопутствующие вагинам без сперматек. И это значительный довод, кроме условий тезиса «окс», для формирования остальной последовательности в морфоэволюционном ряду эндофаллусов. Таким образом, после моделей *P. zonatus* и *P. cinnamopterus* далее следует модель *Platydracus* sp.1. После него, согласно тезису «окс», должны находиться зауженные, трехфалломерные, но более сложные эндофаллусы с более упрощенными базовентральными титиллаторами.

У них, исходя из строения предыдущих морфотипов эндофаллусов, располагающих рядом выраженных структур, по крайней мере, также должны иметься четко дифференцированные титиллаторы-щетки, развитые агонопориальные склериты и вентральные камеры. Этим условиям удовлетворяют виды родов *Ontholestes* и *Leistotrophus*. Располагаются они, сообразно тезису «окс», в такой последовательности: за вышеуказанными моделями видов рода *Platydracus* следуют виды рода *Ontholestes*, имеющие более упрощенные «овальные» базовентральные титиллаторы; далее идут модели видов родов *Ontholestes* и *Leistotrophus*, с мембранозными гомологами базовентральных титиллаторов. Завершает направление морфоэволюции род *Thoracostrongylus* также с не менее усложненным трехфалломерным эндофаллусом, но с полным отсутствием базовентральных титиллаторов. В целом, надо отметить, что эволюция эндофаллусов этого направления шла по пути усложнения и зауживания эндофаллусов, с сопутствующей редукцией базовентральных титиллаторов. Исключение составляет род *Abemus*, поскольку он не соответствует общему пониманию направления морфоэволюции, так как его «угловидные» базовентральные титиллаторы более сложные, даже чем у видов *Platydracus* с отдельными базовентральными титиллаторами, и в то же время его эндофаллус по уровню сложности не уступает таковым вышеприведенных родов. То есть в данном случае имеется одновременное усложнение как эндофаллусов, так и их базовентральных титиллаторов. Объяснение этому феномену дано выше.

5.1.7.2. Экстраполяция морфоэволюции континуума «изогнутый»

В континууме «изогнутый» распределение морфотипов эндофаллусов также опирается на тезис «окс». Из чего следует, что это направление должен возглавлять наиболее упрощенный эндофаллус, с максимально усложненным базовентральным титиллатором. Этим условиям удовлетворяет эндофаллус *P. chalconcephalus*, поскольку его тело, из совокупности форм морфотипа «изогнутый», наиболее упрощенной формы. Базовентральный титиллатор же данного вида, принадлежащий к морфотипу «типичный», вариации с медиальной ламиной, напротив, наиболее усложненный (рис. 75). После *P. chalconcephalus*, в свете вышесказанного, в морфоклине должны следовать модели видов с более усложненными эндофаллусами и упрощенными базовентральными титиллаторами. Поэтому следующим звеном этой морфоклины принят эндофаллус вида *P. fossator*. У него тело внутреннего мешка несколько более усложненное, чем у *P. chalconcephalus*, базовентральный титиллатор же в целом сходен с таковым *P. chalconcephalus*, но его латеральные части и медиальная доля соединены в одно целое только узкими промежутками (рис. 76). Это понимается как начальная стадия дефрагментации этого склерита, предшествующая дальнейшему упрощению организации этой структуры. Похожие формы базовентральных титиллаторов имеются у видов этого же континуума группы «*P. stercorarius*»: *Platydracus allardi*, *P. stercorarius*, *P. sumakowi*, *P. flavopunctatus*, *P. latebricola*, *P. dauricus* и к которой также принадлежат *P. fossator* и *P. chalconcephalus*. Но у них базовентральный титиллатор имеет базальную ламину, в разной степени менее развитую (рис. 75–78). С учетом большей сложности строения эндофаллуса этих видов, чем у вида *P. chalconcephalus*, что выражено в более развитых агонопориальных склеритах и мембранозных выпячиваниях, мы склоняемся к мнению о том, что это следствие уже упрощения базовентральных титиллаторов, обусловленного частичной редукцией медиальных ламин у вышеперечисленных видов. В итоге, поскольку у всех этих видов, по сравнению с *P. chalconcephalus*, более сложные тела эндофаллусов и, наоборот, упрощенные базовентральные титиллаторы, по сравнению также и с *P. fossator*, данные виды продолжают эту линию

морфоэволюции, следуя за моделями *P. chalconecephalus* и *P. fossator*. Однако их взаимную последовательность выявить проблематично, в силу того что сложность строения их эндофаллусов достаточно сопоставима, а процесс упрощения базовентральных титиллаторов в этой группе неравномерен. В некоторой степени на большее усложнение строения эндофаллусов, из-за более удлиненной собственной дистальной части, могут претендовать *P. stercorarius* и *P. sumakowi*. Поэтому нахождение этих видов в конце данной линии вполне допустимо. Но, возможно, более уместно последователями видов *P. chalconecephalus* и *P. fossator* надо считать остальные виды группы «*P. stercorarius*» в целом.

Завершать после них эту линию должна модель эндофаллуса вида *Emus hirtus*. У него выявлена редкая для него же самого вариация базовентрального титиллатора (рис. 35), морфологически сходная с формой «типичная». Это специфическая форма видов группы «*P. stercorarius*», которая входит в это направление морфоэволюции, что и предопределило принадлежность *Emus hirtus* к данной линии. У него же внутренний мешок для этой линии наиболее сложный – трехфалломерный, с камерой, двумя титиллаторами-щетками и развитой агонопориальной триадой, а базовентральный титиллатор более упрощенный, поскольку в норме он у этого вида «парнополиморфный». Все это позволило рассматривать данный вид как завершающую модель обсуждаемой линии морфоэволюции.

5.1.7.3. Направление морфоэволюции эндофаллусов «многокамерная»

Третье направление морфоэволюции эндофаллусов, образованное формой эндофаллуса «многокамерная», выделено благодаря морфологическим особенностям строения эндофаллусов ее носителей – *Platydracus* spp. из группы видов «*basicornis*». Исходя из специфики конституции внутренних мешков этих видов, на данный момент обнаруженной всего у двух видов, мы находим это направление обособленным вектором, проистекающим параллельно по отношению к вышеописанным основным процессам морфоэволюции эндофаллусов, происходящим в комплексе «*Platydracus*».

5.1.7.4. Общий морфогенез эндофаллусов

Вышеизложенные две линии морфоэволюции – образованные формами эндофаллусов «прямая» и «изогнутая», в силу принадлежности к ним большинства изученных здесь видов, мы находим основными в комплексе. И они в совокупности представляют собой в целом генерализованное направление эволюции эндофаллусов в данном комплексе. В нем отображены только модели морфотипов, принципиально отражающие его.

Включение всех остальных форм эндофаллусов, дублирующих эти модели, мы считаем необязательным. Кроме того, часть форм эндофаллусов, предположительно образованных из вышеприведенных двух линий морфотипов, принадлежащих ряду видов, например, таких как *Platydracus fulvipes*, *P. aureofasciatus*, *P. maculosus*, *P. brevicornis*, а также родам *Abemus* и *Naddia borneensis*, мы находим скорее боковыми, параллельными линиями относительно основных двух направлений эволюционных преобразований внутренних мешков. Такое суждение обязано тому, что строение их внутренних мешков само по себе настолько оригинально, что это побуждает считать указанные формы отдельными, комплементарными и краткими направлениями морфоэволюции, нежели входящими в ее основное русло. Рассмотрение этих форм и направлений каждой в отдельности находим излишним, поскольку они отражают, скорее всего, свою таксономическую специфику, чем рассматриваемые здесь базовые эволюционные процессы. Положение группы видов из Южной Америки неясно и нуждается в дальнейшем изучении и осмыслении, и, по-видимому, оно образует свой отдельный вектор морфоэволюции, имеющий распространение в указанном регионе.

В итоге генерализированный процесс морфоэволюции эндофаллусов в комплексе представляется следующим образом: изначальный морфотип двуфалломерный, далее происходила его трансформация в трехфалломерный, с последующим его удлинением и сужением, с сопутствующим формированием вентральной и латеральных камер. Именно последним морфотипом обладают все рода, кроме большинства видов *Platydracus*. Морфотипы же базовентральных титилаторов трансформируются в следующей последовательности: цельный → парнополиморфный → мембранозные структуры или же → полная редукция. Иллюстрация (рис. 92–104) этих про-

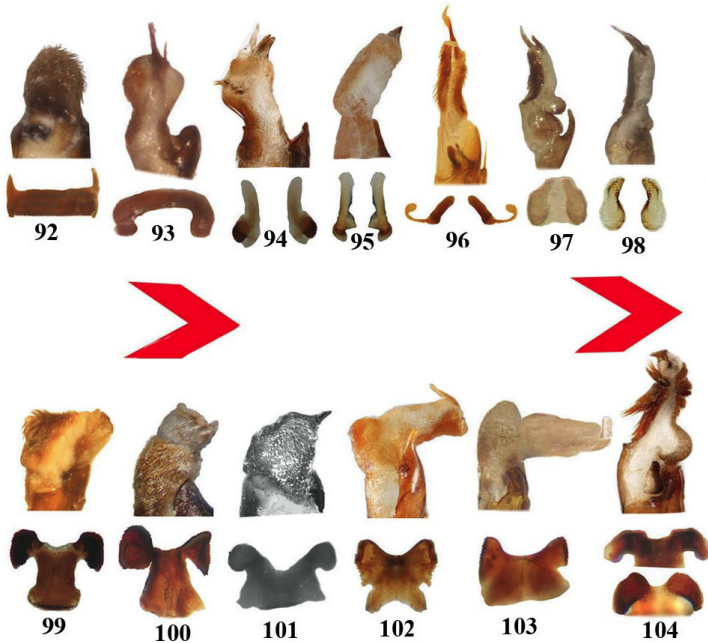


Рис. 92–104. Морфологический ряд (морфоклина) структур гениталий самцов: 92 – *Platydracus* sp. aff. *femoratus*; 93 – *Platydracus* sp.2; 94 – *Platydracus zonatus*; 95 – *Platydracus cinnamopterus*; 96 – *Platydracus* sp.1; 97 – *Ontholestes orientalis*; 98 – *Leistotrophus versicolor*; 99 – *Platydracus chalconcephalus*; 100 – *P. fossator*; 101 – *P. dauricus* (по [29]); 102 – *sumakowi*; 103 – *P. stercorarius*; 104 – *Emus hirtus*

цессов, отражающей основные этапы морфоэволюции эндофаллусов в двух континуумах, изображена в виде схемы двух морфоклин [5]. В ней использованы изображения гениталий базовентральных титиллаторов наиболее показательных, реально существующих видов. Порядок построения соответствует вышеприведенному тезису «окс». В силу этого морфоклины начинаются моделью с наиболее упрощенным эндофаллусом и усложненным базовентральным титиллатором. И далее она продолжается формами, отображающими нарастающее усложнение эндофаллусов, сочетающееся с упрощением базовентральных титиллаторов.

5.2. Морфоэволюция гениталий самок

Для определения направления морфоэволюции гениталий самок избрана презумпция «на усложнение». Исходя из этого, в самом общем виде морфоэволюция теоретически выглядит следующим образом: в начале ее процесса находятся наиболее упрощенные морфотипы гениталий, которые описаны как морфотип гениталий «типичный» [13]. Он характеризуется уплотненной вагиной и отсутствием сперматеки. А затем в морфоэволюционном процессе половых структур самок произошло значительное эволюционное событие (ароморфоз) – появление сперматеки, изначально малых размеров, но с последующим ее увеличением в процессе собственного генезиса. Для дальнейшего понимания морфоэволюции гениталий самок ее нужно рассматривать как коэволюционный процесс гениталий обоих полов. Для этого предлагается следующий, предположительный путь морфоэволюции гениталий в комплексе «Platydracus».

5.2.1. Генезис сперматеки

Изначальные формы вагины (морфотип «типичный») и эндофаллусов были адаптированы к друг другу следующим образом. Ее достаточно объемной и мешкообразной форме с уплотненными стенками соответствуют мешкообразные эндофаллусы, которые при спаривании полностью располагались в ней, а ее плотные стенки служили им же и опорой. Семяизвержение при этом происходило непосредственно в саму вагину. Началом возникновения и формирования сперматеки послужила физическая фиксация эндофаллуса в вагине при спаривании. Для повышения эффективности фиксации в процессе эволюции на вершине эндофаллусов образовались склериты (в принятой ранее терминологии понимаемые как «агонопоральные титиллаторы»), функция которых сводилась к закреплению внутреннего мешка в дистальной части вагины. В дальнейшем генезисе, вследствие обеспечения более эффективного сцепления этих склеритов с вагинальными стенками, в последних образовались выпячивания. Они здесь названы «просперматека». С ними плотно соединялись агонопоральные титиллаторы, путем вхождения в них. Поскольку на вершине эн-

дофаллуса, топологически близко от агонопориальных титиллаторов или даже между ними, расположен вторичный агонопор, то семьяизвержение неизбежно происходило непосредственно как в вагину, так и в просперматеку, и некоторое время сперма находилась именно в ней. С этого момента, собственно, и начался этап функционирования просперматеки как дополнительного, помимо вагины, хранилища спермы, т. е. как сперматеки, согласно общепринятому пониманию ее назначения. Таким образом, просперматека, функцией которой изначально была фиксация эндофаллуса с вагиной, являлась преадаптацией для возникновения сперматеки. Далее происходило ее усложнение и развитие с сопутствующими преобразованиями в вагине и эндофаллусах. Обусловлено это было тем, что при увеличении ее размеров в ней умещалось большее количество спермы, и это, по всей видимости, было поддержано эволюционно, что и стимулировало развитие сперматеки. Итак, изначально сперматека сформировалась в виде миниатюрного слепого отростка вагины (*Platydracus* spp. группы *maculicollis*), потом она увеличилась в размерах, в основном, путем собственного удлинения. Эндофаллусы, поскольку они при спаривании проникали в нее, по крайней мере, уже своей дистальной частью, адаптируясь к новым формам сперматек, также удлинялись и утончались.

5.2.2. Генезис вагины

После этапа образования полноценной сперматеки вагина стала мембранозной (*Ontholestes murinus*, рис. 68), потому что в ней уже располагался эндофаллус совсем иной формации: более удлиненный, суженный и имеющий ряд выраженных структур, поэтому необходимость в сплошных плотных стенках у вагин отпала. Но при этом в вагине, как определенная компенсация отсутствия плотных и упругих стенок, появились новые структуры – вагиноламина и проктовагинус (*Ontholestes*, *Abemus*, *Emus*, *Thoracostrongylus*), функция которых сводится к обеспечению фиксации гениталий самцов в половых протоках самок. Вагиноламина – это производное дорсальной стенки вагины, возникла она из мембранозной складки дорсальной стенки вагины, у входа в сперматеку. Далее, морфоэволюция привела к склеротизации

этой складки, ее дальнейшему увеличению в размерах и конечному формированию современных форм вагиноламин. Располагается вагиноламина у входа сперматеки, она выгнута во внутреннюю часть вагины, имеет вид скобы, медиальная часть которой находится под входом в сперматеку, при этом зависая под ним в вентральном направлении. Вагиноламина является направляющей структурой для эндофаллуса, поддерживающей его же вершину, при его фиксации с входом в сперматеку или вхождении в нее. Проктовагинус представляет собой образованную на дорсальной стенке вагины слегка склеротизированную площадку с неровной, шершавой поверхностью. Он образовался в результате склеротизации и покрытия микротрихиями участка дорсальной стенки вагины, спаянного с проктодеумом. Проктовагинус способствует фиксации гениталий самцов в вагине.

5.2.3. Предопределенность морфоэволюции

Сперматека всегда сопровождается придатком – половой железой. И здесь возникает вопрос о происхождении совмещения этих двух различных структур. Изначально половая железа являлась придатком вагины. Известны три вариации расположения половой железы относительно ее присоединения к вагине: «базальная» (наиболее распространенная), «дорсоцентральная» и «апикальная». Какой именно из этих морфотипов возник раньше или позже, став производным других форм, выяснить на данный момент невозможно. Можно предположить, что эти формы возникли независимо друг от друга, исходя из генетической специфики, а временной фактор их возникновения относительно друг друга выяснить проблематично. При этом сперматека прикреплена к вагине дорсоцентралью или апикально и ей всегда сопутствует половая железа. Поэтому, при базальном соединении половой железы, приходится предполагать, что половая железа в процессе морфоэволюции вагины переместилась от основания вагины к ее середине, а впоследствии к вершине, и именно в этих участках вагины и произошло ее воссоединение со сперматекой. Но это перемещение, с точки зрения его поддержки со стороны естественного отбора, труднообъяснимо. Поэтому мы вынуждены придерживаться иной гипотезы. За осно-

ву рассуждений взята вариация расположения половой железы – «дорсоцентральная» (*Platydracus brevicornis*, *P. cinnamopterus*). Моделью послужил *Platydracus brevicornis*, у которого половая железа находится с внешней, дорсальной стороны, ближе к центру, а эндофаллус относится к форме «изогнутый». Именно эта форма необходима для дальнейшего понимания процесса морфоэволюции гениталий. Вершина внутреннего мешка этой формы при половом процессе располагается, также примерно, в центре дорсальной стенки вагины, но с ее внутренней стороны, фактически приблизительно в месте соединения протока половой железы с вагиной. И в этом положении гениталий обоих полов произошли следующие события. Просперматека образовалась на внешней стороне стенки вагины, напротив вершины эндофаллуса, в ее центральной части, и оказалась рядом с половой железой. Затем в процессе морфоэволюции проток половой железы сблизился и впоследствии соединился с основанием просперматеки. Это также значимое событие, поскольку половая железа, будучи придатком вагины, одновременно стала таковой и у просперматеки. Далее, просперматека сформировалась в сперматеку путем собственного удлинения. Удлинение последней привело и к удлинению ее основания. Но к ее же основанию была присоединена на тот момент половая железа. И по мере удлинения этого основания половая железа, будучи прикрепленной к нему, отделилась от вагины и полностью стала придатком сперматеки. Что и привело к образованию уже современных форм сперматек, с половой железой, приблизительно исходящих из центральной части дорсальной стенки вагины. Таким образом, данное изначальное расположение половой железы в центре дорсальной стенки вагины явилось преадаптацией, обусловившей возникновение данного морфотипа гениталий с центральным расположением сперматеки относительно дорсальной стенки вагины. Морфоэволюция сперматек с апикальным расположением на вагине предположительно происходила аналогично, но уже на основе формы эндофаллуса «прямая» и с вагиной, с апикальным расположением половой железы (*Platydracus aff. birmanus*). Непонятен вопрос, что именно обусловило вышеизложенную схему коэволюции сперматеки и половой железы. Но его понимание возможно только при выяснении функции половой железы.

Обобщая сказанное, надо отметить то, что все три формы вагины с различным положением половой железы возникали спонтанно в разных морфологических группах, но развитие сперматеки было возможно только в месте близкого расположения к друг другу половой железы и вторичного агонипора при спаривании. В случае расположения половой железы базально это не могло привести к появлению сперматеки, так как, в силу апикального расположения агонипора, он физически не мог находиться в базальной части вагины, в месте расположения входа половой железы. Там же, где «прямая» форма эндофаллуса совпала с формой вагины с апикальным расположением железы, образовалась сперматека с апикальным расположением. В случае с «дорсоцентральным» расположением железы и в сочетании с формой внутреннего мешка «изогнутая» образовалась сперматека с дорсальным расположением.

Таким образом, только два морфотипа вагин – с «дорсоцентральным» и «апикальным» расположением железы – мы находим предшествующими формами более сложных морфотипов гениталий, имеющих наряду с половой железой и сперматеку. И эти же морфотипы образуют два параллельных направления морфоэволюции гениталий самок. Одно из них образовано из морфотипа с дорсоцентральным расположением железы в вагине. Это же направление формирует и включает в себя морфотипы гениталий, у которых сопряженные железа и сперматека исходят из дорсоцентральной части вагины. Сама же вагина у них в подавляющем большинстве случаев – мембранозная. В частности, это морфотипы с «короткой», несколько утолщенной сперматекой (*Ontholestes* spp.). Следующими в этом направлении, друг за другом, располагаются морфотипы с «длинной» (*Abemus chalcopygus*) и «сверхдлинной» (*Emus hirtus*) сперматеками. Данное построение последовательных переходов гениталий предположительно отражает основную линию морфоэволюции гениталий самок, поскольку составляющие ее морфотипы доминируют в таксонах комплекса «*Platydracus*».

Направление с апикальным расположением сперматеки известно только у двух видов из гр. *Platydracus maculicollis*, поэтому мы находим его дополнительным, относительно основной линии, поскольку подобное расположение сперматеки в вагине нами у других видов комплекса на данный момент не обнаружено. Но, возможно,

именно оно дало началу развития других групп родов в этой подтрибе. Однако этот вопрос выходит за рамки нашей работы.

Мы подчеркиваем, что данные направления построены на типологии и не несут в себе филогенетических закономерностей, поскольку, по крайней мере, некоторые отдельные элементы этих рядов образовывались независимо друг от друга. Построение этих морфоклин необходимо для общего понимания направления морфоэволюции гениталий самок.

5.3. Реконструкция морфоэволюционного процесса гениталий в комплексе «Platydracus»

На основании изложенного выше, общая морфоэволюция гениталий поэтапно представляется следующим образом. Часть нижеприведенных рассуждений носит сугубо гипотетический характер, поскольку на данный момент их практического подтверждения не имеется.

5.3.1. Последовательность эволюционных событий

Процесс эволюции гениталий происходил в виде взаимосвязанных этапов морфоэволюции отдельных структур, представленных ниже.

1. Сперматека отсутствует, оплодотворение происходит в уплотненной вагине. Эндофаллусы мешковидные, на их вершине имеются слаборазвитые агонопориальные склериты, предназначенные для закрепления эндофаллусов в вагине.
2. По мере развития и усиления агонопориальных титиллаторов, эволюционно обусловленных более эффективным закреплением в вагине эндофаллусов, в ее дорсальной или апикальной частях образовалось внешнее выпячивание – «просперматека». В ней фиксировались агонопориальные склериты.
3. Эти «просперматеки» попутно стали выполнять функцию сперматеки.
4. Происходит дальнейшая трансформация просперматек в сторону увеличения их объема, что привело к укрупнению

их размеров и впоследствии к формированию полноценных сперматек в виде удлинённых, нитевидных структур.

5. Параллельно шло удлинение и сужение эндофаллусов, что обеспечивало им проникновение в утончённую сперматеку.
6. Это привело к трансформации формы вагины, её стенки во многом стали менее плотными и более эластичными.
7. Вследствие удлинения эндофаллусов произошло также удлинение и сужение пенисной трубки как их вместительности.
8. Парамеры, вслед за увеличением пенисной трубки, в основном удлинились.

Как частный случай, парамеры потом укоротились до их почти полного исчезновения (*Platydracus maculipennis*, *Naddia* spp.). Это не носит общего характера. Причина этой редукции парамер аналогична той, которая привела к деструкции базовентральные титиллаторы, – усложнение эндофаллусов привело к их достаточной эффективной фиксации в половых путях самок. Парамеры также несут эту функцию, и поскольку необходимость во многом в этом отпала, то и они практически исчезли.

5.3.2. Формирование сперматеки – событие статуса ароморфоза

Образование сперматеки – это значительный эволюционный акт, который привел к общему изменению и усложнению гениталий. Он был обусловлен общебиологической стратегией на расселение, поскольку наличие сперматеки приводило к более успешному освоению территорий, удалённых от материнской популяции, на которых встреча самки с самцом могла быть маловероятной. Наличие же запаса спермы в сперматеке нивелировало это негативное обстоятельство. Несомненно, в целом образование сперматеки в эволюционном аспекте, исходя из своей значимости, должно рассматриваться в статусе «ароморфоза».

5.3.3. Направленность морфэволюции эдеагусов

Морфэволюционная направленность структур эдеагуса теоретически смоделирована согласно реконструкции эволюции гениталий в целом. Также, исходя из всего вышесказанного, по-

строены линии морфоэволюции (морфоклины) структур эдеагуса: пениса и парамер.

5.3.3.1. Пенисная трубка

Делится на два морфотипа – «укороченно-утолщенная» и «удлиненно-зауженная» (см. выше). «Укороченная» в морфоэволюции предшествует «удлиненной» и, как следствие, в морфоклине находится перед ней. К тому же «укороченная» форма в определенной степени соответствует пониманию примитивного типа пениса «trilobe» [9; 26], что тоже согласуется с нашими воззрениями.

5.3.3.2. Парамеры

Парамеры дифференцированы на морфотипы: «средней длины», «удлиненные» и «укороченные».

Морфотип «средней длины», чаще всего, сопряжен с пенисной трубкой «укороченно-утолщенная», которая находится в начале собственной морфоклины (см. выше). Соответственно этому, морфотип парамеры «средней длины» также должен быть первым звеном в морфоклине парамер. От него далее друг за другом следуют морфотипы «удлиненные» и «укороченные». Причины этого изложены выше.

5.4. Общая направленность эволюции гениталий

Векторы эволюции гениталий могут идти в направлениях как на усложнение, так и на упрощение собственной конституции. Исходя из изложенных выше доводов, общая эволюция гениталий в комплексе «Platydracus» просходит в направлении усложнения собственной организации. Но поскольку возможен и альтернативный процесс на упрощение конституции, в этом разделе приводится дополнительная аргументация, подтверждающая эволюцию гениталий на «усложнение». В основу теоретического положения направления морфоэволюции гениталий взята презумпция об «усложнении». В пользу этого говорит то, что результатом усложнения репродуктивных органов стало возникновение ароморфоза в виде появления отдельного органа сперматека, обеспечивающего

более эффективное размножение. Как альтернатива, общая эволюция гениталий могла идти по направлению упрощения своей организации. Для решения этой дилеммы нами ограниченно исследованы в аналогичном аспекте гениталии в подтрибах *Xanthopygina* Sharp, 1884, *Philonthina* Kirby, 1837 [11]. У видов этих таксонов также имеются сходные морфотипы гениталий, такие как «эндофаллус двуфалломерный» (*Philonthus spinipes* Sharp, 1874 [11]; *Paraxeonopygus ?peruvianus* (рис. 64) и «эндофаллус трехфалломерный», *Philonthus tenuicornis* Mulsant et Rey, 1853 [11]; *Bisnius parvus* Sharp, 1874 [11]; *P. politus*). Вагины – «уплотненные без сперматек» (*Elecatopselaphus* aff. *peruvianus*, *Philonthus spinipes* (рис. 69, 70), *P. quisquiliarius* (рис. 71) и «мембранозные со сперматеками» (*Philonthus splendens sideropterus* (рис. 66); *P. tenuicornis* Bernhauer, 1915 (рис. 67); *P. politus*; *Styngetus* sp. (рис. 65). Таким образом, в этих подтрибах, как и у *Staphylinina*, выявлены изоморфные пути морфоэволюции гениталий. Это совпадение путей морфоэволюции обусловлена, прежде всего, родством вышеперечисленных подтриб, которое и определяет общую сходную направленность эволюции [6; 7; 16; 17], в частности, гениталий этих подтриб. Можно предположить, что эти сходные морфотипы и пути морфоэволюции могли также образоваться вследствие эволюции в этих подтрибах в направлении на «упрощение». Но мы считаем, что данное совпадение векторов эволюции морфологических форм более вероятно для эволюционного направления на «усложнение», чем для направления на «упрощение», поскольку фактически обратная морфоэволюция, повторяющаяся в деталях и происшедшая сразу во всех перечисленных подтрибах, по нашему мнению, событие маловероятное. Тем более, направление на усложнение все-таки имеет большее распространение в таксонах биоты. Хотя оно также может иметь место, поскольку потенциально предопределено родством этих подтриб.

ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНИЯ КОМПЛЕКСА «PLATYDRACUS»

Непосредственно сам процесс филогенеза раскрыт в виде гипотетического филогенетического сценария. Под ним здесь понимается представление филогенетических взаимоотношений и процессов между членами комплекса «Platydracus», с его конечным иллюстративным изображением в виде кладограммы.

Поскольку исследование филогении данного комплекса опирается, в основном, на научный подход «кладистический анализ», то для его осуществления у привлеченных признаков (прежде всего признаки гениталий, а также двух габитуальных признаков – «медиальный киль мезостернума» и «вытянутые углы передне-спинки») определены филогенетические валентности. Для этого были использованы результаты раздела морфологической эволюции. Поэтому применяемые в кладистике презумпции [3; 6] были использованы в тех случаях, где данные морфоэволюции были недостаточными и их применение было более оптимальным. Апоморфии обозначены собственным номером. В тех случаях, когда не удавалось выявить аутапоморфию, филогенетические направления и их клады выделялись на основе их апоморфий, хотя это не согласуется с методологией кладизма, но поскольку оговоренные направления реально существуют и опосредованно подтверждаются типологическим анализом, то их допустимо включать в филогенетический процесс.

6.1. Модальности и их филогенетические валентности

Термин «модальность» здесь применен в понимании А. П. Расницына [6], как наиболее употребимый при филогенетических изысканиях.

Эндофаллус. Морфотип «эндофаллус с двумя фалломерами» имеет две формы – «прямая» и «изогнутая». Последняя форма – апоморфия (№ 1). По данным морфоэволюции, «изогнутая» форма является производной «прямой» и поэтому это новообразование.

Морфотип эндофаллуса «с тремя фалломерами» – апоморфия (№ 2), по отношению к модальности «с двумя фалломерами», вследствие того, что «трехфалломерные» эндофаллусы представляют собой новообразования, так как они обязаны своим появлением в процессе морфоэволюции последующим метаморфозам эндофаллусов «двухфалломерных» (результаты исследований морфоэволюции гениталий).

Базовентральные титиллаторы. Исходя из итогов исследований морфоэволюции следует, что морфотип «прималамина» – базовая плезиоморфия по отношению ко всем остальным формам базовентральных титиллаторов, а все остальные приведенные далее морфотипы это результат их последовательных преобразований друг в друга. Предваряет эту последовательность морфотип «цельный». Последующие же в ней морфотипы – новообразования относительно предыдущих. Особо необходимо отметить, что базовентральные титиллаторы «овальные» – это морфологически сходная группа, имеющаяся у разных видов различных родов (см. выше). В случаях, когда виды принадлежат разным родам, данное сходство этой структуры объясняется параллелизмом. Если же виды находятся в одном роде, то прямым родством. И поэтому в данных филогенетических исследованиях морфотип «овальный» рассматривается только в пределах рода *Ontholestes*. Исходя из приведенных доводов произведена следующая дифференциация данной последовательности морфотипов на соответственные им апоморфии.

- Базовентральный титиллатор «цельный», формы «типичный» – апоморфия (№ 3).
- Кластер морфотипов базовентральные титиллаторы «парнополиморфные» – производные форм морфотипа «цельный» – апоморфия (№ 4). Как следствие, их отдельные формы также апоморфии. Из них отдельно выделены базовентральные титиллаторы «овальный» – апоморфия (№ 5) и базовентральные титиллаторы «угловидные» – апоморфия (№ 6), поскольку они имеют определенное значение в понимании отдельных эпизодов филогенеза.
- Мембранозные структуры – это апоморфия (№ 7) и новообразование, вследствие того, что эти структуры являются производными гомологами базовентральных титиллаторов (данные морфоэволюции гениталий).

- Признак «полная редукция базовентральных титиллаторов». Это апоморфия (№ 8), по отношению уже ко всем упомянутым выше модальностям базовентральных титиллаторов и их гомологов, поскольку редукция базовентральных титиллаторов – это завершающий этап их собственных преобразований. На это указывают исследования морфоэволюции.
- Агонопориальные склериты. Модальности: слаборазвитые склериты – плезиоморфия, хорошо развитые – апоморфия (№ 9). По данным морфоэволюции гениталий, последний морфотип это следствие генезиса первого, что позволяет воспринимать его как новообразование.
- Структура эндофаллуса «вентральный выступ» – аутапоморфия (№ 10). Данный признак имеется только у *Ontholestes brasilianus*, поэтому его эндофаллус более усложненный по сравнению с таковыми остальных изученных видов этого рода. Он понимается как уникальное новообразование. Его валентность определена презумпциями «сложности» и «внешней группы».
- Структура эндофаллуса «вентральная щетка» – апоморфия (№ 11). Поскольку данный признак обеспечивает большую сложность эндофаллусов, по сравнению с внутренними мешками, лишенными его, то его валентность обусловлена презумпцией «сложности».
- Структура эндофаллуса «апикальный титиллатор» – аутапоморфия (№ 12). Это уникальный признак *Naddia borneensis*, поэтому его валентность определена на основе презумпций «сложности» и «внешней группы».
- Структура эндофаллуса «поперечная вентральная камера» – аутапоморфия № 13. Она характерна группе видов «*P. fulvipes*» – *Platydracus fulvipes* и *P. aureofasciatus*, поэтому выбор данной валентности обязан презумпции «внешней группы».
- Признак «дистальный фалломер сферической формы» – это аутапоморфия (№ 14). Данная форма дистальной части эндофаллуса имеется только у вида *Platydracus brevicornis* [13]. Это с позиций презумпции «внешней группы» – апоморфия.
- Структура эндофаллуса «апикальная камера» – аутапоморфия (№ 15). Она имеется только у двух видов рода

Platydracus, близких к *P. basicornis*, объединенных в группу «basicornis». В рамках презумпции «внешней группы» позволяет понимать ее как синапоморфию этой группы.

- Структура эндофаллуса «медиевентральные ламины» – аутапоморфия (№ 16). Данный признак уникален для вида *Ontholestes* sp.1, поэтому он, в свете презумпции «внешней группы», апоморфен.
- Пенисная трубка. Модальности: «укороченно-утолщенная» – плезиоморфия, а «удлиненно-зауженная» – апоморфия (№ 17). Первый морфотип предшествует второму в морфоклине, т. е. последний является новообразованием. К тому же первая форма близка к примитивному типу пениса «trilobe» [9; 18], что также указывает на ее плезиоморфность.
- Вагина с уплотненными стенками – плезиоморфия. Вагина с мембранозными – апоморфия (№ 18). Исходя из данных морфоэволюции, мембранозная вагина – новообразование.
- Сперматека имеет следующие модальности: «отсутствие сперматеки» – плезиоморфия; «короткая сперматека»; «длинная сперматека»; «сверхдлинная» – это апоморфии (№ 19, 20, 21 соответственно). В ряду морфоэволюции эти морфотипы представлены как последовательные преобразования, исходя из чего, каждая последующая форма – новообразование.
- Вагиноламина. Модальности: «отсутствие вагиноламина или ее наличие в слаборазвитой форме» – плезиоморфия; «вагиноламина хорошо развита» – апоморфия (№ 22). В рамках направления морфогенезиса этой структуры следует то, что форма «отсутствие вагиноламина или ее наличие в слаборазвитом варианте» предшествует таковой «вагиноламина хорошо развита». Поэтому последняя форма – это новообразование.
- Признак наличия кия на мезостернуме – это апоморфия (№ 23).

Данная структура характерна только группе «Ontholestes» (см. выше). Мезостернум, обладающий этим образованием, является более сложно устроенным, по сравнению с таковым, не имеющим кия. Это, в аспектах презумпций «сложности» и «внешней группы», позволяет рассматривать модальность «наличие кия» как апоморфию.

- Признак «передние углы переднеспинки вытянутые» – это апоморфия (№ 24). Определение этой валентности обусловлено презумпцией «внешней группы», поскольку данный признак характерен только группе «*Ontholestes*».

6.2. Реконструкция предковых форм

На основе определения филогенетической валентности модальностей произведена реконструкция предковой формы комплекса «*Platydracus*». Ее теоретической основой взято положение о том, что, как минимум, предковая форма не должна иметь аутапоморфий [5], а в оптимальном случае она должна быть плезиоморфной относительно предполагаемых дочерних образований. Этому условию удовлетворяет ряд плезиоморфных модальностей: эндофаллус двуфалломерный формы «прямая», агонопориальные склериты слабо развиты, морфотип базовентральный титиллатор – «ламина», вагина с плотными стенками, сперматека отсутствует.

6.2.1. Предковая формация «*Plesiodracus*»

Данным строением гениталий в полной мере обладает вид *Platydracus* sp. aff. *femoratus*.

Но эта архаичность строения его гениталий позволяет реконструировать только модельную предковую форму, сам же этот вид ни в коей мере нельзя считать предковым, поскольку для этого не имеется прямых доказательств.

Эта модельная форма подразумевает под собой объединение родственных форм, нежели традиционно какой-либо единственный вид. Такой подход понимания обсуждаемой модельной формы обязан имеющемуся достаточному разнообразию таксонов, входящих в комплекс «*Platydracus*», который предполагает, что, вероятнее всего, их эволюция происходила от родственных, но различных предковых форм. Эта модельная форма названа здесь формация «*Plesiodracus*». Остальные таксоны комплекса «*Platydracus*», относительно этой формации, имеют апоморфные модальности хотя бы по части вышеуказанных признаков. Это, с учетом приведенных выше доводов, одновременно позволяет считать формацию «*Plesiodracus*» предковой формой и самого рода *Platydracus*, по-

скольку входящие в него виды, по крайней мере, по отдельным своим признакам, относительно данной формации, апоморфны. В целом же род *Platydracus* нельзя считать предковым по отношению к комплексу «*Platydracus*», поскольку в нем имеются виды, имеющие аутапоморфии как по вышеприведенным признакам, так и по таковым, не вошедшим в данный перечень. Например, в этом роде имеются виды с сильно укороченными параметрами (*Platydracus maculipennis*). Это рассматривается, относительно более удлиненных параметров, в аспекте их морфоэволюции и в свете презумпции «упрощения» как новообразование, т. е. как апоморфии. При этом у предполагаемых дочерних таксонов рода *Platydracus* – родов *Ontholestes* и *Abemus* параметры удлиненные. То есть относительно вышеприведенного случая это – плезиоморфии. Появление таких апоморфных состояний у видов рода *Platydracus* объясняется их более поздней морфоэволюцией, происшедшей после формирования предкового континуума, из которого они, собственно, и произошли. Для объяснения подобных случаев нами введена собственная презумпция «последующей эволюции».

6.2.2. Предковая формация – группа видов «*Stercorarius*»

Помимо формации «*Plesiodracus*», модельной предковой формой для отдельных таксонов комплекса рассматривается также группа видов «*Stercorarius*». Она, относительно формации «*Plesiodracus*», по ряду своих модальностей, таких как базовентральные титиллаторы «типичный», эндофаллус «загнутый», апоморфна, что предполагает ее дочерним ответвлением этой формации (см. ниже). Но тем не менее эта группа достаточно архаична, насыщена плезиоморфиями – эндофаллус двуфалломерный, агонопориальные склериты малоразвиты, сперматека отсутствует, вагина уплотненная, что и позволяет ее считать модельной предковой совокупностью для некоторых таксонов комплекса, в частности для рода *Emus*, по отношению к которым она полностью плезиоморфна и морфологически к ним близка.

6.2.3. Предковая форма «*Plesiolestes*»

Также нами составлена реконструкция предковой формы рода *Ontholestes*. Это гипотетическая модель, в силу вышеизло-

женного условия об отсутствии аутапоморфий, в идеале, должна быть плезиоморфной относительно видов рода *Ontholestes*. За основу ее моделирования гениталий взяты виды *Ontholestes* sp.1, *O. aurosparsus*, *Ontholestes borneensis* Cameron, 1942, *Ontholestes superbis* Bernhauer, 1915, *Lesonthotes vulneratus* Smetana and Brunke, 2019 и *Abemus chalcopygus*, поскольку у них имеются, приведенные далее, значимые признаки, востребованные для создания модели и находящиеся в плезиоморфном состоянии. У *Ontholestes* sp.1 это эндофаллус укороченный, мешкообразный, близкий по форме к таковой формации «Plesiodracus», фактически это переходная форма между внутренними мешками формации «Plesiodracus» и таковыми рода *Ontholestes*. Также имеется вагина с уплотненными стенками. У *O. aurosparsus* базовентральный титиллатор цельный, морфотип – «ламина». У видов *Ontholestes borneensis*, *Ontholestes superbis* и *Lesonthotes vulneratus* передние углы переднеспинки слегка или вообще не вытянуты [20; 30; 31; 35]. У *Abemus chalcopygus* киль на мезостернуме слабовыражен, что может рассматриваться как переходная форма между морфотипами «отсутствие кия» и его наличие. Это форма, по отношению к последнему морфотипу, – плезиоморфия. Таким образом, интегрируя вышеуказанные плезиоморфные характеристики этих видов, предковая форма рода *Ontholestes* представляется нам со следующими плезиоморфными модальностями – эндофаллус трехфалломерный, но укороченный, мешкообразный, его базовентральный титиллатор цельный, вагина с плотными стенками, передние углы не вытянуты, киль на мезостернуме слабовыражен, укорочен. Названа она здесь форма «Plesiolestes».

6.3. Филогенез

Непосредственно сам процесс филогенеза раскрыт в виде гипотетического филогенетического сценария. Под ним здесь понимается представление филогенетических взаимоотношений и процессов между членами комплекса «Platydracus», с его иллюстративным изображением в виде кладограммы (рис. 105).

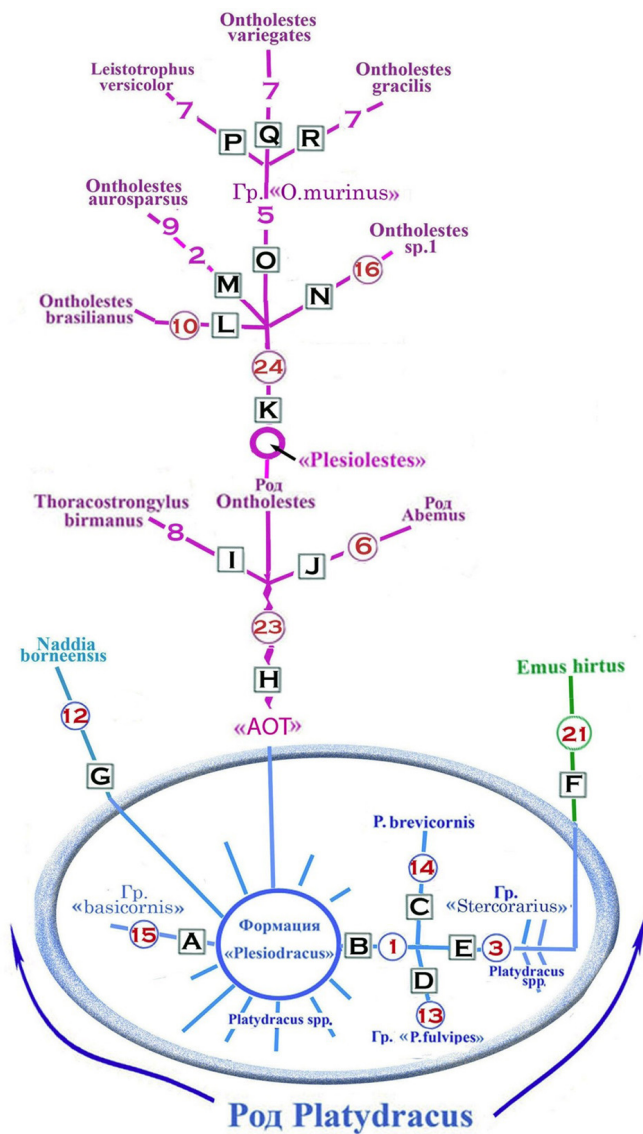


Рис. 105. Кладограмма

6.3.1. Сценарий филогенеза

Данный сценарий основывается на приведенных выше филогенетических исследованиях.

Отправным моментом понимания филогенетических преобразований комплекса «Platydracus» является предковая формация – «Plesiodracus». Остальные таксоны комплекса, относительно ее модальностей апоморфны, и поэтому рассматриваются гипотетическими потомками этой формации.

Конкретно, какие именно виды этой самой формации могут быть предковыми по отношению к образованным от нее таксонам, выяснить на данный момент невозможно. Предположительно, в разные периоды времени от формации «Plesiodracus» исходили определенные филогенетические направления как отдельных видов и их групп, так и таксонов более высокого ранга. Выявить хронологию очередности возникновения этих направлений на данный период исследований не представляется выполнимым, и поэтому возможно только констатировать их наличие, с их изображением в виде отдельных клад на кладограмме (см. рис. 105). В ее основание, исходя из приведенных выше соображений как о наиболее архаичном кластере, помещена формация «Plesiodracus». От нее отходят, оговоренные выше, имеющие апоморфные модальности дочерние клады различных иерархических уровней, которые, собственно, и соответствуют направлениям филогенеза в комплексе «Platydracus». Сами клады изображены прямыми линиями и обозначены, каждая своей, буквами английского алфавита, обрамленных фигурой «квадрат». Также на каждой кладе проставлена только ее аутапоморфия, выделенная знаком – «окружность», внутри которой прописан номер данной аутапоморфии. Апоморфии же, при необходимости, приводятся в тексте, в характеристиках клад. В отдельных случаях, при отсутствии аутапоморфий, клады поддерживаются ее апоморфиями, имеющими наибольшее филогенетическое значение. При этом на самой кладе проставляются их номера, но без обрамления окружностью.

Перечень клад с комментариями приведен ниже.

6.3.2. Кладогенез

Клады видов рода *Platydracus*. Это совокупность клад, исходящих непосредственно от вышеприведенной формации «*Plesiodracus*», принадлежащих отдельным видам или группам видов, которые имеют хотя бы одну апоморфную валидность. Общие с формацией «*Plesiodracus*» плезиоморфии позволяют считать эти таксоны потомками данной формации. Эти условные потомки, в большинстве своем составляющие данную совокупность, представляют собой довольно разнообразную, сборную группу. В нее входят как близкородственные виды, так и не являющиеся таковыми. Они приведены ниже. Часть же направлений мы не сочли нужным отдельно рассматривать, поскольку подробный обзор внутренней структуры и родственных взаимоотношений в самом роде *Platydracus* не входит в задачи данной работы. Поэтому эта группа видов отображена в виде обезличенных клад, без указания их конкретной видовой принадлежности, и обозначена на кладограмме как «*Platydracus* spp.».

Клада («А») группы близких видов *Platydracus* sp.1 и *Platydracus* sp.2 гр. «*Basicornis*», она поддержана аутапоморфией № 15 и апоморфией № 8. Отмечена на кладограмме как гр. «*Basicornis*». Эта клад образована обособленным морфоэволюционным направлением, выделенного на оригинальной основе морфотипа эндофаллуса «многокамерный». Исходя из крайней оригинальности строения этого морфотипа, находим наиболее вероятным формирование этой группы видов на ранних этапах становления рода *Platydracus*. Это обстоятельство определяет базальное местоположение данной клад.

Клада («В») групп видов, объединенных морфотипом «эндофаллус изогнутый», который и составляет ее аутапоморфию № 1. Она делится на следующие три дочерние клады – «С», «D» и «Е».

Клада («С») вида *Platydracus brevicornis*, ее достоверность обеспечена аутапоморфией № 14.

Клада («D») группы двух близких видов *Platydracus fulvipes* и *P. aureofasciatus*, обозначена на кладограмме как гр. «*P. fulvipes*», поддержана аутапоморфией этой группы № 13, она же синапоморфия этих же видов.

Клада («Е») группы видов гр. «*Stercorarius*» с собственной аутапоморфией № 3, она имеет свои дочерние клады, входящих в состав этой группы видов, а также вида *Emus hirtus*. В этой группе максимальным количеством плезиоморфных модальностей обладает вид *P. chalcocephalus*. Поэтому его можно рассматривать как модель предковой формы этой группы. Но специально она не выделена на кладе, ввиду отсутствия особой актуальности. От данной клады отходят обезличенные дочерние клады видов, имеющих, относительно этой модели, апоморфные модальности. Они, аналогично вышеоговоренной ситуации, обозначены как «*Platydracus* spp.». Более подробное освещение этого вопроса, не выходящего за рамки этой группы, мы находим излишним.

Далее приведены клады остальных родов.

Клада («F») вида *Emus hirtus* опирается на аутапоморфию № 21. У этого вида базовентральные титилляторы образуют две вариации – редкую, сходную с базовентральным титиллятором «типичный», и более обычную «парнополиморфную», которая для *Emus hirtus* является нормальным состоянием его базовентральных титилляторов. Редкую вариацию мы находим исходной по отношению к «парнополиморфной». Сходство же редкой вариации с базовентральным титиллятором «типичным», характерным для группы видов «*Stercorarius*», позволяет сближать вид *Emus hirtus* с этой группой и воспринимать ее потомком. Косвенно за это говорит и совпадение ареалов данного вида и группы «*Stercorarius*», ограниченных Палеарктикой.

Клада («G») вида *Naddia borneensis* имеет аутапоморфию № 12. Его предковой формой должен быть вид плезиоморфный относительно вышеприведенной аутапоморфии, т. е. не имеющим этого признака. Этому может соответствовать таксон, принадлежащий формации «*Plesiodracus*» или же находящийся за ее пределами, включая и рода *Platydracus* в целом. Как пример, моделью предковой формы, находящейся за пределами формации «*Plesiodracus*», может служить вид *Platydracus* sp.2. У него прямой, дистально утолщенный эндофаллус, титиллятор-щетка имеет обрамление из более длинных спикул, эти признаки сходны с таковыми *Naddia borneensis*, что позволяет рассматривать данный вид в вышеприведенной категории. За предположение о том, что род *Naddia* об-

разошелся за пределами рода *Platydracus*, свидетельствуют современные работы [20; 37], в которых *Naddia* рассматривается параллельной кладой рода *Platydracus*.

Клада («Н») родов – *Abemus*, *Ontholestes* и *Thoracostrongylus* поддержана аутапоморфией № 23 и апоморфиями № 2 и 4.

Эта кладка представляет собой общее направление филогенеза родственного объединения трех родов *Abemus*, *Ontholestes* и *Thoracostrongylus*. Для удобства, исходя из начальных букв названий составляющих этих родов, этому направлению и объединению дано сокращенное название «АОТ». В пользу генетической близости этих таксонов говорит ряд доводов. В первую очередь, у них имеется аутапоморфия № 23, но которая с определенными оговорками (поскольку она отсутствует у вида *Abemus chloropterus* (Panzer, 1796)) рассматривается и как синапоморфия указанных выше родов, и одновременно как аутапоморфия «АОТ». Кроме того, о родстве родов *Ontholestes* и *Thoracostrongylus* свидетельствуют данные, приведенные в работах Smetana [21; 33]. Также у двух видов *Ontholestes marginalis* Gene, 1836 и *O. simulator* Kirshenblat, 1936 оригинальная окраска надкрыльев (нижняя часть их боковых сторон красная) сходна с таковой *Abemus chalcopygus* [2] и *A. chloropterus*. Данные типологического анализа тоже указывают на близость этих трех родов.

Для понимания конкретной ситуации филогенетических взаимоотношений этих родов далее приведена подробная аргументация. У каждого из этих родов имеются плезиоморфные признаки, носителями которых являются принадлежащие им виды. Это: модальность «короткая сперматека» – род *Ontholestes*; «пенисная трубка укороченная» – *Thoracostrongylus*; «углы переднеспинки не вытянутые» – *Abemus* и *Thoracostrongylus*. При этом данные признаки, будучи в плезиоморфном состоянии хотя бы у одного из этих трех родов, одновременно апоморфны у двух других или же одного из них. То есть у каждого рода имеется апоморфная модальность, одновременно плезиоморфная в других родах. Это говорит о том, что в одном и том же периоде времени ни один из этих родов не мог образоваться ранее, чем два других, и поэтому ни один из этих родов не может быть предковым по отношению к двум остальным. Поэтому эти рода могут рассматриваться по отношению друг

к другу только как сестринские. Таким образом, рода *Ontholestes*, *Abemus* и *Thoracostrongylus* – это самостоятельные филогенетические, сестринские направления в общем русле «АОТ».

Однако в этом случае возникает вопрос определения их общего предка, но он весьма проблематичен, поскольку возможны три варианта реализации предковой формы.

Таким предком резонно считать некий конкретный вид формации «Plesiodracus» рода *Platydracus*, давший начало трем филогенетическим направлениям этих родов одновременно. Эти три направления могли возникнуть от единого предка рода из этой же формации, но в разные хронологические, достаточно удаленные периоды. Данное предположение не позволяет в полной мере считать эти три направления в общепринятом понимании сестринскими, а скорее находить их параллельными векторами.

Вышеуказанные сестринские направления «АОТ» могут быть, каждое по отдельности, производными очень близких, родственных видов как самой формации «Plesiodracus», так и видов, вышедших за ее пределы. То есть у каждого из этих трех родов мог быть свой отдельный предок; или у двух родов общий предок, у третьего рода – свой. Это делает возможным различные сочетания отдельных путей филогенеза, берущих начало от разных предков. Поэтому, с учетом этих трех предположений, реконструкцию предковой формы находим крайне неопределенной и в силу этого некорректной. И в то же время – это обстоятельство ставит вопрос валидности монофилии этого направления. Поэтому данное направление нуждается в дальнейшей коррекции в названных аспектах.

В итоге, на данном этапе исследований, можно говорить лишь о том, что объединение родов «АОТ» это условно-достоверное направление филогенеза, поддержанное аутапоморфией № 23, с неопределенной предковой формой, и подразделяющееся на три, возможно, сестринские клады. Поскольку вопрос ее предковой формы и, как следствие, монофилии, остается нерешенным и открытым, то на кладограмме ее клада отображена волнистой линией.

Клада (I) рода *Thoracostrongylus*, ввиду отсутствия у нее аутапоморфий, опирается на апоморфии № 2, 4, 8, 9, 18, 19, 23. Это базальная клада, поскольку у нее имеется плезиоморфия «пенис-

ная трубка укороченная», что говорит о ранней дифференциации от предковых форм.

Клада (J) рода *Abemus*, ее валидность обусловлена аутапоморфией № 6 и апоморфиями № 1, 2, 7, 9, 18, 20.

Клада (K) рода *Ontholestes*, опирается на аутапоморфию № 24 и апоморфии № 2, 5, 9, 18, 19, 23. В ее основании находится предковая форма «*Plesiolestes*» этого рода. Клада делится на три следующие дочерние ветви.

Клада (L) *O. Brasilianus*, ее достоверность обеспечена аутапоморфией № 10 и апоморфиями материнской клады. Это базальная кладка рода *Ontholestes*. Причина этого в том, что у этого вида имеются оригинальные признаки – «титиллатор-щетка отсутствует», монотитиллатор своеобразной формы, и к тому же есть специфические структуры – «вентральный выступ» и «базовентральные выросты». Такая крайне оригинальная обособленность признаков побуждает считать формирование этого вида весьма неоднозначным. Возможно, эти признаки сформировались как на раннем этапе становления рода, так и позже, или же они, вероятнее всего, могли возникнуть в разное время. Исходя из данной неопределенности, мы сочли оптимальным поместить эту кладку в основании общей кладки рода *Ontholestes*, обозначив ее при этом знаком (?).

Клада (M) *Ontholestes aurosparsus* не имеет аутапоморфии, ее реальность обеспечивают апоморфии общей кладки рода *Ontholestes*. Эти же апоморфии указывают на то, что в целом *O. aurosparsus* сам по себе достаточно продвинутый вид, но его «базовентральные титиллаторы» по своей форме относятся к морфотипу «базовентральных титиллаторов цельный», в частности к его форме – «лампа», что расценивается как плезиоморфия. Последняя характерна для видов рода *Platydracus* формации «*Plesiodracus*». Этот плезиоморфный «базовентральный титиллатор» у *O. aurosparsus*, скорее всего, своего рода атавизм. Но тем не менее эта плезиоморфия в рамках рода *Ontholestes* обязывает данную кладку рассматривать как оригинальную, базальную, выделившуюся от предковой формы на раннем этапе формирования этого рода. Апоморфии же – это следствие более поздних морфологических преобразований, идущих в русле общего направления морфоэволюции эндофаллусов.

Клада (N) вида *Ontholestes* sp.1 поддержана аутапоморфией № 16 вместе с вышеуказанными апоморфиями общей клады. Этот вид, как неоднократно указывалось выше, имеет плезиоморфии, в целом широко распространенные в комплексе «*Platydracus*», что говорит об архаичности данного вида, вследствие чего его кладу занимает базальное положение в материнской кладе рода *Ontholestes*.

Клада (O) группы видов – *Ontholestes murinus* (Linnaeus, 1758), *O. callistus* (Hochhuth, 1849), *O. tessellatus* (Geoffroy, 1785) *O. haroldi* (Eppelsheim, 1884), *O. orientalis* Bernhauer, 1906, *O. marginalis*. Объединяет эти виды апоморфия № 5 – модальность «овальные базовентральные титилляторы», и она же поддерживает данную кладу вместе с остальными апоморфиями материнской клады. Морфотип «овальные базовентральные титилляторы» ограниченно представлен и в роде *Platydracus*, поэтому эта модальность не может рассматриваться как аутапоморфия данной клады. В силу этого вышеприведенная группа видов лишена аутапоморфии, но в то же время это реальное объединение и направление филогенеза, к тому же это опосредованно подтверждается типологическим анализом в виде группы «*O. murinus*», состав которой совпадает с таковым клады (O). В итоге, с опорой на вышеуказанную апоморфию, эта кладу внесена в кладограмму под одноименным названием – группа «*O. murinus*». Поскольку она содержит типовой вид рода – *Ontholestes murinus* и близкие к нему виды, которые можно охарактеризовать как типичные для рода *Ontholestes*, то ее резонно считать «типизированной». Она образует три дочерние кладу (P) (Q) (R) видов – *Ontholestes gracilis*, *O. variegates* и *Leistotrophus versicolor* соответственно. Все эти три вида имеют общий признак «гомологи базовентральных титилляторов – мембранозные структуры», он же апоморфия № 7, этот признак у членов кладу «типизированная» находится в плезиоморфном состоянии. Остальные модальности у этих трех видов и остальных видов кладу «*O. murinus*» сходны. Это допускает рассматривать данные три вида как ее дочерние кладу.

Общность апоморфии № 7 у вышеприведенных трех видов можно объяснить ее наличием у их предковых форм, происходящих из группы видов материнской кладу (O). При этом у всех трех таксо-

нов мог быть единый предок; или же единый предок был только у двух из этих видов, а у одного из них свой предок; или же каждый из этих видов имел отдельного предка. Исходя из презумпции парсимонии [5], предпочтение должно быть отдано версии о едином предке, поскольку именно в этом случае наличие у дочерних форм одной и той же модальности можно объяснить не параллелизмом, а, скорее, прямым родством. Но, исходя из распространения этих трех обсуждаемых видов (см. выше), данное обстоятельство мы находим маловероятным и, по крайней мере, нуждающимся в дополнительной аргументации. Кроме того, применение анализа парсимоний, по мнению Ключе [4], выходит за рамки научных подходов. Поэтому, с учетом всего вышесказанного, мы предпочитаем остановиться на предположении о том, что эти три таксона образовались из направления рода *Ontholestes* – «типизированное», но их предками были разные виды. Однако в этом случае их общий признак «гомологи базовентральных титиллаторов – мембранозные структуры» (он же апоморфия № 7) неприемлемо рассматривать ни как синапоморфию, ни, тем более, как аутапоморфию этих видов, а скорее всего, необходимо признавать как гомоплазию [5; 6]. Отсутствие же аутапоморфий не позволяет выделять отдельные клады [3]. Но это уже формализированные издержки кладизма, а поскольку таксоны реально существуют, то их клады внесены в кладограмму, с обозначением на каждой апоморфии № 7, выделяющей эти три клады из материнской клады группы «*O. murinus*». Возникновение же этих направлений со сходными апоморфными модальностями лучше всего теоретически объясняются «законом гомологических рядов» Н. И. Вавилова [3], а также общим ходом морфоэволюции эндофаллусов, предопределенным историческим развитием [17], морфогенетической конституцией и всем эпигенезом в целом [6] самой подтрибы *Staphylinina*, идущим в данном случае в сторону преобразования «базовентральных титиллаторов» в мембранозные выпячивания. В пользу этого говорит то, что во многих родах этой трибы базовентральные титиллаторы отсутствуют [14]. Исходя из всего вышесказанного, мы считаем, что эти три вида не образуют близкородственной группы, а представляют собой отдельные изоморфные направления.

7.1. Эволюционная составляющая эпигенеза

Познание эволюции комплекса «*Platydracus*» имеет существенное значение для прояснения его филогенетических и таксономических вопросов, ведущих к пониманию общих эпигенетических процессов в нем. Общая эволюционная подоплека, точнее стратегия эпигенеза комплекса «*Platydracus*», прежде всего, выражена в аспекте направленности трофической специализации. Предковые формы из рода *Platydracus* представляли или представляют собой неспециализированных зоофагов. Это подтверждается строением их мандибул. Они имеют различной формы зубцы, которые своей разноплановой направленностью относительно плоскости мандибул образуют совместно с ней трехмерную конфигурацию. Данное строение весьма универсально и адаптировано к потреблению самых разнообразных пищевых объектов. В других таксонах комплекса, филогенетически производных от рода *Platydracus*, мандибулы преобразованы в более специализированные формы, с удлинненными и утонченными дистальными частями и проксимальными, крупными зубцами, направленными в одной и той же плоскости с мандибулами, и в целом мандибулярный аппарат характеризуется двумерной конституцией. Он позволяет употреблять в питании достаточно крупные и подвижные объекты, с не очень жесткими покровами. Это свойственно, например, виду *Emus hirtus* и таксонам направления «АОТ», наиболее ярко это выражено у *Leistotrophus versicolor*. У *Naddia* spp., в противоположность этому, мандибулы укороченные, с короткими зубцами. Эти мандибулы рассчитаны на потребление мелкой, но жесткой добычи. Исключение составляют виды рода *Abemus*, их мандибулы сходны с таковыми у видов рода *Platydracus*. Таким образом, эволюционно эпигенез шел от малоспециализированных форм по направлению освоения более специфических пищевых объектов

и, как следствие, и занимаемых этими объектами экологических ниш (например, таких как помет крупных млекопитающих), образуя при этом различные узкоспециализированные морфоэволюционные направления в различные хронологические периоды. Последнее более разносторонне освещено ниже.

Эволюция гениталий комплекса, подробно рассмотренная выше, происходила в сторону усложнения собственной конституции. Оно же, в целом, способствовало повышению эффективности репродуктивной функции, а поэтому поддерживалось и поддерживается в настоящее время естественным отбором. Это достаточно типично для общебиологических эволюционных процессов.

7.2. Анализ исторического становления

Историческое формирование комплекса родов «Platydracus», исходя из массива разноплановых исследований, происходило, вероятнее всего, в различные временные этапы. В эти этапы образовывались отдельные морфологические группы, берущие свое начало в формации «Plesiodracus», а затем в процессе эволюции они сформировались в отдельные таксономические кластеры. Сама формация рассматривается же как общий генетический континуум комплекса. Он не однороден и состоит из отдельных близкородственных групп. Эти группы представляют собой внутренние соподчиненные, генетические континуумы общего континуума. В разные хронологические периоды из этих соподчиненных континуумов образовались как отдельные единичные таксоны, так и целые таксономические группы. Основные из них это: гр. «Basicornis» – клада «А»; группа родов – направление «АОТ»; группы видов клады «В». Определение хронологической последовательности их образования маловероятно. Таким образом, формирование комплекса «Platydracus» происходило постепенно, по мере формирования в нем, соответственно своей хронологической последовательности, различных эволюционных направлений, описанных выше как морфологические (типологические) объединения и соответствующие им филогенетические векторы. В конечном итоге, к современному этапу, в целом образовался данный комплекс, состоящий из отдельных таксономических составных,

которые связаны в ряде случаев с друг другом не прямым, а скорее условным, опосредованным родством. Это достаточно показательно на примере направления «АОТ». Так, при сравнении родов *Abemus* и *Ontholestes* обнаруживается, что, несмотря на наличие сходных признаков, однозначного четкого общего признака не имеется. Это отдельные ветви, исходящие из их соподчиненного континуума. Также в роде *Ontholestes* вид *O. brasilianus* резко отличается морфологией гениталий и распространением, он единственный, аборигенный вид своего рода, обитающий в Южной Америке. Это указывает на то, что данный вид – обособленная линия, явно образованная отдельно от общего процесса становления рода *Ontholestes*, произошедшего в основном в Евразии, с дальнейшим распространением в Голарктике.

Таким образом, на данный момент комплекс «*Platydracus*», прежде всего, представляет собой типологический кластер, состоящий из отдельных, относительно сходных морфологических объединений, представляющих собой обособленные филогенетические направления, появившиеся в отдельные временные периоды, от различных предковых форм, входящих в состав формации «*Plesiodracus*». В силу этого таксономическое и филогенетическое единство комплекса достаточно дискуссионно, и поэтому нуждается в более широком освещении в следующей главе.

ГЛАВА 8. ВАЛИДНОСТЬ КОМПЛЕКСА «PLATYDRACUS»

Анализ результатов типологических и филогенетических исследований привел к следующему взгляду на положение комплекса «Platydracus» в систематике подтрибы Staphylinina.

8.1. Проблемы валидации

Реальность этого комплекса, в первую очередь, обусловленная его основным дифференцирующим признаком – наличием «базовентральных титиллаторов», прежде всего в области методологии, вызывает некоторые вопросы. Во-первых, у части видов базовентральные титиллаторы отсутствуют, что также характерно для ряда родов данной подтрибы, не входящих в этот комплекс [14]. Это говорит о недостаточной полноте и четкости хиатуса этого комплекса, относительно других таксонов данной подтрибы, не входящих в этот комплекс. Или иными словами – о неполной обособленности комплекса внутри собственной подтрибы. Во-вторых, вышеуказанный признак, в целом, определяется как плезиоморфия, т. е. фактически этот комплекс выделен на основе общего архаичного признака, и в силу чего представляет собой кластер таксонов с общей плезиоморфной модальностью. Данное обстоятельство, в рамках методологии кладистики, говорит о том, что этот комплекс не подлежит валидации. Кроме того, признаки для наших исследований были выбраны методом «взвешивания», а построение филогенетических процессов комплекса осуществлено «ручным» методом, но оба эти подхода могут вызывать скепсис относительно влияния авторского субъективизма в проведенных исследованиях. В силу всего вышесказанного, достоверность существования этого комплекса нуждается в подробном рассмотрении. Поэтому здесь приведены разносторонние доказательства и рассуждения относительно вопроса объективности комплекса, как единого и достоверного морфологического и филогенетического образования, представляющего собой континуум [5; 6].

Реальность комплекса подтверждается исследованиями Zhang, Zhou [37]; Brunke, Smetana [20], проведенными ими, что особенно примечательно, на основе совершенно иных методов. В этих работах обозначены контуры и структура этого комплекса. Более широко они освещены в статье Brunke, Smetana [20]. Поэтому именно она и выбрана нами для сравнительного анализа с данными наших исследований. При сравнении вышеуказанных и наших результатов, очевидно то, что структура и филогения комплекса во многом совпадают с группой «*Platydracus*» в понимании Brunke, Smetana [20], что в определенной степени подтверждает достоверность этого комплекса. Кладограммы в статье этих ученых [20] и нашей монографии по своему содержанию во многом совпадают. Прежде всего, полностью сходны клады «АОТ» и группы близких к роду *Ontholestes* таксонов. Даже обособленное положение рода *Abemus* в работе Brunke, Smetana [21] говорит в пользу нашего неоднозначного воззрения на ситуацию с этим родом, связанную только с частичным присутствием у него ведущего признака направления «АОТ» – «киль на мезостернуме». Это, возможно, подтверждает наше предположение, что у направления «АОТ» разные предковые формы. И вполне вероятно, что именно у рода *Abemus* имелась своя, отдельная предковая форма, близкая к таковой у остальных родов этого направления, но, разумеется, имеющая генетические отличия от них, что и обуславливает по вышеуказанному признаку неполное морфологическое сходство рода *Abemus* с этими родами.

1. Основное разногласие в наших исследованиях с таковыми Brunke, Smetana [20] связано с тем, что рода *Naddia* и *Emus*, по данным этих ученых, находятся на одной кладе. Это подразумевает их близкое родство и общность происхождения. С этим мы категорически не согласны, потому что, во-первых, этому противоречит распространение данных родов. Если у них был общий предок, маловероятно то, что они оказались в весьма отдаленных регионах Евразии. Род *Naddia* распространен в Юго-Восточной Азии [25], а *Emus hirtus* в Палеарктике. Он обитает в конском навозе крупного рогатого скота. Скорее всего, этот вид формировался в эпоху широкого распространения в Евразии круп-

ных копытных – тарпанов, туров, зубров. Предком этого вида могли быть виды *Platydracus*, изначально факультативно связанные с навозом, подобное наблюдается у вида *P. chalcocephalus*. Кроме того, рода *Naddia* и *Emus* морфологически несопоставимо различны. Нахождение же их на одной кладе в приведенной выше работе [20], на наш взгляд, обязано общим архаичным молекулярным признакам, сохранившимся у этих родов. Надо отдельно заметить, что положение рода *Emus* неоднозначно и в наших изысканиях. В филогенетическом анализе он находится на одной кладе группы «*Stercorarius*» рода *Platydracus*. В то же время этот род, исходя из результатов типологического кластерного анализа, находится на одной ветви с родами *Abemus*, *Ontholestes*, *Thoracostrongylus*. Это обстоятельство обязано общим признакам у этих четырех таксонов, в частности, таких как эндофаллус «трехфалломерный» и наличие сперматеки. В данном случае это совпадение перечисленных признаков у *Emus hirtus* с вышеприведенными родами объясняется гомологиями и общей направленностью эволюции в этом комплексе родов [3; 7]. И конечный приоритет в положении этого вида в комплексе отдается данным филогенетического анализа.

2. Также расположение рода *Platydracus* в этой же работе [20] внутри группы «*Platydracus*» противоречит нашему основному положению рода *Platydracus* как общего предка остальных родов. Но, скорее всего, тут необходимо дальнейшее, более расширенное молекулярное исследование. В итоге, на настоящий момент, совпадение большинства данных в обоих исследованиях говорит об определенной объективности обсуждаемой совокупности родов, понимаемой одновременно здесь как комплекс «*Platydracus*» и как одноименная группа в работе Brunke, Smetana [20]. Дополнительно подчеркиваем, что основное принципиальное отличие в понимании этого объединения состоит в том, что в нашем исследовании род *Platydracus* имеет особый статус собственной предковой формы этой совокупности.

3. Но, как было отмечено выше, обособляющим и объединяющим признаком этого комплекса является плезиоморфия – наличие базовентральных титиллаторов, и именно плезиоморфность этого основного обособляющего признака ставит валидизацию этого комплекса в крайне неоднозначное положение.

Данное обстоятельство, исходя из методологических установок кладизма, не позволяет его рассматривать не только как отдельное филогенетическое направление, но и как единую родственную совокупность родов в системе подтрибы *Staphylinina* (за исключением филогенетического направления «АОТ», прямая родственность таксонов которого более или менее обоснована выше). Для этого необходимо наличие у всех таксонов комплекса хотя бы одной синапоморфии, которая являлась бы при этом его аутапоморфией [3; 5; 6].

Как нам представляется, наиболее оптимальным было бы в сложившейся ситуации – это признание наличия в системе данной подтрибы кластера родов с архаичными признаками как структуры с неопределенным статусом и называемой «комплексом архаичных родов "*Platydracus*" с недоказанной монофилией». А их общие признаки, и прежде всего основной – «наличие базовентральных титиллаторов», необходимо воспринимать как гомоплазии [5; 6]. Но, с другой стороны, теоретическая валидизация данной ситуации возможна при опоре на современное понятие «плезиоморфон», допускающее голофилию на основе плезиоморфий [4]. Кроме того, если исходить из рассуждений, приведенных в главе 5, о том, что на самом раннем этапе своей морфоэволюции эндофаллусы должны были быть с отсутствующими базовентральными титиллаторами, то из этого следует, что наличие базовентральных титиллаторов – это новообразование. То есть это апоморфия, которая представляет аутапоморфию всего комплекса, с некоторой оговоркой, поскольку несколько видов лишены базовентральных титиллаторов. Но последний факт также воспринимается как апоморфия, о чем подробно обсуждено выше. При этом наш филогенетический анализ определил предковый таксон этого комплекса – в целом род *Platydracus*, с конкретной предковой

формой внутри него же. От нее берут свое начало все остальные филогенетические направления комплекса. Это свидетельствует об изначальной монофилии этого комплекса. Хотя понятие монофилии применяется только к конкретным таксонам, но в данном случае этот довод приведен для доказательства филогенетической целостности комплекса, и поскольку он представляет собой группу таксонов без формального, таксономического ранга, то данное действие вполне допустимо.

Таким образом, все эти рассуждения, с одной стороны, позволяют утверждать о валидности комплекса «Platydracus» как с позиций кладизма, так и филогении в целом. Но, с другой стороны, данный подход обеспечил скорее только формальную сторону проблемы, позволяющую согласиться с объектностью комплекса для того, чтобы сохранить определенную возможность оперировать самим понятием комплекс «Platydracus». Вышеупомянутый подход все же не снимает основной филогенетической проблемы, заключающейся в следующем. Как было неоднократно указано, ведущим обособляющим признаком комплекса является наличие базовентральных титиллаторов, одновременно объединяющий почти всех его членов. Этот признак же в пределах комплекса плезиоморфен. Исходя из этого, для данного комплекса наиболее подходит категория «плезиоморфон» [4]. Это обстоятельство, несмотря на приведенные выше доводы, тем не менее, вызывает определенный скепсис, поскольку они скорее позволяют завуалировать проблему, чем решить ее. А суть проблемы в том, что эта плезиоморфия получена членами комплекса от общей предковой формы, и это основное, что их связывает между собой. Однако плезиоморфия, в отличие от апоморфии, не обязательно может указывать на родство обладающих ею объектов. Вместе с тем у этой конкретной плезиоморфии имеется четкая тенденция к полной редукции. Но у членов комплекса эта плезиоморфия сохранилась, что, собственно, и является их общностью и что побудило объединить в единую структуру означенный здесь комплекс. При этом в подтрибе имеются другие группы родов, не имеющие базовентральных титиллаторов [14]. И, поскольку внутри комплекса также имеются таксоны, не имеющие базовентральных титиллаторов, на данный момент не имеется веских доказательств того, что эти группы

не могут входить в комплекс. Или говоря иначе, признак «наличие базовентральных титиллаторов» не дает веских оснований для отграничивания комплекса внутри подтрибы. В отличие, например, от его отдельных групп и направлений, таких как группы и направления в одном лице – «АОТ», клада («Е») и клада («В»), а также группы видов «Stercorarius». Поскольку у них имеются оригинальные признаки – аутапоморфии, обеспечивающие их собственную дифференциацию в комплексе и в целом в подтрибе. Эти три объединения полностью соответствуют понятию континуума [5; 6], в данном случае филогенетического, т. е. они более близки друг к другу филогенетически, чем любому другому члену комплекса. Это полностью гарантирует валидность указанных направлений, чего нельзя сказать о комплексе в целом. Исходя из вышеизложенных рассуждений, вполне вероятно то, что его отдельные внутренние направления могут быть не более родственными друг к другу, чем направлениям, не входящим в этот комплекс.

8.2. Концепция комплекса «Platydracus» – научный консенсус

Анализируя вышеизложенные доводы, в ряде случаев имеющие противоречивый характер, возникает неопределенность в концептуальном понимании комплекса «Platydracus». В связи этим на данный момент оптимальным, и скорее даже эмпирическим, в основе понимания комплекса «Platydracus» как валидного, биологического объединения, является научный консенсус. Он основывается на следующих положениях.

1. Комплекс «Platydracus» – это, скорее всего, типологическое объединение отдельных групп, обладающее двумя основными признаками: сохранившимся архаичным – «наличие базовентральных титиллаторов» и агонопориальным комплексом «триадного» типа [14].
2. На данном этапе познания его валидность в основном обусловлена в совокупности: этими признаками и оригинальной аргументацией работы Brunke, Smetana [20].

3. При этом родственность таксонов данного комплекса, вероятнее всего, опосредованна, поскольку обеспечена не прямыми филогенетическими связями, а их общим генетическим континуумом, предположительно находящимся в роде *Platydracus*.
4. В филогенетическом понимании комплекс характеризуется как «плезиоморфон» [4].

ВЫВОДЫ

На основе выполненного разностороннего анализа и литературных данных приведенные здесь рода объединены в комплекс родов «*Platydracus*», основным дифференцирующим признаком которого является наличие базовентральных титиллаторов. Его обновленный состав включает 15 родов: *Abemus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*, *Thoracostrongylus*, *Leistotrophus*, *Lesonthotes*, *Saniderus*, *Naddia*, *Boothia*, *Bafutella*, *Pancarpus*, *Paragastrisus*, *Wasmannellus*, *Thoracostrongylus*.

Основной новизной и достижением настоящей монографии, по сравнению с предыдущими работами (они приведены в разделе «Введение»), является то, что удалось выявить предковый таксон исследуемой группы родов – род *Platydracus*; представить эту группу как различные филогенетические направления, исходящие из этого же рода; получить первичное понимание этой группы как, скорее, типизированное, архаичное объединение – комплекс родов «*Platydracus*». Все это в перспективе позволяет по-новому представить подходы к вопросам систематики и эволюции подтрибы *Staphylinina* и предполагать то, что род *Platydracus* может являться предковым и для остальных родов этой подтрибы. На это указывает то, что в данной подтрибе род *Platydracus* наиболее примитивен и разнообразен в аспекте морфологии гениталий [14] и образует как внутри, так и вне себя отдельные морфоэволюционные направления. Гениталии остальных родов подтрибы, обладая определенной спецификой, по сравнению с данным родом, более однотипны [14]. В первую очередь у них (кроме рода *Naddia*) преобладает морфотип эндофаллуса «трехфалломерный». Это объясняется следующим: предположительно, дочерние таксоны рода *Platydracus*, с одной стороны, заведомо получили только часть генетического материала от всего генома этого рода, что и предопределило дальнейшую их эволюцию, в частности их гениталий. То есть эта полученная часть генома стала носителем своего рода алгоритма дальнейшей эволюции и образовала определенный морфо-

логический канал, в пределах которого и шла эволюция дочерних таксонов. С другой стороны, сказалась общебиологическая закономерность, которая представлена в главе 5, посвященной сравнению параллельной морфоэволюции гениталий некоторых других подтриб трибы Staphylininae, которая привела к усложнению и конечному единообразию морфотипов гениталий.

В общетеоретическом аспекте представление предковой формации в ранге рода (в нашем случае – отдельного комплекса таксонов) также несет в себе новый подход к пониманию возможных предковых форм как родственных групп, в отличие от общепринятого понимания предка как единственного вида [3]. По крайней мере, применение данного понимания предковой формы как группы форм и таксонов, точнее кластера или континуума, вполне целесообразно, до того момента, пока не выяснен предковый таксон в статусе единственного вида.

Необходимо особо выделить то, что фундаментальным эволюционным событием в морфоэволюции гениталий в данном комплексе стало появление сперматеки. Его можно оценивать как базовый ароморфоз. Оно и определило современный облик гениталий не только в комплексе «Platydracus», но и во всей подтрибе.

Однако для большей определенности всех этих результатов необходимы дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Замотайлов, А. С.* Опыт разработки филогенетической системы жукелиц подсемейства Pathrobinæ (Coleoptera, Carabidae) / А. С. Замотайлов // Чтения памяти Н. А. Холодковского. – Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2002. – Вып. 55. – С. 3–145.
2. *Киршенблат, Я. Д.* Обзор палеарктических видов рода *Ontholestes* Ganglb. (Coleoptera, Staphylinidae) / Я. Д. Киршенблат // Труды Зоологического института Академии наук СССР. – 1936. – Т. 3. – С. 551–566.
3. *Клюге, Н. Ю.* Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая систематика насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых: в 2 ч. / Н. Ю. Клюге. – Санкт-Петербург : Лань, 2000. – Ч. 1. – 336 с.
4. *Клюге, Н. Ю.* Кладоэндзис и новый взгляд на эволюцию метаморфоза у насекомых / Н. Ю. Клюге // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91, вып. 1. – С. 63–78.
5. *Расницын, А. П.* Избранные труды по эволюционной биологии / А. П. Расницын. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 347 с.
6. *Расницын, А. П.* Теоретические основы эволюционной биологии / А. П. Расницын // Введение в палеоэнтомологию. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 6–79.
7. *Северцов, А. С.* Направленность эволюции / А. С. Северцов. – Москва : Издательство МГУ, 1990. – 272 с.
8. *Симпсон, Г. Дж.* Принципы таксономии животных / Г. Дж. Симпсон. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 293 с.
9. *Тихомирова, А. Л.* Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом Фауны СССР) / А. Л. Тихомирова. – Москва : Наука, 1973. – 190 с.
10. *Хачиков, Э. А.* Внутреннее строение гениталий некоторых видов родов *Ocyurus* Leach, 1819 и *Tasgius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae) с описанием новых таксонов из рода *Ocyurus* / Э. А. Хачиков // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005. – Т. 1, вып. 1. – С. 19–32. – DOI: 10.23885/1814-3326-2005-1-1-19-32
11. *Хачиков, Э. А.* Новые данные по морфологии и таксономии некоторых видов подсемейства Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae) / Э. А. Хачиков // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2006. – Т. 2, вып. 2. – С. 177–182.
12. *Хачиков, Э. А.* Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Dinothenarus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / Э. А. Хачиков // Труды Зоологического института РАН. – 2011. – Т. 315, № 2. – С. 133–142. – DOI: 10.31610/trudyzin/2011.315.2.133
13. *Хачиков, Э. А.* Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Platydracus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) /

- Э. А. Хачиков // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т. 317, № 3. – С. 292–308. – DOI: 10.31610/trudyzin/2013.317.3.292
14. Хачиков, Э. А. Морфология гениталий жуков-стафилинид подтрибы Staphylinina (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) и ее значение для системы этого таксона / Э. А. Хачиков // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Т. 11, вып. 2. – С. 287–295.
 15. Хачиков, Э. А. К познанию комплекса видов, близких к *Ocupus nitens* (Schrank, 1781) (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / Э. А. Хачиков // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2020. – Т. 16, вып. 1. – С. 153–169.
 16. Шишкин, М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория / М. А. Шишкин // Эволюция и биоценологические кризисы. – Москва : Наука, 1987. – С. 76–124.
 17. Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды / И. И. Шмальгаузен. – Москва : Наука, 1982. – 383 с.
 18. Brunke, A. Alesiella gen.n. and a newly discovered relict lineage of Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Brunke, A. Solodovnikov // Systematic Entomology. – 2013. – Vol. 38, iss. 4. – P. 689–707. – DOI: 10.1111/syen.12021
 19. Brunke, A. J. Early evolution of the hyperdiverse rove beetle tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and a revision of its higher classification / A. J. Brunke, S. Chatzimanolis, H. Schillhammer, A. Solodovnikov // Cladistics. – 2016. – Vol. 32. – P. 427–451. – DOI:10.1111/cla.12139
 20. Brunke, A. J. A new genus of Staphylinina and a review of major lineages (Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini) / A. J. Brunke, A. Smetana // Systematics and Biodiversity. – 2019. – Vol. 17, iss. 8. – P. 745–758.
 21. Chani-Posse, M. R. Phylogeny of the hyper-diverse rove beetle subtribe Philonthina with implications for classification of the tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / M. R. Chani-Posse, A. J. Brunke, S. Chatzimanolis, H. Schillhammer, A. Solodovnikov // Cladistics. – 2018. – Vol. 34, iss. 1. – P. 1–40. – DOI:10.1111/cla.12188
 22. Chatzimanolis, S. Molecular phylogeny of the mega-diverse rove beetle tribe Staphylinini (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae) / S. Chatzimanolis, I. M. Cohen, A. Schomann, A. Solodovnikov // Zoologica Scripta. – 2010. – Vol. 39, № 5. – P. 436–449. – DOI: 10.1111/j.1463-6409.2010.00438.x
 23. Chatzimanolis, S. A phylogeny of Xanthopygina (Insecta, Coleoptera) reveals major lineages and the origin of myrmecophily / S. Chatzimanolis, A. J. Brunke // Zoologica Scripta. – 2019 – Vol. 48, № 1. – P. 1–13. – DOI: 10.1111/zsc.12358
 24. Clarke, D. J. Testing the phylogenetic utility of morphological character systems, with a revision of *Creophilus* Leach (Coleoptera: Staphylinidae) / D. J. Clarke // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2011. – Vol. 163, iss. 3. – P. 723–812.
 25. Herman, L. H. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) 1758 to the end of the second millennium / L. H. Herman // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2001. – № 265, P. VI. – P. 3021–3840.

26. *Jeannel, R.* Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre / R. Jeannel, R. Paulian. – Revue Française d'Entomologie. – 1944. – Vol. 1. – P. 65–118.
27. *Khachikov, E. A.* Genital structures of some East Palaearctic species of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera, Staphylinidae) / E. A. Khachikov, A. V. Shavrin // Euroasian Entomological Journal. – 2010. – Vol. 9, № 4. – P. 631–640.
28. *Levasseur, L.* Nouveaux Staphylinidae (Col.) du Cameroun et du Katanga / L. Levasseur // Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire. – 1968. – Ser. A, № 4. – P. 1381–1411.
29. *Levasseur, L.* Contribution à la connaissance des Coléoptères Staphylinides d'Afrique noire (18e note) / L. Levasseur // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). – 1980. – Vol. 16, iss. 3. – P. 351–379.
30. *Rougemont, G.* Three new species of *Saniderus* Fauvel, 1895 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / G. Rougemont // Entomofauna. – 2015. – Vol. 36. – P. 477–492.
31. *Rougemont, G.* *Boothia*, a new genus with four new species from Borneo (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) / G. Rougemont // Entomologist's Monthly Magazine. – 2016. – Vol. 152. – P. 165–171.
32. *Rougemont, G.* New Bornean Staphylinidae (Coleoptera) / G. Rougemont // Linzer Biologische Beiträge. – 2016. – Vol. 48, № 1. – P. 559–572.
33. *Smetana, A.* The Palaearctic, Oriental and Nearctic species of the genus *Ontholestes* Gbl. (Col., Staphylinidae) / A. Smetana // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1959. – Vol. 33. – P. 393–412.
34. *Smetana, A.* Contributions to the knowledge of the “Staphylinus-complex” (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini) of China. Part 11. The genus *Wasmannellus* Bernhauer, 1920 and *Nelmanwaslus* gen. nov. / A. Smetana // Zootaxa. – 2006. – Vol. 1316. – P. 33–43.
35. *Smetana A.* *Ontholestes superbus* Bernhauer, 1915 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae: Staphylinini) / A. Smetana // Linzer Biologische Beiträge. – 2014. – Vol. 46, № 2. – P. 1529–1534.
36. *Solodovnikov, A.* Revised systematics and biogeography of ‘*Quediina*’ of sub-Saharan Africa: new phylogenetic insights into the rove beetle tribe Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae) / A. Solodovnikov, A. Schomann // Systematic Entomology. – 2009. – Vol. 34, iss. 3. – P. 443–466. – DOI: 10.1111/j.1365-3113.2008.00468.x
37. *Zhang, X.* Aedeagus evolution promotes speciation? A primary pattern in rove beetle phylogeny / X. Zhang, H. Zhou // Zoological Systematics. – 2018. – Vol. 43. – P. 125–138.
38. *Żyła, D.* First extinct representative of the rove beetle subtribe *Acylophorina* from Baltic amber, and its phylogenetic placement / D. Żyła, A. Solodovnikov // Journal of Systematic Palaeontology. – 2019. – Vol. 17, iss. 2. – P. 157–167. – DOI: 10.1080/14772019.2017.1399171

Научное издание

ХАЧИКОВ Эдуард Ашотович

**Эпигенез комплекса родов «Platydracus»
подтрибы Staphylinina Latreille, 1802
(Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae)**

Редактор *Н. Д. Никанорова*
Корректор *Н. Д. Никанорова*
Компьютерная верстка *О. Ф. Жуковой*

Подписано в печать 29.12.2023 г.

Бумага офсетная. Формат 60×84 1/16. Усл. печ. лист. 8,25.

Уч.-изд. л. 6,0. Тираж 50 экз. Заказ № 9351.

Издательство Южного федерального университета.

Отпечатано в отделе полиграфической, корпоративной и сувенирной продукции

Издательско-полиграфического комплекса КИБИ МЕДИА ЦЕНТРА ЮФУ.

344090, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 200/1, тел (863) 243-41-66.



9 785927 1544516