

На правах рукописи



Просвиров Александр Сергеевич

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА
ЖУКОВ-ЩЕЛКУНОВ (COLEOPTERA, ELATERIDAE) И ЕГО
ЗНАЧЕНИЕ
В СИСТЕМАТИКЕ ГРУППЫ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2014

Работа выполнена на кафедре энтомологии Биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
Савицкий Владимир Юрьевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
Макаров Кирилл Владимирович
ФГБОУ ВПО Московский педагогический
государственный университет им. В.И. Ленина

кандидат биологических наук
Давидьян Генрик Эдисонович
ГНУ Всероссийский научно-исследовательский
институт защиты растений

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится «12» мая 2014 г. в «15» часов «30» минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ, Биологический факультет, аудитория М-1
Факс: 8(495)939-43-09; e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан « » апреля 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Жуки-щелкуны (Elateridae) – крупное и всесветно распространенное семейство жесткокрылых. Мировая фауна семейства включает до 12000 видов (Tarnawski, Buchholz, 2008). Несмотря на довольно хорошую изученность Elateridae многие вопросы систематики семейства и его родственные связи с другими Elateroidea, в частности с Eucnemidae, Throscidae, Cerophytidae и Plastoceridae окончательно не выяснены (Beutel, 1995; Долин, 2000; Costa et al., 2003; Lawrence et al., 2007). В связи с этим особенно важны детальные сравнительно-морфологические исследования Elateridae и Elateroidea в целом, которые позволяют оценить диагностическое и таксономическое значение тех или иных признаков. Это в свою очередь необходимо для обоснования как объема таксонов разного ранга, так и системы семейства в целом. Подобные исследования проводились в отношении жилкования крыльев (Долин, 1975) и строения грудного отдела жуков-щелкунов (Гурьева, 1974). Однако до сих пор отсутствуют обобщающие сравнительно-морфологические работы, в которых было бы детально изучено строение и разнообразие гениталий и терминалий Elateridae. Вместе с тем, строение этих структур широко используется в надвидовой систематике различных семейств жесткокрылых (Ehara, 1954; Morimoto, 1962; Яблоков-Хнзорян, Карапетян, 1973; Tschinkel, Doyen, 1980; Deuve, 1993 и др.). Отметим также отсутствие единой терминологии для обозначения разных структур полового аппарата Elateridae. В особенности это касается терминологии элементов половых путей самки, поскольку до сих пор не установлена точная гомология этих элементов как у представителей разных филетических линий Elateridae, так, во многих случаях, и у видов одного рода. Анализ литературных данных и наши предварительные исследования показали, что сравнительно-морфологическое изучение полового аппарата самцов и самок Elateridae в объеме всего семейства может позволить: 1) значительно расширить наши представления об особенностях и разнообразии строения терминалий и гениталий жуков-щелкунов; 2) оценить значение этих структур для выделения таксонов Elateridae разного ранга и в разных филетических линиях; 3) решить некоторые спорные вопросы систематики Elateridae и получить новые данные, необходимые для совершенствования системы семейства.

Цели и задачи исследования. Целью нашей работы было сравнительно-морфологическое исследование полового аппарата самцов и самок Elateridae и анализ его значения для систематики группы. Были поставлены следующие задачи:

1. Выполнить сравнительно-морфологическое исследование гениталий и терминалий самцов и самок Elateridae и некоторых представителей других семейств Elateroidea.

2. На основе результатов этого сравнительно-морфологического исследования и с учетом литературных данных установить гомологию различных элементов половых путей самки Elateroidea и предложить для их обозначения единую

терминологию.

3. Выделить и описать признаки гениталий и терминалий, характеризующие особенности и разнообразие их строения в семействе Elateridae.

4. Провести семогенетический анализ разных элементов полового аппарата Elateridae, в том числе построить трансформационные ряды для каждого признака и создать базу данных с информацией о распределении состояний признаков для всех изученных таксонов Elateroidea.

5. Оценить, в том числе с использованием математических методов, значение признаков строения полового аппарата для систематики семейства Elateridae.

6. На основе полученных данных уточнить объем и систематическое положение некоторых таксонов Elateridae.

7. Проанализировать возможные направления эволюции разных элементов полового аппарата Elateridae.

Научная новизна. Впервые проведено обобщающее сравнительно-морфологическое изучение полового аппарата Elateridae в объеме всего семейства и выделен целый комплекс новых таксономически важных признаков. В том числе, у большинства таксонов впервые изучены особенности строения и хетотаксии терминалий, а также тонкие особенности строения половых путей самки. Установлена гомология разных элементов половых путей самок Elateroidea и предложена единая терминология для их обозначения. Оценено, в том числе и с использованием математических методов, значение элементов полового аппарата для выделения таксонов Elateridae разного ранга. Выделены основные филетические линии Elateridae. Уточнено систематическое положение и объем ряда таксонов. Выделены основные направления эволюции терминалий и гениталий Elateridae и Elateroidea в целом.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты работы вносят существенный вклад в изучение особенностей строения и разнообразия полового аппарата Elateridae. Полученные данные могут быть использованы как для совершенствования системы семейства в целом, так и для решения частных таксономических проблем. Целый ряд выявленных признаков строения гениталий и терминалий может быть использован при составлении определительных таблиц и для диагностики Elateridae. Установленные закономерности эволюции терминалий и гениталий могут быть использованы при изучении филогенеза Elateridae и выяснения родственных связей семейства с другими таксонами Elateroidea и Coleoptera в целом. Некоторые подходы, примененные нами при анализе таксономического значения разных комплексов признаков, могут быть использованы при изучении других таксонов.

Апробация работы и публикации. Основные результаты исследований были представлены на XVI международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2009» (Москва, 13–18 апреля 2009 г.), 2-й международной

научно-практической интернет-конференции "Актуальные вопросы энтомологии" (Ставрополь, 1 марта 2009 г.), XVIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011» (Москва, 11–15 апреля 2011 г.).

По материалам диссертации опубликовано 7 печатных работ, в том числе 3 статьи в журналах из списка ВАК и 3 публикации в материалах конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложений. Общий объем работы – 436 страниц, из них 242 страницы основного текста и 194 страницы «Приложений». Работа содержит 45 рисунков и 18 таблиц в основном тексте и 71 рисунок и 24 таблицы в приложении. Список литературы включает 275 источников, из них 219 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Обзор существующих систем семейства Elateridae

В разделе рассмотрена история классификации Elateridae начиная с первой половины XIX в. и по настоящее время. Отмечена искусственность систем семейства, которые были построены только на основе признаков внешней морфологии имаго. Показано, что несмотря на привлечение самых разных признаков, в том числе и молекулярных данных, построение естественной системы семейства еще далеко до завершения, а таксономическое положение ряда групп Elateridae остается неясным.

1.2. История изучения гениталий и терминалий самцов и самок жуков-щелкунов

В разделе приведен обзор работ, содержащих данные по строению полового аппарата Elateridae начиная с первых сравнительно-морфологических исследований начала XIX в. Отмечено, что терминалии самцов и самок жуков-щелкунов очень слабо изучены, а данные о строении эдеагуса и половых путей самки довольно широко используются в систематических работах. В целом же обобщающие работы по сравнительной морфологии полового аппарата Elateridae до сих пор отсутствуют.

1.3. Состав терминалий и общее строение гениталий самцов и самок Elateridae

В разделе приведены литературные данные о строении полового аппарата самцов и самок Elateridae. Рассмотрены противоречия в трактовке состава терминальных структур самцов и отмечено отсутствие единой номенклатуры и точной гомологии различных элементов половых путей самок.

1.4. Оценка таксономического значения признаков гениталий и терминалий разными исследователями

В разделе отражены взгляды разных авторов на таксономическую значимость признаков полового аппарата в систематике Elateridae. Большинство авторов приходят к выводу, что половой аппарат самцов Elateridae, как правило, дает ценные признаки для систематики на видовом и родовом уровне. Признаки строения

полового аппарата самок, особенно совокупительной сумки, часто можно использовать на надродовом уровне. Однако в разных группах семейства признаки полового аппарата имеют разную таксономическую ценность и однозначный вывод о значении его элементов для систематики Elateridae в целом сделать нельзя.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Материалы и методы морфологических исследований

Основным материалом для выполнения данной работы послужили сборы, предоставленные коллегами, и собственные сборы автора, сделанные в 2006–2011 годы в разных регионах европейской части России, Дальнего Востока и Кавказа. Также были изучены отдельные экземпляры редких видов из коллекций Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ и кафедры энтомологии МГУ. Исследованный материал охватывает территорию всех зоогеографических регионов. Всего изучено около 1300 препаратов гениталий и терминалий самцов и около 900 препаратов полового аппарата самок 563 видов жуков-щелкунов из 162 родов, 23 триб и 17 подсемейств. Исследованный материал включает представителей почти всех подсемейств Elateridae и более трети из ныне выделяемых родов. Также было исследовано строение полового аппарата самцов и самок 24 видов из близких к Elateridae семейств Plastoceridae, Eucnemidae, Throscidae и Cerophytidae.

Препараты терминалий и гениталий готовили по стандартной методике и изучали с помощью бинокля МБС-1 и микроскопов МикроВид 33, ScienOp BP-52 и МИКРОМЕД-3. Для изучения мембранозных структур, хетотаксии и тонких элементов вооружения половых путей самок использовали увеличение в 100–200 раз, в отдельных случаях – в 400 раз.

2.2. Анализ признаков и методы математической обработки данных

Для математической обработки данных было проведено кодирование признаков. Для этого были построены трансформационные ряды (дендриты) разных состояний (типов) признаков. Близкие состояния признака, связанные постепенными переходами, объединяли в один тип. Если типы признака выстраивались в виде дендрита с ветвлениями, то такой дендрит разбивали на две или несколько трансформационных серий в соответствии со схемой смешанного кодирования вдоль каждого из возможных путей трансформации признака (Felsenstein, 1989, 2004; Belousov, 1998; Белоусов, 2008). Данные о типах каждого признака заносили в базу данных, которая содержит около 150 тысяч заполненных ячеек. Базу данных использовали: 1) для анализа распределений состояний признаков у разных таксонов; 2) для подготовки различных таблиц; 3) для подготовки матриц различного объема в .txt формате для проведения кластерного и кладистического анализа.

Для построения деревьев в качестве основной использовали матрицу для 297 видов (281 признак), представленных в изученном материале обоими полами.

Для построения деревьев с помощью дистанционных методов использовали программу Past v. 2.11 (Hammer et al., 2001). Деревья строили методами

невзвешенного среднего (UPGMA), методом Уорда (Ward) и методом присоединения ближайших соседей (NJ). Во всех случаях в качестве меры сходства было использовано евклидово расстояние. Признаки для построения деревьев с помощью дистанционных методов нормировались. Для каждого полученного дерева рассчитывали бутстреп-поддержки (BP) на основе 1000 повторностей.

Для построения деревьев с помощью методов парсимонии использовали программу TNT v. 1.1 (Goloboff et al., 2003, 2008). Для поиска оптимальных деревьев использовали классический алгоритм Вагнера (Wagner) и различные алгоритмы TNT New Technology search: ratchet, sectorial search, drift. Все деревья строили при условии аддитивности признаков. На основе найденных минимальных деревьев получали strict консенсусное дерево, для которого рассчитывали бутстреп-поддержки (BP) на основе 1000 повторностей, а в отдельных случаях и индексы Бремера.

Глава 3. Сравнительная морфология полового аппарата Elateridae

3.1. Строение гениталий и терминалий самцов Elateridae

3.1.1. Общий состав терминалий и гениталий самцов жуков-щелкунов и их взаимное расположение. Терминалии самцов Elateridae образуют 8-й тергит, 8-й стернит, 9-й тергит, 9-й стернит и 10-й тергит (рис. 1: 1, 2). 9-й и 8-й сегменты брюшка образуют полость, в которой располагается эдеагус в состоянии покоя. Эдеагус состоит из базальной пластинки, парамер и пениса (рис. 1: 3, 4). Базальная пластинка эдеагуса мембранозно сочленена с 9-м стернитом и 9-м тергитом. В дистальной части базальная пластинка соединена с парамерами. Проксимально от пениса отходят апофизы, к которым крепится внутренняя мускулатура эдеагуса. Пенис многих видов на вентральной стороне имеет спикулу, срединную склеротизованную пластинку, вдоль которой внутри пениса проходит семяпровод. Эндофаллус отсутствует, редко слабо развит.

Отдельные элементы эдеагуса имеют разную степень развития у разных таксонов Elateridae (рис. 1). У большинства Elateridae эдеагус и терминалии имеют симметричное строение, лишь у Eudicronychinae они асимметричные.

3.1.2. 8-й тергит. Описаны особенности общей формы, строение базального и вершинного краев, степень склеротизации и характер опушения 8-го тергита. Опушение 8-го тергита, как и всех других терминальных структур Elateroidea, образуют микротрихии и хеты. Многие Negastrinae, Euscnemidae и ряд других таксонов имеют *вентральную пластинку*: склеротизованный участок сочленовной мембраны, соединяющей 8-й и 9-й тергиты.

3.1.3. 8-й стернит. Описаны особенности общей формы, строение базальной части, вершинного и боковых краев, типы склеротизации и опушения 8-го стернита.

3.1.4. 9-й тергит. Описаны особенности общей формы, строение вырезки вершинного края и характер опушения 9-го тергита.

3.1.5. 10-й тергит. Описаны особенности общей формы, типы соединения с 9-м

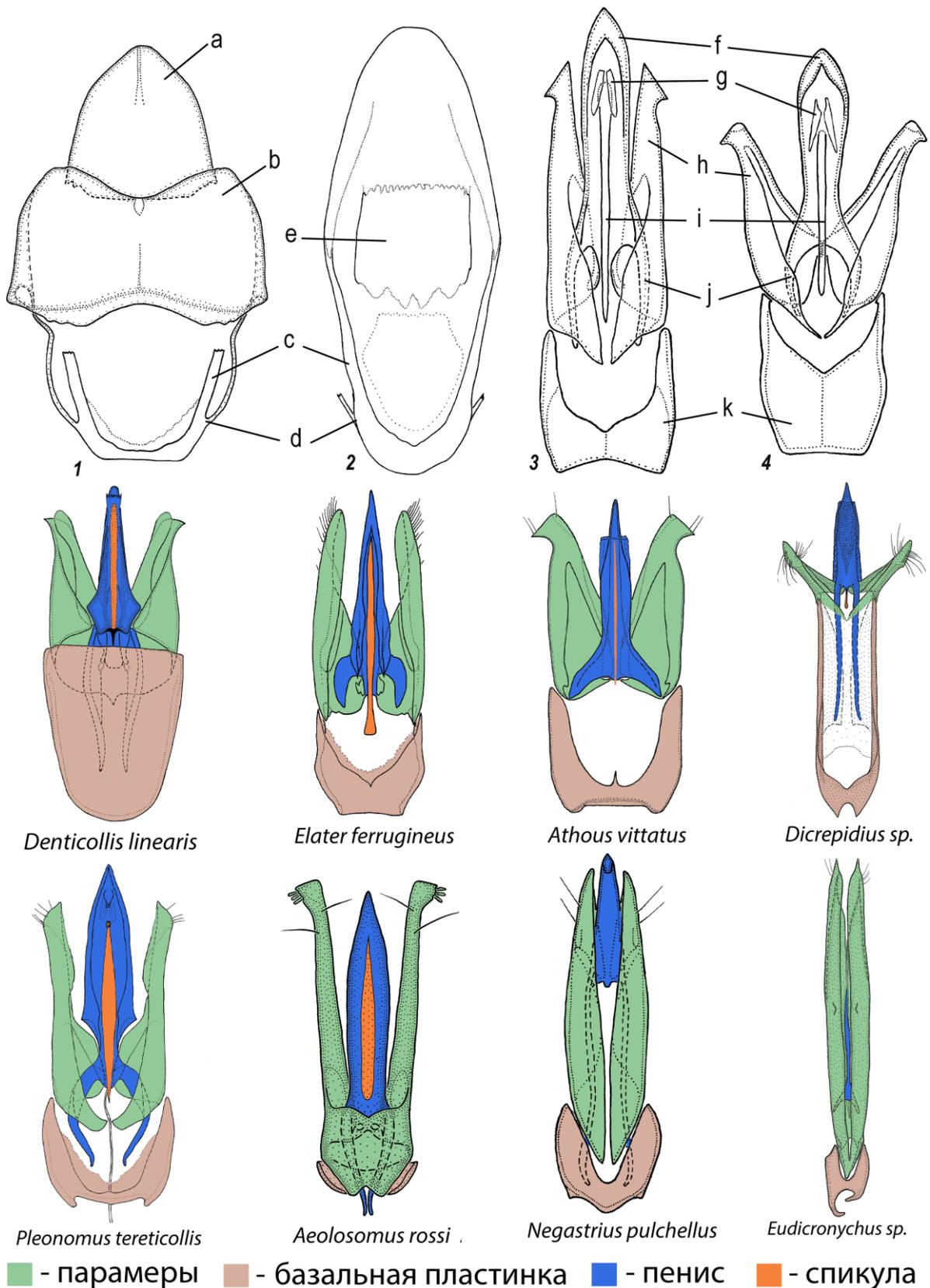


Рис. 1. Схема строения терминалий и гениталий самца и разнообразие строения эдеагуса Elateridae. 1 — 9-й и 10-й тергит сверху; 2 — 9-й стернит сверху; 3, 4 — эдеагус снизу. a — 10-й тергит, b — 9-й тергит, c — рама 9-го стернита, d — место сочленения базального отростка 9-го тергита с 9-м стернитом, e — дорзальная пластинка 9-го стернита, f — ламелла пениса, g — остиальные склериты, h — парамеры, i — спикула пениса, j — апофизы, k — базальная пластинка.

тергитом, степень склеротизации и характер опушения 10-го тергита.

3.1.6. 9-й стернит. Описаны особенности общей формы, строение рамы, дорзальной пластинки и характер опушения 9-го стернита.

3.1.7. Эдегус. 3.1.7.1. Базальная пластинка. Описаны особенности общей формы, строение верхинного и основного края базальной пластинки.

3.1.7.2. Парамеры. Описаны особенности общей формы, строение вершины и характер опушения парамер, а также варианты их разделения и срастания.

3.1.7.3. Пенис. Описаны особенности общей формы, строение вершины, апофиз, вентральной стенки и спикюлы пениса.

3.2. Строение гениталий и терминалий самок *Elateridae*

3.2.1. Общий состав терминалий и гениталий самок жуков-щелкунов и их взаимное расположение. Терминалии самок представлены 8-м тергитом и 8-м стернитом. Они образуют полость, в которой лежит яйцеклад. 8-й стернит обычно имеет отросток – *spiculum ventrale*, длина которого коррелирует с размерами яйцеклада (рис. 2: 1, 2). Яйцеклад образован видоизмененными 9-м и 10-м сегментами и представлен мембранозной частью, связанными с ней вальвиферами, проксимально переходящими в аподемы, и дистально расположенными кокситы (рис. 2: 3, 4). Кокситы часто несут стилусы. К аподемам крепится мускулатура, управляющая движениями яйцеклада при откладке яиц.

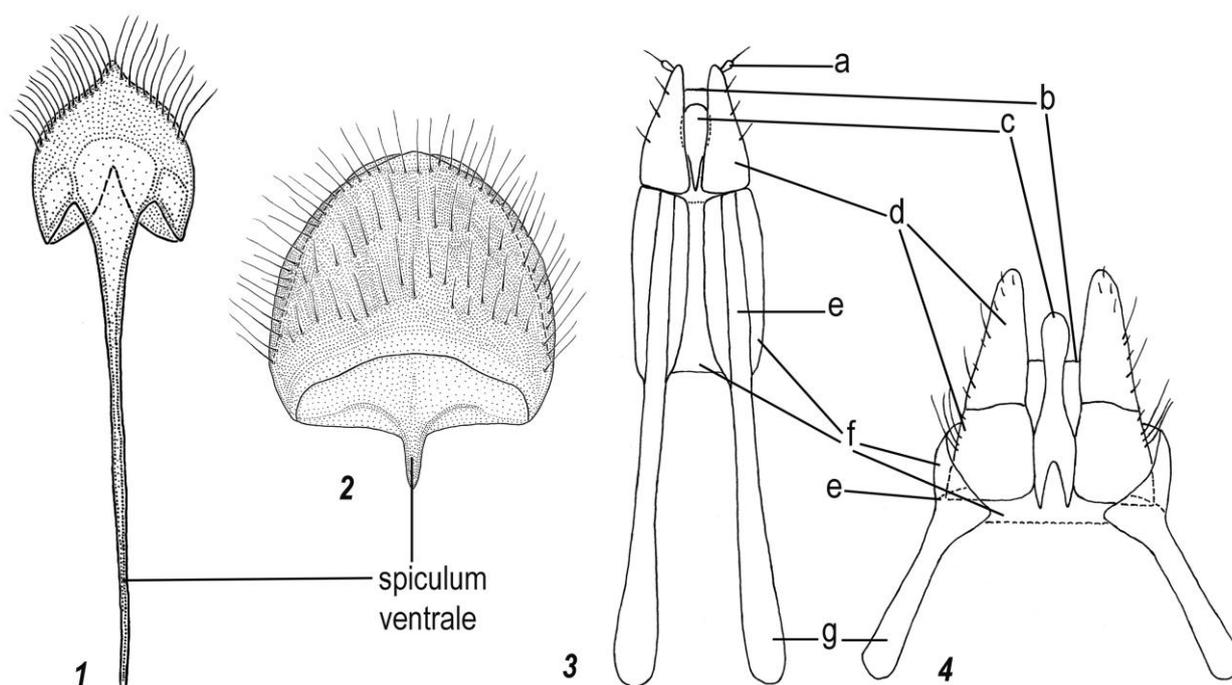


Рис. 2. Схема строения терминалий самки и яйцеклада *Elateridae*. 1 – 8-й сегмент снизу; 2 – 8-й сегмент сверху; 3–4 – яйцеклад, вид снизу. а – стилус, b – половое отверстие, с – 10-й стернит, d – кокситы, e – вальвифер, f – основная часть 9-го сегмента, g – аподемы.

Между кокситы находится половое отверстие, от которого отходит вагина. Половые пути самок *Elateroidea* образованы непарным и парными яйцеводами,

вагиной и ассоциированными с ней структурами. В результате изучения половых путей самок около 400 видов Elateroidea нами установлено, что они и связанные с ними структуры несмотря на крайне разнообразное строение имеют у Elateroidea единый план строения. Поэтому вполне возможно однозначно гомологизировать все или большинство структур, образующих половые пути самки. С учетом установленной гомологии нами предложена единая терминология для их обозначения.

Принципиальный план строения половых путей самки иллюстрирует рис. 3.

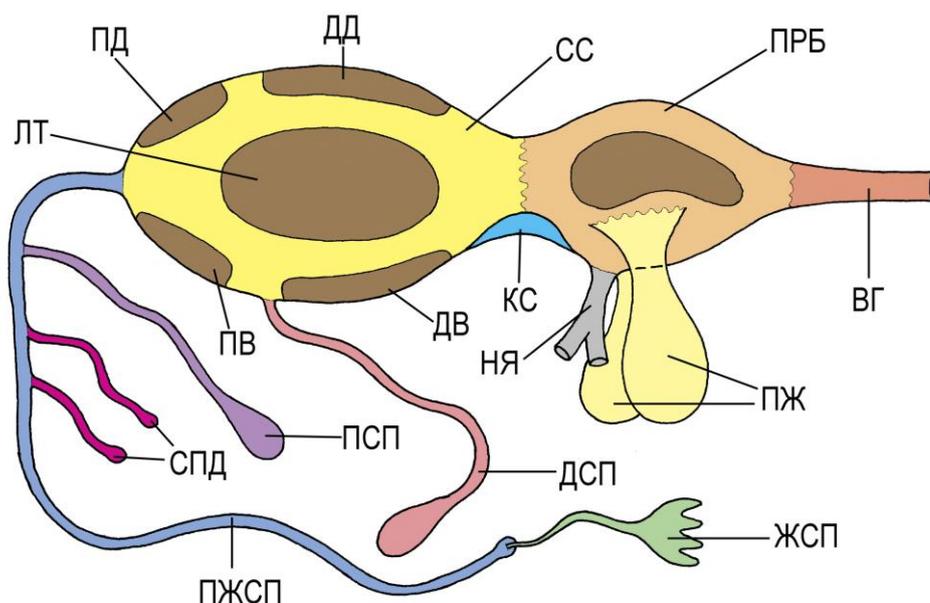


Рис. 3. Общий план строения половых путей самки Elateridae. ВГ – вагина, ДВ – дистально-вентральный элемент грубого вооружения, ДД – дистально-дорзальный элемент грубого вооружения, ДСП – дистальная сперматека, ЖСП – железа сперматеки, КС – каллюс, ЛТ – латеральный элемент грубого вооружения, НЯ – непарный яйцевод, ПВ – проксимально-вентральный элемент грубого вооружения, ПД – проксимально-дорзальный элемент грубого вооружения, ПЖ – придаточные железы, ПЖСП – проток железы сперматеки или общий проток железы сперматеки и сперматеки, ПРБ – предбурса, ПСП – проксимальная сперматека, СПД – дополнительные сперматеки, СС – совокупительная сумка.

Проксимальная часть вагины расширена и обычно отчетливо разделена на два отдела. Дистальный отдел мы назвали *предбурсой*. В предбурсе вентрально впадает непарный яйцевод. Также с ней связаны придаточные железы. Проксимальный отдел – собственно *совокупительная сумка*, с которой связаны сперматеки и железа сперматеки. Железа сперматеки имеется у всех изученных нами видов. Состав и строение сперматек в пределах Elateroidea сильно варьируют. Предбурса и совокупительная сумка часто имеют разные элементы тонкого и грубого вооружения.

У Elateridae и Cerophytidae вентральная мембранозная стенка в области между предбурсой и совокупительной сумкой имеет специфическое мозолевидное утолщение, которое мы назвали *каллюсом*. На уровне каллюса обычно развита отчетливая перетяжка между предбурсой и совокупительной сумкой.

Каллюс и железа сперматеки почти всегда расположены строго на продольно-

вертикальном периметре совокупительной сумки. При этом, каллюс всегда лежит вентрально, немного проксимальнее места впадения непарного яйцевода в предбурсу. Место впадения протока железы сперматеки в совокупительную сумку может находиться в любой точке ее продольно-вертикального периметра. Сперматеки всегда располагаются между железой сперматеки и каллюсом. Протоки сперматек всегда впадают либо в участок продольно-вертикального периметра совокупительной сумки между каллюсом и протоком железы сперматеки, либо имеют общий проток с протоком железы сперматеки. Поэтому можно вполне однозначно гомологизировать все образования, соединенные протоками с совокупительной сумкой на участке ее продольно-вертикального периметра между каллюсом и железой сперматеки. Несмотря на большое разнообразие строения все эти структуры можно гомологизировать как проксимальную, дистальную или дополнительные сперматеки. Помимо этого, строго определенное положение каллюса и расположение относительно него места впадения протока железы сперматеки позволяет гомологизировать все элементы грубого вооружения. Во-первых, можно выделить вооружение предбурсы и собственно совокупительной сумки. Во-вторых, в каждом из этих отделов можно выделить латеральные, вентральные и дорзальные элементы грубого вооружения.

Разнообразие строения половых путей самок Elateridae отчасти отражает рис. 4.

3.2.2. 8-й тергит. Описаны особенности строения и опушения 8-го тергита.

3.2.3. 8-й стернит. Описаны особенности строения и опушения 8-го стернита. Отмечено, что *spiculum ventrale* может быть соединен с основной частью 8-го стернита мембранозно или склеротизовано.

3.2.4. Яйцеклад. Описаны особенности строения мембранозной части яйцеклада, аподем и кокситов. Рассмотрены основные варианты строения яйцеклада: типичный (более или менее удлиненный) и специализированный (укороченный).

3.2.5. Половые пути самки. Вагина имеет вид трубки разной длины. *Предбурса* (*prebursa*) лежит между собственно вагиной и совокупительной сумкой (*bursa copulatrix*). Таким образом, предложенный нами термин «предбурса» отражает положение этого отдела в половых путях самки. *Совокупительная сумка* или *бурса* *Elateroidea* обычно хорошо развита и больше предбурсы. Иногда её проксимальная часть сильно сужена и образует узкий отдел. У многих *Agrypninae*, *Elaterinae* и ряда других *Elateridae* совокупительная сумка или её узкий отдел С-образно изогнуты или спиралевидно закручены до 10–12 витков (рис. 4: 8).

Каллюс (*callus*) – это мозолевидное утолщение вентральной мембранозной стенки, обычно имеющее вид двух почти параллельных или слабо расходящихся более или менее симметричных валиков. Предложенный нами термин «*callus*» в переводе с английского и латинского означает «мозоль, мозолистое утолщение», что достаточно точно отражает особенности строения этой структуры.

Стенки предбурсы, области каллюса и совокупительной сумки часто вооружены разными склеротизованными образованиями, которые можно разделить

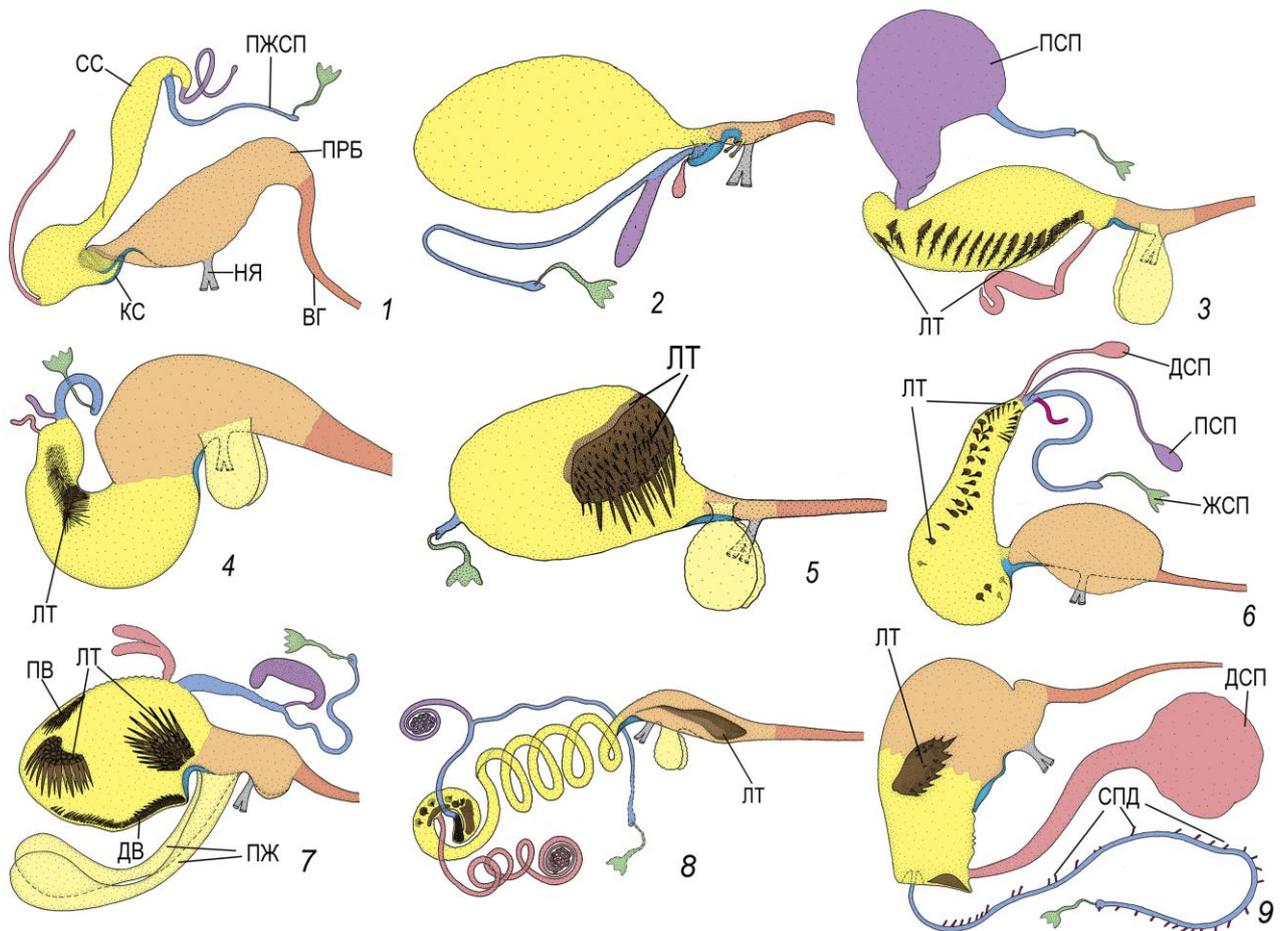


Рис. 4. Разнообразие строения половых путей самок Elateridae. 1 – *Limoniscus suturalis*; 2 – *Denticollis rubens*; 3 – *Ludioschema cyaneus*; 4 – *Ligmargus aeneoniger*; 5 – *Lacon funebris*; 6 – *Ampedus pomonae*; 7 – *Propsephus* sp. 1; 8 – *Conoderus scalaris*; 9 – *Cardiophorus discicollis*. Обозначения как на рис. 3.

на элементы тонкого и грубого вооружения. Более или менее крупные склериты иногда образуют также структуры, укрепляющие дистальные части протоков железы сперматеки и сперматек. Тонкое вооружение обычно имеет вид мелких зубчиков и чешуйковидных склеритиков. Грубое вооружение крайне разнообразно по величине, форме, положению и происхождению. Все его элементы можно разделить на несколько характерных типов. Схема наиболее вероятных путей формирования разных типов грубого вооружения представлена на рис. 5.

Железа сперматеки имеет вид многолопастной структуры. У большинства Elateridae она соединена с более или менее длинным протоком железы сперматеки, который впадает в совокупительную сумку самостоятельно или в составе общего протока железы сперматеки и сперматеки. У некоторых видов железа сперматеки впадает непосредственно в совокупительную сумку. Строение сперматек очень разнообразно. У Elateroidea реализованы все возможные варианты их набора: наличие только проксимальной или дистальной сперматеки; наличие и проксимальной, и дистальной сперматеки; полное отсутствие сперматек. Обычно Elateridae имеют обе эти сперматеки. Однако у многих видов одна из них или обе сперматеки вторично

редуцированы. Протоки сперматек впадают в совокупительную сумку самостоятельно или в составе общего протока железы сперматеки и сперматеки. Место их впадения в совокупительную сумку крайне разнообразно. Помимо этих сперматек у многих Elateridae более или менее развиты дополнительные сперматеки (рис. 4: 6, 9).

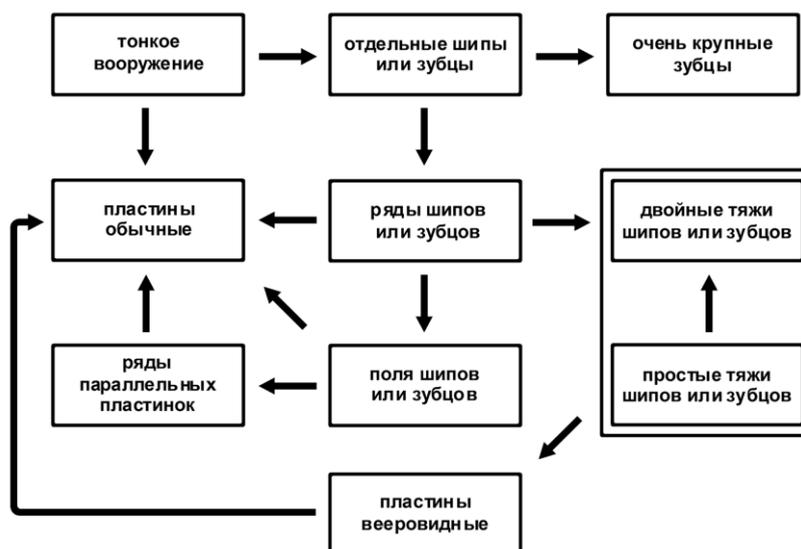


Рис. 5. Схема наиболее вероятных путей формирования разных типов грубого вооружения половых путей самок Elateroidea.

Глава 4. Таксономический анализ Elateridae на основе строения полового аппарата самцов и самок

4.1. Анализ и кодирование признаков

В разделе проведена формализация состояний признаков полового аппарата Elateroidea на основе сегогенетического анализа, что необходимо для выявления трансформационных рядов признаков, их кодирования и составления матрицы, используемой при дальнейшем анализе. В сложных случаях даны пояснения, объясняющие выбор полярности признаков, для определения которой мы использовали традиционные критерии (Павлинов, 1989, 2005; Песенко, 1991; Расницын, 2002).

Всего выделено 195 признаков, характеризующих разнообразие строения полового аппарата самцов и самок Elateridae, из них 59 – признаки строения терминалий самца, 54 – признаки строения эдеагуса, 17 – признаки строения терминалий самки и яйцеклада, 65 – признаки строения половых путей самки. Помимо этого в анализе были использованы 66 признаков внешней морфологии, описанные и закодированные в приложении 2.

4.2. Анализ распределения уникальных и редких признаков у таксонов группы семейства надсемейства Elateroidea

Состояния признаков как полового аппарата, так и внешней морфологии были разделены на три группы: уникальные, редко встречающиеся и обычные. Уникальный признак характерен для всех представителей только одного таксона группы семейства. Редкий признак характерен для всех видов одной или нескольких групп и

для отдельных видов нескольких других групп (в общей сложности не более, чем для 10). Обычный признак встречается у всех или отдельных видов многих групп.

Анализ показал, что как Elateridae в целом, так и крупные подсемейства Agrypninae, Elaterinae и Denticollinae не имеют ни одного уникального или редкого признака. Большинство триб Elaterinae и Denticollinae также не имеют таких признаков, либо характеризуются всего 2–3 редкими признаками. Вместе с тем, семейства Throscidae, Eucnemidae и Cerophytidae, подсемейства Eudicronychinae, Pleonomininae, Hemiorinae, Cardiophorinae, Negastrinae и Lissominae, многие трибы Agrypninae, а также Pectocerini и Denticollina (s. str.) имеют довольно много редких и уникальных признаков. Многие из этих таксонов представлены небольшим числом видов. Однако Agrypnini (s. str.), Conoderini, Cardiophorinae и Negastrinae в нашем анализе представлены большим числом видов, что ясно свидетельствует о том, что число таких признаков определяется не только объемом таксона.

Сравнение разных комплексов признаков показало, что наибольшее число уникальных и редких признаков дает половой аппарат самки, а наименьшее – признаки внешней морфологии. Трибы и подтрибы почти не имеют уникальных признаков и немного лучше характеризуются редкими признаками. Отметим, что роды, за редкими исключениями, не имеют таких признаков. Терминалии самцов дают несколько больший набор уникальных и редких признаков, чем эдеагус. Из элементов полового аппарата самок основное число таких признаков дают половые пути, а вклад терминалий и яйцеклада невелик.

Некоторые группы, например Cebrioninae (s. l.) и Pleonomininae (s. l.), характеризуются только редкими внешними признаками, а строение полового аппарата у разных родов этих групп сильно различается. По-видимому, это свидетельствует о сборном характере этих групп.

Проведенный анализ позволяет предположить, что на деревьях, построенных при помощи математических методов, как по всем признакам, так и по признакам полового аппарата будут хорошо выделяться Throscidae, Eucnemidae, Pectocerini, большинство триб Agrypninae, Eudicronychinae, Pleonomininae (s. str.), Denticollina (s. str.), Hemiorinae, Cardiophorinae, Negastrinae и Lissominae. Также следует ожидать, что крупные подсемейства Agrypninae, Elaterinae, Denticollinae и большинство триб и подтриб в составе двух последних скорее всего не будут выделяться в качестве монофилетических групп, либо будут иметь слабые бутстреп-поддержки.

4.3. Основные результаты математического анализа данных

Сравнение деревьев, полученных разными методами, показало, что наиболее взвешенные результаты были получены с помощью метода NJ. На NJ-деревьях отдельные кластеры образуют многие семейства и подсемейства (рис. 6). Наибольшее их число (9) имеется на дереве, полученном с учетом всех признаков, наименьшее (4) – на деревьях, построенных на основе только признаков эдеагуса или терминалий самки и яйцеклада. Примерно так же уменьшается и уровень бутстреп-поддержки

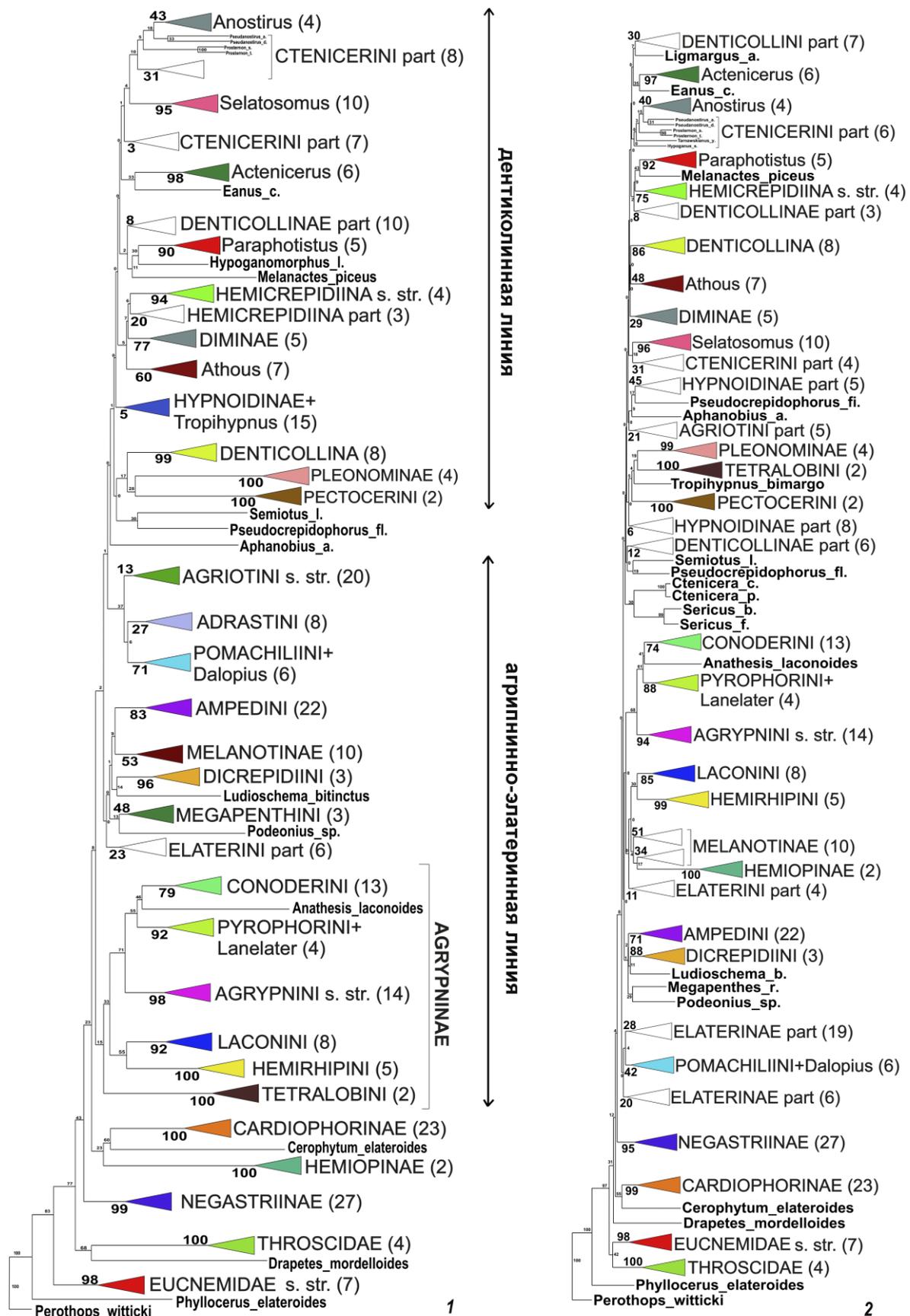


Рис. 6. Схема деревьев, построенных методом NJ, для 297 видов Elateroidea: 1) по всем признакам обоих полов, 2) по признакам полового аппарата обоих полов. Для выделенных групп указаны значения индексов бутстрепа, а в скобках после названий таксонов приведено число видов, образующих данный кластер.

разных групп. Отметим, что на NJ-деревьях число семейств и подсемейств с высокой бутстреп-поддержкой (76–100) превосходит число аналогичных групп, выделяемых при использовании других методов. При этом, наименьшее число таких кластеров имеется на деревьях, построенных при использовании только признаков внешней морфологии. На кладограммах число таксонов, образующих отдельные кластеры, сопоставимо с таковым на NJ-деревьях, но число таксонов с высоким уровнем бутстреп-поддержки заметно меньше.

Топология NJ-деревьев наиболее соответствует ожидаемой. Полученные кладограммы имели как более или менее ожидаемую, так и довольно неожиданную топологию. При этом, число групп, образующих отдельные кластеры, и уровень их бутстреп-поддержек на кладограммах с разной топологией практически совпадает. Топология UPGMA- и Ward-деревьев оказалась заметно хуже, чем у NJ-деревьев.

Наиболее адекватную топологию имели деревья, полученные по всему комплексу признаков. При использовании признаков только полового аппарата топология дерева значительно изменялась, а деревья, построенные только на основе внешних признаков, были слабо разрешенными.

На NJ-деревьях и кладограммах, построенных по всему набору признаков, почти все крупные группы Elateridae образуют отдельные кластеры. Вместе с тем, Semiotinae, Hynpoidinae, Pectocerini, Pleonominiae и Diminae оказываются среди разных групп Denticollinae. При использовании признаков только полового аппарата или внешней морфологии на полученных деревьях всегда образуются смешанные кластеры из разных таксонов Elaterinae и Denticollinae. Всегда или почти всегда с высокой бутстреп-поддержкой выделяются семейства Eucnemidae, Throscidae и подсемейства Pleonominiae (s. str.), Hemiopinae, Cardiophorinae и Negastrinae, многие трибы Agrypninae, группы Elaterinae (Dicrepidiini, Ampedini, Sericosomina, Pomachiliini+*Dalopius*), Pectocerini и некоторые группы родов Denticollinae (Denticollina (s. str.), Hemicrepidiina (s. str.)). Всегда или в большинстве случаев образуют отдельные кластеры многие роды Agrypninae (*Lanelater*, *Danosoma*, *Alaus*, *Tetralobus* и др.), отдельные роды Denticollinae (*Denticollis*, *Prosternon*), некоторые роды и подроды Elaterinae (*Procraerus*, *Dalopius*, *Ampedus*) и других подсемейств (*Pectocera*, *Priopus*, *Ascoliocerus*, *Paracardiophorus*, *Cardiophorus* (*Zygocardiophorus*)). Довольно часто образуют отдельные кластеры крупные роды *Agriotes* (s. str.), *Athous*, *Actenicerus*, *Paraphotistus* и *Selatosomus*.

На деревьях, построенных на основе только одного из комплексов признаков полового аппарата, большинство таксонов высокого ранга не выделяется или имеет низкие бутстреп-поддержки (рис. 7). Эти комплексы признаков хорошо характеризуют главным образом таксоны родовой группы и отдельные трибы и подсемейства (Eucnemidae (s. str.), Throscidae, Hemiopinae, Pleonominiae (s. str.), Cardiophorinae, Negastrinae, Pectocerini, Tetralobini, Hemirhipini, Pyrophorini). Анализ на основе признаков полового аппарата только самца или только самки дает гораздо

менее определенный результат, чем анализ на основе всех признаков полового аппарата. При этом, признаки полового аппарата самки надежно характеризуют значительно больше таксонов Elateroidea.

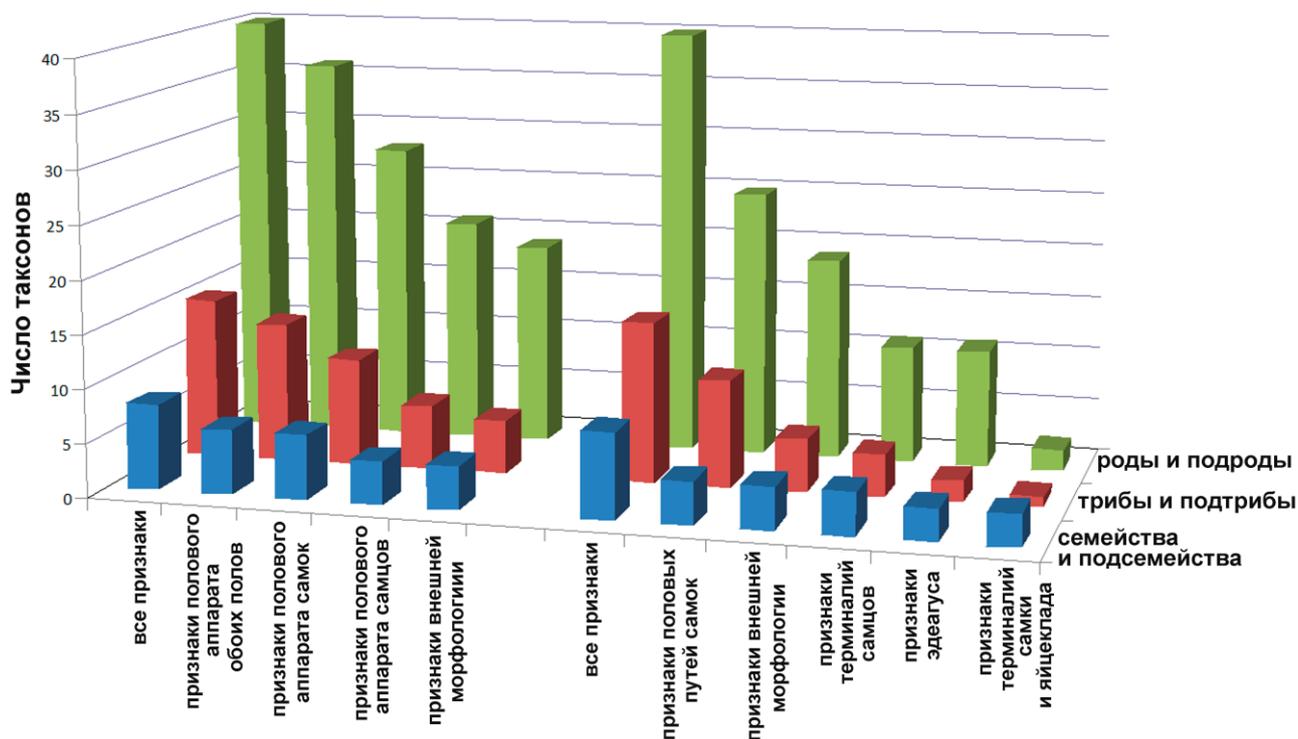


Рис. 7. Число таксонов разного ранга с бутстреп-поддержкой выше 50 на деревьях, построенных методом NJ на основе разных наборов признаков.

Результаты математического анализа данных подтверждают предположения, сделанные нами на основе анализа распределения редких и уникальных признаков. Вместе с тем, анализ деревьев позволил точнее оценить уровень таксономической значимости разных комплексов признаков, а также показал степень «устойчивости» разных таксонов в зависимости от используемого набора признаков.

Ряд триб, подтриб и многие роды, которые не имеют уникальных, а часто и редких признаков, имеют высокие бутстреп-поддержки на большинстве деревьев. Судя по всему, эти таксоны характеризуются устойчивыми комбинациями обычных признаков, которые сами по себе являются уникальными.

На деревьях, построенных на основе всех признаков разными методами, высокие бутстреп-поддержки имели одни и те же таксоны. При этом, их ранг соответствовал подсемейству у наиболее примитивных групп Elateridae (Negastriinae, Cardiophorinae), трибе у более продвинутых (многие трибы Agrypninae и Elaterinae) и преимущественно роду среди наиболее продвинутого подсемейства Denticollinae. По-видимому, этот результат показывает, что примерно одинаковый уровень специализации таксонов, характеризующийся наличием сравнительно большого числа редких и уникальных группоспецифических признаков или специфических комбинаций обычных признаков, мы наблюдаем у групп разного таксономического ранга в

зависимости от длительности их исторического развития. Поэтому в пределах самого молодого подсемейства Denticollinae к числу наиболее специализированных надвидовых таксонов относятся почти исключительно роды и реже группы родов (Denticollina (s. str.) и Hemicrepidina (s. str.)).

4.4. Оценка таксономического значения разных элементов полового аппарата Elateridae

Терминалии и яйцеклад Elateridae имеют довольно однотипное строение. При этом, имеется много параллелизмов в строении этих структур у неродственных таксонов, которые у самок во многом определяются особенностями откладки яиц. Видимо, у примитивных групп терминалии сохраняют многие исходные особенности морфологии. В целом терминалии пригодны скорее для целей надвидовой систематики, поскольку видоспецифичные признаки обычно у них выражены слабо.

Признаки строения гениталий видоспецифичны или характеризуют таксоны высокого ранга Elateridae. Таким образом, в составе эдеагуса, предбурсы и совокупительной сумки имеются как консервативные структуры, так и сильно изменчивые элементы, использование которых возможно только на видовом или родовом уровне.

Более примитивные подсемейства (Negastrinae, Cardiophorinae, Agrypninae) обладают более сходными особенностями строения гениталий и терминалий на надродовом уровне, а в пределах продвинутых подсемейств Elateridae строение этих структур более разнообразно и гораздо менее группоспецифично.

4.5. Основные таксономические выводы

На основе строения терминалий и гениталий можно выделить две основные филетические линии Elateridae. К первой группе относятся Agrypninae, Elaterinae, Eudicronychinae, Melanotinae, Physodactylinae и Cebrioninae, ко второй – Oxynopterinae, Нурноидинае, Denticollinae, Diminae, Pityobiinae, Pleonomininae и Plastoceridae. Положение Negastrinae и Cardiophorinae относительно этих групп неочевидно, но Cardiophorinae имеют больше общих признаков с первой группой, а Negastrinae – со второй. Вероятно, к первой группе следует отнести Semiotinae и Hemiorinae. Lissominae имеет ряд общих признаков с Throscidae и заметно отличается как от первой, так и от второй линии. Первую группу можно условно назвать **агрипнинно-элатеринной**, вторую – **дентиколиной**. Агрипнинно-элатеринная линия в целом характеризуется большим числом примитивных состояний признаков, а многие таксоны дентиколиной линии имеют более продвинутые состояния признаков.

Melanactes, рассматриваемый в составе Oxynopterinae, по-видимому, должен быть исключен из него. По строению полового аппарата он очень близок к Denticollinae и, вероятно, должен быть включен в состав трибы Stenicerini.

Danosoma, *Dilobitarsus*, *Lacon*, относимые к трибе Agrypnini, по строению полового аппарата и особенностям внешнего строения хорошо отличаются от других Agrypnini. Видимо, они должны быть выделены в отдельную трибу Laconini.

Строение полового аппарата *Compsolacon* хорошо отличается от такового у

Agrypnus. Это позволяет рассматривать *Compsolacon* как отдельный род несмотря на то, что ряд авторов (Hayek, 1973; Cate et al., 2007) считают его синонимом *Agrypnus*.

Lanelater, включаемый в состав *Agrypnini*, имеет большое число признаков, сближающих его с *Pyrrophorini*. Возможно, он должен быть включен в состав *Pyrrophorini*, либо рассматриваться в качестве отдельной трибы или подтрибы.

Agriotes koltzei по строению полового аппарата сильно отличается от других видов рода, но очень близок к родам *Tinecus* и *Rainerus* и, по-видимому, должен быть исключен из состава *Agriotes*.

На полученных деревьях отдельный кластер часто образуют *Dalopius* и триба *Pomachiliini*, которые имеют сходное строение полового аппарата, а также особенности внешней морфологии имаго и личинок. По-видимому, *Dalopius* должен быть исключен из состава трибы *Agriotini* и включен в состав *Pomachiliini*.

Lomopneus и *Gurjevelater*, объединяемые с *Pleonomus* и *Clon*, почти по всем важным признакам строения полового аппарата отличаются от них. По комплексу признаков они наиболее близки к *Elaterinae*. Вместе с тем, многие особенности строения их полового аппарата и внешней морфологии свидетельствуют о близком сходстве *Lomopneus* и *Gurjevelater* с родом *Parhemiops*, включаемым в *Hemiorpinae*.

Denticollis, относимый к *Denticollina* (Cate et al., 2007), по признакам строения полового аппарата отличается как от *Denticolloides*, так и от представителей других подтриб *Denticollini*. Крайне специфические особенности строения гениталий и внешней морфологии *Denticollis* указывают на то, что этот род должен быть выделен в отдельную подтрибу или трибу, как это сделано Лозе (Lohse, 1979).

Hemicrepidius, *Megathous* и *Yukara* образуют хорошо поддерживаемый кластер на большинстве деревьев. По признакам внешней морфологии и строению полового аппарата они заметно отличаются от других *Hemicrepidini*. Видимо, эта группа должна быть выделена в отдельный таксон надродового ранга.

Триба *Senodoniini* подсемейства *Diminae* заметно отличается по строению полового аппарата от трибы *Dimini*. По многим признакам она близка к *Stenicerini* и, видимо, должна рассматриваться в качестве отдельной трибы *Denticollinae*.

Среди *Oedostethus* по признакам строения гениталий самцов можно выделить несколько групп видов. По-видимому, это свидетельствует о сборном характере рода.

Lissominae и *Throscidae* сближают многие особенности строения полового аппарата. Однако целый ряд признаков гениталий и терминалий, а также внешней морфологии имаго и личинок позволяют надежно разделять эти таксоны

Глава 5. Эволюционные тенденции в строении полового аппарата *Elateridae* и близких семейств

В развитии опушения терминалий можно выделить несколько направлений. Микротрихии терминалий самцов исходно, видимо, отсутствовали или были немногочисленны, а в дальнейшем происходило увеличение их числа и покрываемой ими площади. При этом, развитие микротрихий 8-го тергита было сопряжено с

уменьшением числа хет на его диске. У более продвинутых таксонов в сочетании с уменьшением числа хет происходит изменение их расположения на заднем крае 8-го тергита. У примитивных групп хеты расположены однородно по всей поверхности его заднего края, а у продвинутых таксонов они образуют определенным образом расположенные группы. Наряду с увеличением густоты микротрихий 9-го тергита происходит изменение их формы. Исходно шипиковидные микротрихии в дальнейшем трансформируются в удлиненные спикуловидные. У продвинутых таксонов также увеличивается и число хет боковых краев 9-го тергита. Эволюционные изменения опушения 10-го тергита самца выражаются в развитии многочисленных длинных хет у многих таксонов агрипнинно-элатеринной линии и некоторых групп дентиколиной линии.

У многих таксонов агрипнинно-элатеринной линии образуется мембранозная складка вершинного края 10-го тергита. У *Agrypninae* она слабо развита, а у ряда таксонов *Elaterinae* и близких подсемейств заметно удлинена.

В эволюции 9-го и 10-го тергитов имели место сопряженные изменения их общей формы, соединения и положения относительно друг друга (рис. 8). Видимо, вырезка 9-го тергита исходно отсутствовала или была слабо развита. В дальнейшем она углублялась и у *Throscidae*, *Cerophytidae* и некоторых *Eucnemidae* полностью разделила 9-й тергит на две склеротизованные латеральные части. Соединение 9-го и 10-го тергитов исходно было полностью мембранозным. У *Negastriinae* их соединение стало склеротизованным в средней части, а у некоторых *Eucnemidae* такое соединение занимает треть или развито по всей ширине тергитов. У *Cerophytum* склеротизованным становится латеральное соединение 9-го и 10-го тергитов. У некоторых таксонов *Elateridae* наблюдается смещение 10-го тергита в область сильно развитой вырезки 9-го тергита.

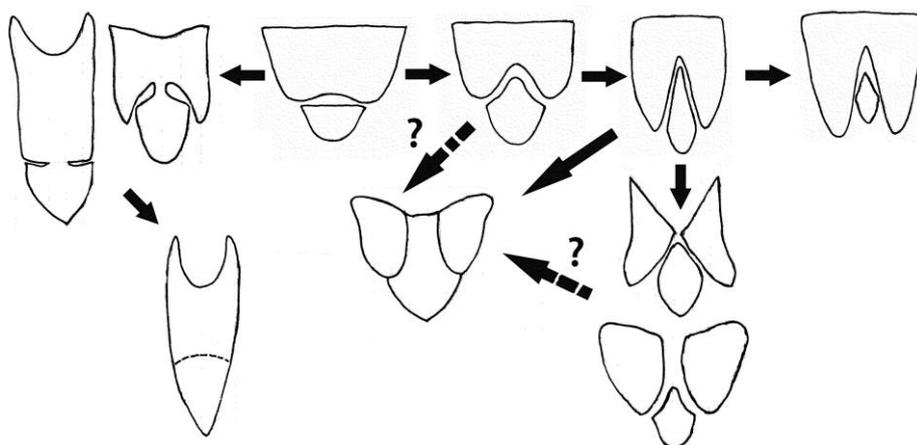


Рис. 8. Наиболее вероятные пути эволюции общей формы, взаимного расположения и соединения 9-го и 10-го тергитов Elateroidea.

Одно из направлений эволюции парамеры – образование мембранозного участка, поперечно разделяющего ее на две части. У *Negastriinae*, *Cardiophorinae* и

Hemirhipini парамеры разделены частично, а у Throscidae – полностью.

У некоторых Elateridae парамеры срастаются между собой, формируя более или менее замкнутое кольцо вокруг пениса (рис. 9), что, видимо, обеспечивает лучшую защиту пениса и семяпровода. Это соединение может быть развито в основной части или занимает большую часть вентральной стороны парамер (Conoderini, часть Cardiophorinae). Вентрально парамеры могут срастаться и через спикуну пениса (многие Cardiophorinae) или узко на уровне соединения пениса и парамер (*Astanchus* и *Berninelsonius*). У Eucnemidae, *Eudicronychus*, *Cerophytum* и *Cebriorhiphis* парамеры срастаются на дорзальной стороне. У большинства Eucnemidae это сочетается с вентральным срастанием парамер, что в итоге приводит к образованию цельной трубки вокруг редуцированного пениса (*Microrhagus*). У Eudicronychinae парамеры также частично срастаются на вентральной и дорзальной стороне, а пенис целиком лежит внутри парамер, слабо склеротизован и гораздо меньше их по размеру. Видимо, образование парамерами цельной трубки и редукция пениса в разных группах идут однонаправленно и коррелируют друг с другом.

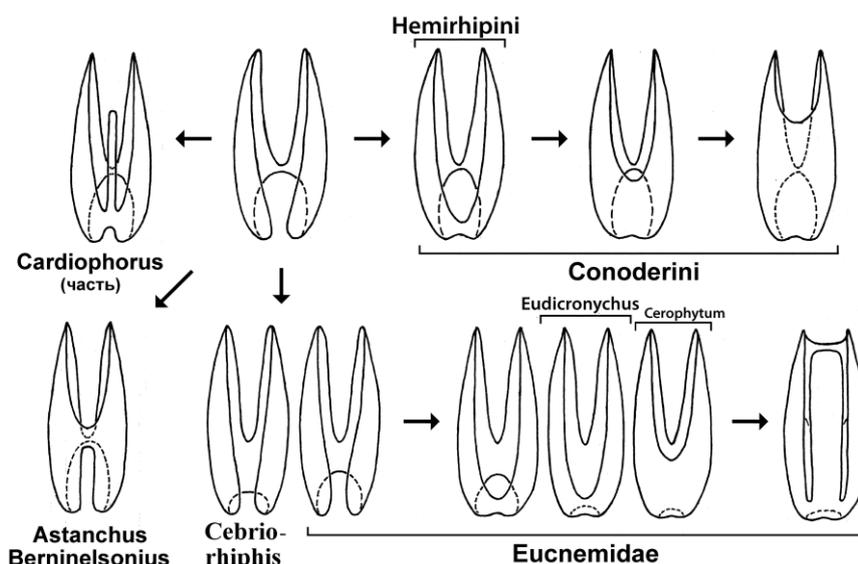


Рис. 9. Наиболее вероятные пути эволюции вариантов срастания парамер Elateroidea.

С таким видоизменением парамер и пениса связана и эволюция спикунулы пениса. У групп с несросшимися или слабо сросшимися парамерами она образует часть вентральной стенки пениса. У Eucnemidae, парамеры которых широко или полностью срастаются, спикунула почти по всей длине отделена от стенки пениса. У большинства Elateroidea семяпровод более или менее тесно связан со спикунулой, что позволяет осуществлять его более эффективную защиту. Вероятно, благодаря еще более тесной связи спикунулы с семяпроводом у Eucnemidae стало возможным ее отделение от стенки пениса, а в дальнейшем и редукция самого пениса (*Microrhagus*), поскольку его функции стала выполнять спикунула.

Эволюция опушения парамер связана с олигомеризацией и специализацией хет. Сильно модифицированные палочковидные хеты несут парамеры многих Conoderini.

Направления эволюции яйцеклада Elateroidea часто трудно интерпретировать, поскольку они экологически обусловлены. Видимо, исходным был удлиненный яйцеклад со слабо склеротизованными кокситовыми и маленькими стилусами. В дальнейшем усиливалась степень склеротизации кокситов, а стилусы вторично редуцировались или увеличились, иногда достигая очень больших размеров (Pleopominae). Укороченный яйцеклад (рис. 2: 4) независимо возникал у Agrypninae, Pleopominae, Denticollinae и Hemiorinae, что связано с откладкой яиц в плотные субстраты.

По нашему мнению, исходно половые пути самки Elateroidea не имели совокупительной сумки (как у *Perothops*, *Phyllocerus*). Важнейшими событиями их эволюции стали появление совокупительной сумки, а затем и каллюса (рис. 10). Исходным для Elateroidea является наличие проксимальной сперматеки. Дистальная сперматека возникает позже и имеется у большинства Elateridae. Наиболее вероятное исходное положение места впадения общего протока железы сперматеки и сперматеки Elateridae – дистальная область дорзальной стороны совокупительной сумки. Основной эволюционный тренд в изменении его положения направлен вдоль продольно-вертикального периметра совокупительной сумки от дистально-дорзальной области к проксимальной, а затем и к дистально-вентральной вплоть до проксимального края каллюса.

Предлагаемая модель эволюции состава и взаимного положения основных элементов половых путей самок Elateroidea предполагает следующие особенности эволюционных событий: 1) совокупительная сумка, каллюс и дистальная сперматека однократно возникают в пределах Elateroidea; 2) смещение общего протока железы сперматеки и сперматеки в крайнее дистально-вентральное положение к проксимальному краю каллюса, редукция дистальной или проксимальной сперматеки, обособление их протоков и редукция протока железы сперматеки происходят независимо и параллельно в разных группах Elateroidea, но, видимо, однократно в пределах каждого таксона; 3) перемещение общего протока железы сперматеки и сперматеки или самостоятельного протока железы сперматеки в пределах от дорзально-дистального до средне-вентрального положения вдоль продольно-вертикального периметра совокупительной сумки происходит неоднократно и в обоих направлениях во всех крупных группах Elateroidea.

Сравнивая варианты строения гениталий и терминалий разных Elateroidea, можно сделать следующие выводы. В пределах Elateridae половой аппарат самцов в целом сохраняет свое типичное строение. Терминалии почти у всех Elateridae довольно сходны. Все разнообразие строения их эдеагуса определяется вариантами строения вершинной части парамер, иногда изменением их общей формы и некоторыми модификациями строения пениса и базальной пластинки. Видимо, в большинстве случаев не происходит общего изменения строения эдеагуса как единой структуры. Половые пути самок шелкоунов, напротив, демонстрируют крайне высокую степень эволюционных преобразований и разнообразие строения в пределах

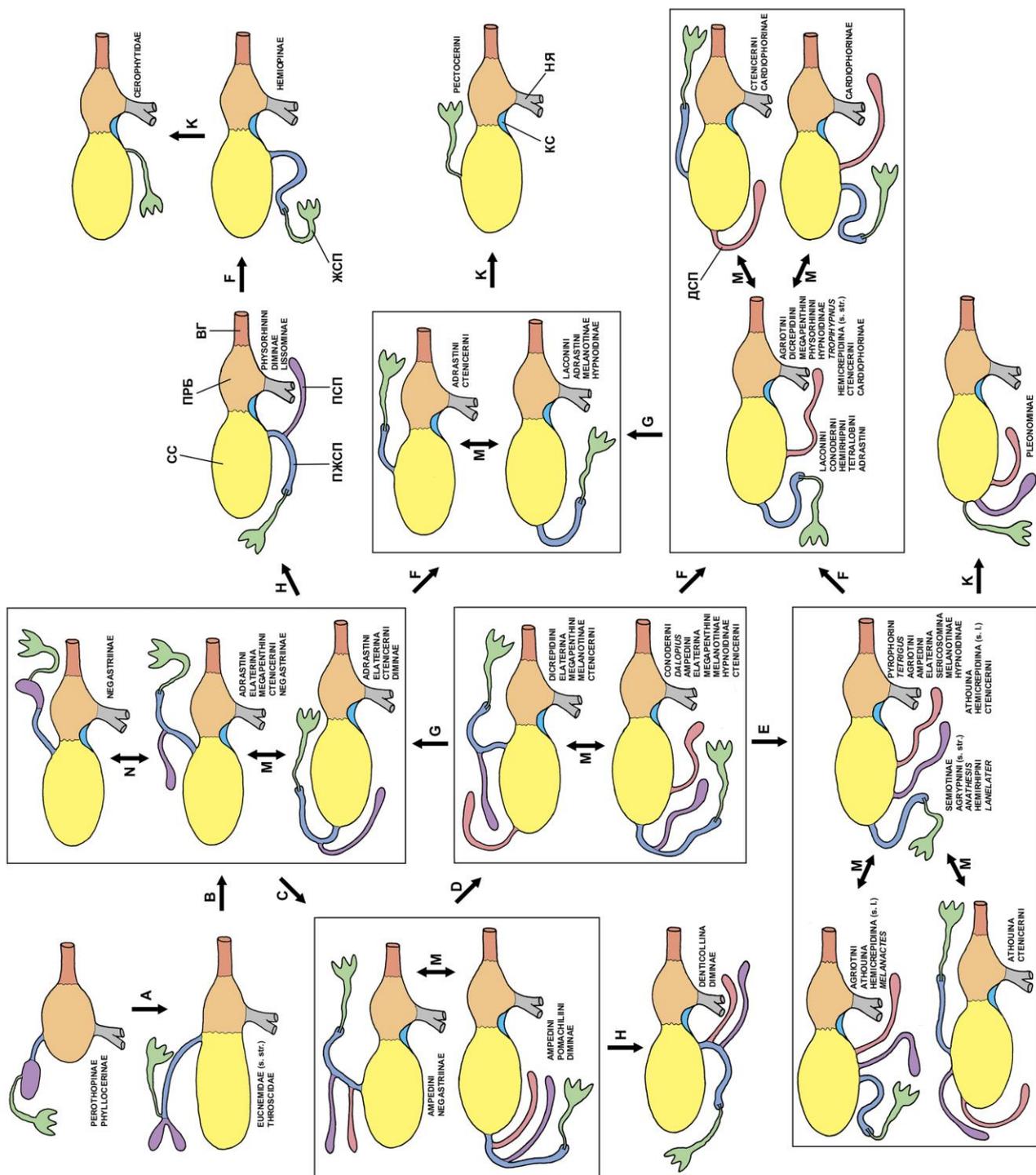


Рис. 10. Наиболее вероятные пути эволюции состава и взаимного соединения основных элементов половых путей самок Elateroidea. **А** – появление совокупительной сумки (СС); **В** – появление каллюса; **С** – появление дистальной сперматеки (ДСП); **Д** – отделение протока ДСП от общего протока железы сперматеки и проксимальной сперматеки (ПЖСП); **Е** – отделение протока проксимальной сперматеки (ПСП) от протока железы сперматеки (ЖС); **Ф** – редукция ПСП; **Г** – редукция ДСП; **Н** – смещение места впадения ПЖСП в СС в крайнее дистально-вентральное положение; **К** – редукция протока ЖС; **М** – изменение положения места впадения ПЖСП в СС; **Н** – образование/исчезновение самостоятельного протока ЖС.

семейства. При этом, эволюционные изменения затрагивают как общее строение основных частей половых путей, так и связанных с ними структур.

Вероятно, такие различия в разнообразии строения полового аппарата самцов и самок определяют неравномерность темпов его эволюции у разных полов, а также гораздо большее разнообразие потенциально подверженных изменениям элементов в составе гениталий самок, чем в эдеагусе, состоящем лишь из трех основных частей.

Почти противоположную картину мы наблюдаем у Eucnemidae. Гениталии их самок довольно однотипны по строению. Возможно, это связано с особенностями строения их яйцеклада, который часто очень сильно удлиннен, так как они откладывают яйца в твердую древесину или в трещины и ходы других насекомых в ней. При формировании такого яйцеклада значительно удлинилась вагина, что могло повлиять на характер развития и степень разнообразия её производных. Половой аппарат самцов Eucnemidae, напротив, чрезвычайно разнообразен. У многих из них происходит практически полное преобразование эдеагуса, который из трехлопастного становится трубчатым. Такое специфическое строение полового аппарата самцов, видимо, определяется особенностями копуляции, поскольку эдеагус вводится в сильно удлиненную и узкую вагину.

Самцы и самки Throscidae имеют довольно специфическое строение гениталий и терминалий, однако, у разных представителей этого семейства половой аппарат имеет практически однотипное строение (Cobos, 1963, 1967, 1970; Burakowski, 1991).

Для Cerophytidae характерно чрезвычайно специализированное, но довольно однотипное строение полового аппарата самцов (Costa et al., 2003). Половой аппарат самок Cerophytidae также достаточно однотипен. Наличие каллюса сближает Cerophytidae с Elateridae и отличает их от Eucnemidae и Throscidae.

Приложения

Приложение 1. Список изученного материала. В приложении приведен аннотированный список изученного материала.

Приложение 2. Кодирование признаков внешней морфологии Elateroidea. Приложение содержит список использованных в анализе признаков внешней морфологии с указанием полярности их состояний.

Приложение 3. Анализ диагностических признаков строения полового аппарата Elateroidea. В приложении приведены признаки строения полового аппарата, являющиеся диагностическими для изученных таксонов Elateroidea.

Приложение 4. Таблицы. Приложение содержит таблицы 19–42.

Приложение 5. Рисунки. Приложение содержит рисунки 46–116.

Выводы

1. Проведено сравнительное изучение морфологии гениталий и терминалий самцов и самок Elateridae, относящихся к 563 видам из 17 подсемейств, 23 триб и 162 родов, а также 24 видов из семейств Plastoceridae, Cerophytidae, Throscidae и Eucnemidae. У большинства таксонов впервые исследованы особенности строения и хетотаксии терминалий, а также тонкие особенности строения половых путей самки.

2. Установлена гомология различных элементов половых путей самок Elateroidea и предложена единая терминология для их обозначения. Показано, что у всех Elateridae в проксимальной части половых путей самок развиты два отдела: предбурса и совокупительная сумка, границу между которыми определяет особая структура каллюс, наличие которого отличает Elateridae от большинства других Elateroidea.

3. Выделено 195 признаков, характеризующих разнообразие строения полового аппарата самцов и самок жуков-щелкунов. Большинство из этих признаков использованы для анализа группы впервые.

4. Проведен семогенетический анализ разных элементов полового аппарата, построены трансформационные ряды для каждого из выделенных признаков и определены наиболее вероятные направления эволюции состояний признаков. На основе результатов этого анализа создана база данных с информацией о распределении состояний признаков для всех изученных таксонов Elateroidea.

5. С использованием разных методов построения деревьев проанализировано значение признаков строения полового аппарата для систематики Elateridae. Результаты этого анализа свидетельствуют, что признаки полового аппарата самок обычно в большей степени определяют естественные группы Elateridae, чем признаки полового аппарата самцов.

6. Показано, что строение полового аппарата во многих группах Elateridae имеет важное диагностическое значение не только на видовом, но и на родовом и более высоких таксономических уровнях. Среди высших таксонов Elateridae строение полового аппарата наиболее четко характеризует подсемейства Cardiophorinae, Negastriinae, Pleonomininae и Nemiopinae, а также многие трибы подсемейств Agrypninae и Elaterinae.

7. Особенности строения терминалий самца обычно характеризуют таксоны Elateridae надродового ранга. Особенности строения эдеагуса в целом более видоспецифичны. Вместе с тем, возможно использование для надвидовой систематики некоторых особенностей строения базальной пластинки, парамер и пениса.

8. Особенности строения терминалий самок обычно характеризуют таксоны Elateridae надродового ранга. Особенности строения яйцеклада экологически обусловлены и демонстрирует высокий уровень конвергентного сходства в разных подсемействах Elateridae, и поэтому, как правило, непригодны для целей надвидовой систематики. Признаки строения половых путей самок характеризуют таксоны

Elateridae разного ранга.

9. Анализ признаков показал, что на основе особенностей строения полового аппарата можно выделить две крупные филетические линии Elateridae: агрипнинно-элатеринная линия характеризуется большим числом примитивных состояний признаков, а многие таксоны дентиколиновой линии имеют более продвинутые состояния признаков. На основе анализа признаков полового аппарата также сделан ряд таксономических выводов частного порядка.

10. Проанализированы возможные направления эволюции разных элементов полового аппарата Elateridae. Показано, что в пределах семейства терминалии и гениталии самцов в целом имеют довольно однотипное строение. Строение половых путей самок, напротив, очень разнообразно. По-видимому, важнейшими предпосылками для этого стало возникновение у Elateroidea совокупительной сумки и каллюса, а у Elateridae появление дистальной сперматеки и различных элементов грубого вооружения совокупительной сумки.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах из списка ВАК:

1) **Просви́ров А.С.** О значении особенностей строения полового аппарата в надвидовой систематике жуков-щелкунов подсем. Agrypninae (Coleoptera, Elateridae) / **А.С. Просви́ров, В.Ю. Савицкий** // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90. – Вып. 2. – С. 335–357.

Prosvirov A.S. On the significance of genital characters in supraspecific systematics of the elaterid subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae) / **A.S. Prosvirov, V.Yu. Savitsky** // Entomological review. 2011. – Vol. 91. – Issue 6. – P. 755–772.

2) **Просви́ров А.С.** К познанию фауны жуков-щелкунов (Coleoptera: Elateridae) юга европейской части России и Кавказа / **А.С. Просви́ров** // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2013. – Т. 9. – Вып. 2. – С. 253–259.

3) **Просви́ров А.С.** К фауне жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) Лазовского заповедника и его окрестностей / **А.С. Просви́ров** // Евразийский энтомологический журнал. – 2014. – Т.13. – Вып.1. – С.16–20. (в печати)

Материалы конференций:

4) **Просви́ров А.С.** Сравнительная морфология полового аппарата самцов жуков-щелкунов (Coleoptera: Elateridae) / **А.С. Просви́ров** // Ломоносов-2009: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология»; 13-18 апреля 2009 г; Москва, МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет: Тезисы докладов. Сост.: А.Н. Демидова и др.–2009.–М.: МАКС Пресс.– С. 131.

5) **Просви́ров А.С.** Использование признаков строения мужского полового аппарата в систематике жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) / **А.С. Просви́ров** // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества.–2009.–Вып. 5:

Материалы 2-й Международной научно-практической интернет-конференции "Актуальные вопросы энтомологии" (Ставрополь, 1 марта 2009). – Ставрополь: Изд-во СтГАУ <Агрис>. – С. 30–33

б) **Просви́ров А.С.** Использование признаков строения полового аппарата в надвидовой систематике жуков-щелкунов подсемейства *Agrypninae* (Coleoptera: Elateridae) / **А.С. Просви́ров** // Тезисы докладов XVIII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011», 11-15 апреля 2011 г. Секция Биология. МГУ им. М.В.Ломоносова. – 2011. – М.: Макс пресс. – С. 120.

Прочие работы:

7) **Prosvirov A.S.** To the knowledge of the fauna of click-beetles (Coleoptera: Elateridae) of the Siberia and Far East of Russia / **A.S. Prosvirov** // Russian Entomological Journal. – 2013. – Vol. 22. – Issue 4. – P. 275–282.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю В.Ю. Савицкому за помощь, обсуждение и ценные советы на всех этапах работы. Я также хочу поблагодарить профессора Р.Д. Жантиева за постоянное внимание к моей работе, ряд полезных замечаний и советов. Я очень признателен всем сотрудникам отделения жесткокрылых Лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН (ЗИН, С.-Петербург), в особенности Б.А. Коротяеву и С.В. Андреевой за обеспечение возможности работы с коллекцией Elateridae и оказание всесторонней поддержки во время пребывания автора в Зоологическом институте.

Искреннюю благодарность выражаю Ю.Н. Сундукову (Лазовский заповедник), Н.Е. Вихреву, А.А. Гусакову, С.В. Дементьеву, А.А. Зайцеву, А.В. Компанцеву, В.В. Крутову, К.В. Макарову, И.В. Мельнику, А.А. Полилову, В.Ю. Савицкому, М.Ю. Савицкому, А.В. Тимохову, К.П. Томковичу, А.С. Украинскому и С.И. Хвyle (Москва), И.А. Белоусову, М.Г. Волковичу, И.И. Кабаку, (Санкт-Петербург), А.И. Мирошникову (Краснодар), А.В. Наполову (Рига) за предоставленные для изучения материалы, а также Н.Б. Никитскому (Зоологический музей МГУ, Москва), обеспечившему возможность работы с коллекцией Elateridae Зоологического Музея МГУ. Я очень благодарен моим друзьям Т.В. Галинской, О.С. Кочетовой и Ф.А. Мартыновченко за помощь и поддержку во время полевых исследований.

Отдельную благодарность хочу выразить М.А. Ахтеру (Dr. M.A. Akhter, Karachi), Н.В. Беляевой (Москва), Р. Бойтелю (Dr. R. Beutel, Jena), Л. Бухгольцу (Dr. L. Buhholz, Bodzentyn), И. Гуденци (I. Gudenzi, Forlì), Х. Дугласу (Dr. H. Douglas, Ottawa), П. Кейту (Dr. P. Cate, Wien), К. Коште (Dra. C. Costa, São Paulo), Л. Лесеньеру (Dr. L. Leseigneur, Meylan), Х. Макихаре (Dr. H. Makihara, Tsukuba), Й. Мертлику (J. Mertlik, Hradec Králové), Д. Платии (Dr. G. Platia, Gatteo), Р. Шиммелью (Dr. R. Schimmel, Vinningen), А. Слипински (Dr. A. Slipinski, Canberra), Ж. Солервиценсу (Dr. J. Solervicens, Santiago), Тае Ман Хану (Dr. Tae Man Han, Suwon), Д. Тарнавски (Dr. D. Tarnawski, Wrocław), С.Э. Уэллсу (Dr. S.A. Wells, Los Angeles) и Ж. Шессо (J. Chassain, Thomery) за оказанную помощь в получении необходимой литературы.

Наконец, особо хочу поблагодарить И.А. Белоусова и Е.О. Щербакова (Москва) за консультации по математическим методам анализа таксономических данных, а также К.В. Макарова за помощь при подготовке части фотографий.