

**Парамонов  
Николай Михайлович**

**СИСТЕМАТИКА И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ДЛИННОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ  
СЕМЕЙСТВ CYLINDROTOMIDAE, PEDICIDAE И PTYCHOPTERIDAE ФАУНЫ  
РОССИИ**

03.00.09 - энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Подписано к печати  
Формат 60x84 1/16  
Печать ризограф. Бумага офсетная.  
Тираж 100 экз. Объём 1,5 п.л.

Зоологический институт РАН  
199034, СПб, Университетская наб., 1

Санкт-Петербург  
2009

Работа выполнена в лаборатории биосистематических основ интродукции  
полезных организмов Зоологического института РАН.

Научный руководитель

доктор биологических наук Овчинникова Ольга Георгиевна.

Официальные оппоненты

доктор биологических наук, профессор Стекольников Анатолий Александрович,  
кандидат биологических наук Шамшев Игорь Васильевич.

Ведущая организация

Зоологический музей Московского Государственного университета  
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета  
№ Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание учёной степени доктора наук  
при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

Факс: (812) 328-29-41

E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан февраля 2009

Ученый секретарь

диссертационного совета

Овчинникова О.Г.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Список работ, опубликованных по теме диссертации в изданиях  
рекомендованных ВАК:

Парамонов, Н.М. Скелет и мускулатура гениталий самцов семейств  
Tipulidae и Limoniidae (Diptera) // Энтомологическое обозрение. 2004. – Т.83.  
Вып.1. – С.53-72.

Парамонов, Н.М. *Diogma dmitrii* sp.n. – новый вид комаров-  
цилиндротомид (Diptera, Cyndrotomidae) с Кавказа // Энтомологическое  
обозрение. 2005. – Т.85. Вып.1. – С.215-218.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в других изданиях:

Парамонов, Н.М. Положение семейств Tipulidae и Limoniidae в системе  
Nematocera (Diptera) на основе сравнительного анализа признаков  
мускулатуры гениталий самцов // Тезисы докладов XII съезда Русского  
энтомологического общества, Санкт-Петербург, 19 – 24 августа 2002 г. 2002 –  
С.275.

Парамонов, Н.М. К фауне Cyndrotomidae (Diptera, Nematocera)  
азиатской части России // Вестник Томского государственного университета.  
Серия "Естественные науки". 2004. – Томск. Вып.11. – С.69.

Парамонов, Н.М. Дополнение: 4. Семейство Cyndrotomidae //   
Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые, блохи. 2006.  
– Владивосток. – Т.6, ч.4. – С.887-889.

Парамонов, Н.М. Мускулатура гениталий самцов семейства  
Cyndrotomidae и родственные отношения в надсемействе Tipuloidea // Тезисы  
докладов XIII съезда Русского энтомологического общества, Краснодар, 9 – 15  
сентября 2007 г.; Проблемы и перспективы общей энтомологии. 2007 – С.271.

Paramonov, N.M. *Diogma caudata* Takahashi, 1960 new to the fauna of  
Russia (Diptera: Cyndrotomidae) // Zoosystematica Rossica. 2004. – V.12. no.2. –  
P.258.

1. Выявлен фаунистический состав семейств *Cylindrotomidae*, *Ptychopteridae* и *Pediciidae* фауны России. Семейство *Cylindrotomidae* представлено 10 видами из 5 родов, один вид из которых описан как новый для науки, 2 вида сведены в синонимы, 3 вида и один род впервые указаны для России. Семейство *Ptychopteridae* представлено 11 видами одного рода, из которых один вид описан как новый для науки, один вид восстановлен из синонимов. Семейство *Pediciidae* представлено 72 видами из 7 родов. Составлен аннотированный список видов и разработаны определительные таблицы семейств *Cylindrotomidae*, *Ptychopteridae* и *Pediciidae* фауны России.

2. Зоогеографический анализ видов семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* России позволил выделить для семейства *Cylindrotomidae* 5 типов ареалов, для семейства *Pediciidae* 23 типа ареалов и 6 типов ареалов для семейства *Ptychopteridae*. Установлен центр видообразования для подрода *Paraptychoptera* рода *Ptychoptera* (средиземноморский-кавказский). Установлены центры видообразования для номинативного рода семейства *Pediciidae*: подродов *Pedicia* s.str. (восточнопалеарктический), *Crunobia* (восточнопалеарктический) и *Amalopsis* (западнопалеарктический).

3. На основе признаков строения склеритов и мускулатуры гениталий самцов подтверждено положение семейства *Ptychopteridae* вне инфраотряда *Tipulomorpha*, что согласуется с принятой многими систематиками точкой зрения (Wood, Borkent, 1989; Yeats, 2003)

4. Установлены множественные аутапоморфии скелета и мускулатуры гениталий самцов *Pediciidae* (наличие псевдоэдегальной направляющей, строение эдегального комплекса), которые подтверждают повышение ранга рассматриваемого таксона до статуса семейства (Starý, 1992).

5. Плезиоморфное состояние признаков строения скелета и мускулатуры гениталий самцов семейства *Pediciidae* (подвижно причленённые гоноксциты, хорошо развитые гоноксально-гипандриальной мышцы M33, недефференцированные лопасти гоностиля) указывает на целесообразность расположения семейства у основания филогенетического древа *Tipuloidea*.

6. Проведенный сравнительно-морфологический анализ признаков скелета и мускулатуры гениталий самцов показал высокую степень сходства этих признаков у представителей семейств *Tipulidae*, *Limoniidae* и *Cylindrotomidae* и целесообразность объединения их в надсемейство *Tipuloidea*. Отличия в строении скелета и мускулатуры гениталий самцов семейства *Pediciidae* позволяют рассматривать это семейство в составе инфраотряда *Tipulomorpha*, но вне надсемейства *Tipuloidea*.

**Актуальность темы.** Работа посвящена изучению длинноусых двукрылых семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* (Diptera: Nematocera) фауны России, их систематике и родственными отношениями. Долгое время эти семейства рассматривались в составе надсемейства *Tipuloidea*, и до сих пор нет единого мнения на их систему и родственные отношения. Установление родственных отношений с целью создания естественной классификации надсемейства основывается во многом на сравнительно-морфологическом анализе. Мускулатура гениталий самцов *Tipuloidea* была изучена только у небольшого числа видов, сравнительно-морфологический анализ проведен не был.

Во многом сложность в установлении родственных отношений этих семейств связана с объективными трудностями гомологизации склеритов гениталий самцов, в то время как именно эти признаки в первую очередь используются для дифференциации этих семейств.

Типулоидные – одна из крупнейших групп двукрылых по числу видов играющих большую роль в экосистемах. Семейства *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* долгое время оставались малоизученными для территории России, только дальневосточная фауна семейства *Pediciidae* была относительно хорошо изучена (Савченко, 1976, 1983).

**Цель работы.** Изучение фауны России семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae*, уточнение системы и родственных отношений этих семейств.

#### **Основные задачи исследования:**

1. Выявление видового состава семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* фауны России;

2. Выявление особенностей географического распространения семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* фауны России, проведение зоогеографического анализа;

3. Проведение сравнительного-морфологического анализа оригинальных и опубликованных данных по склеритам и мускулатуре гениталий самцов изучаемых семейств, установление гомологий склеритов гениталий самцов, а также выявление эволюционных тенденций в изменении строения скелета и мускулатуры гениталий в семействах с целью уточнения родственных отношений;

4. Составление определительных таблиц родов и видов семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* фауны России, описание новых видов.

**Научная новизна.** Впервые составлен аннотированный список видов семейств *Cylindrotomidae* (10 видов из 5 родов), *Pediciidae* (63 вида из 8 родов) и *Ptychopteridae* (11 видов одного рода) фауны России. Два вида описаны как новые для науки (из семейств *Cylindrotomidae* и *Ptychopteridae*). Для фауны *Cylindrotomidae* России впервые приводятся 5 видов. Установлены синонимы

видового и подвидового ранга; для Ptychopteridae один вид восстановлен из синонимов.

Проведен зоогеографический анализ семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* фауны России, выявлены типы ареалов и предполагаемые центры видообразования.

Впервые изучена мускулатура гениталий самцов 18 видов из 5 семейств (Diptera: Nematocera). Мускулатура гениталий самцов семейств *Cylindrotomidae*, *Limoniidae* и *Pediciidae* изучена впервые.

Проведен сравнительно-морфологический и морфофункциональный анализ гениталий самцов семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae*, *Limoniidae*, *Tipulidae* и *Ptychopteridae*, установлены гомологии склеритов гениталий самцов.

Изучение мускулатуры гениталий самцов дало возможность выяснить роль отдельных структурных элементов в процессе копуляции. Дана комплексная характеристика гениталий самцов, установлены основные направления эволюционных преобразований склеритов и мускулатуры гениталий самцов в инфраотряде *Tipulomorpha*. Уточнено систематическое положение семейств инфраотряда на основе признаков скелета и мускулатуры гениталий самцов.

**Теоретическая и практическая ценность работы.** Приведенный в работе фаунистический список *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae* фауны России может использоваться в исследованиях, посвященных биоразнообразию. Большую практическую ценность представляют подготовленные определительные таблицы палеарктических родов и видов этих семейств.

Проведенный в работе анализ преобразований мускулатуры и склеритов гениталий самцов, а также эволюционных тенденций, может послужить основой для дальнейших филогенетических построений и реконструкции родственных отношений в подотряде длинноусых двукрылых (Diptera, Nematocera).

**Материал и методы исследования.** Основой для работы послужила коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), а также сборы автора, которые проводились в 2001-2007 гг. в Ленинградской, Новгородской, Самарской, Саратовской, Волгоградской, Оренбургской и Сахалинской областях, Краснодарском, Алтайском и Приморском крае, Республике Алтай и Калмыкии.

Были обработаны коллекции Зоологического музея МГУ (Москва, А.Л. Озеров), Universiteit van Amsterdam (Нидерланды, Н. de Jong) и Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig (Бонн, Германия, В. Sinclair). Дополнительный материал для изучения был предоставлен В.Э. Пилипенко (МГУ), А.Д. Саая (ТувИКОП СО РАН) и А.В. Полевым (Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск). Исследованы типовые и сравнительные материалы некоторых зарубежных коллекций: National Museum of Natural History Smithsonian Institution (Washington, Н. Williams), Museum Vychodnich Czech v Hradci Kralove (Czech Republic, В. Mocek), Palacky

На основании рассмотренных признаков построена дендрограмма (рис. 4), отражающая положение изученных семейств в надсемействе *Tipuloidea*. Семейства *Ptychopteridae* и *Trichoceridae* рассматриваются вне надсемейства *Tipuloidea* и по отношению к последнему являются внешними группами. Предложенная дендрограмма отличается от филогенетических древ Стары (Starý, 1992) и Остерброка (Oosterbroek et al., 1995) в первую очередь тем, что семейство *Trichoceridae* помещено вне надсемейства *Tipuloidea*.

Семейство *Pediciidae* обладает наиболее примитивными признаками внутри надсемейства *Tipuloidea*. К таким признакам относятся признаки строения генитального аппарата самцов в целом (подвижные гонококситы, недифференцированные гоностили), наличие одной пары мышц гоностилиа и мощных гонококкально-гипандриальных мышц М33. Поэтому семейство *Pediciidae* помещено у основания ствола *Tipuloidea* и рассматривается как сестринская группа по отношению к остальным семействам этого надсемейства, что соответствует точке зрения Остерброка (Oosterbroek et al., 1991). Семейство *Tipulidae* рассматривается нами как наиболее продвинутое, а семейства *Cylindrotomidae* и *Limoniidae* как сестринская группа семейству *Tipulidae*.

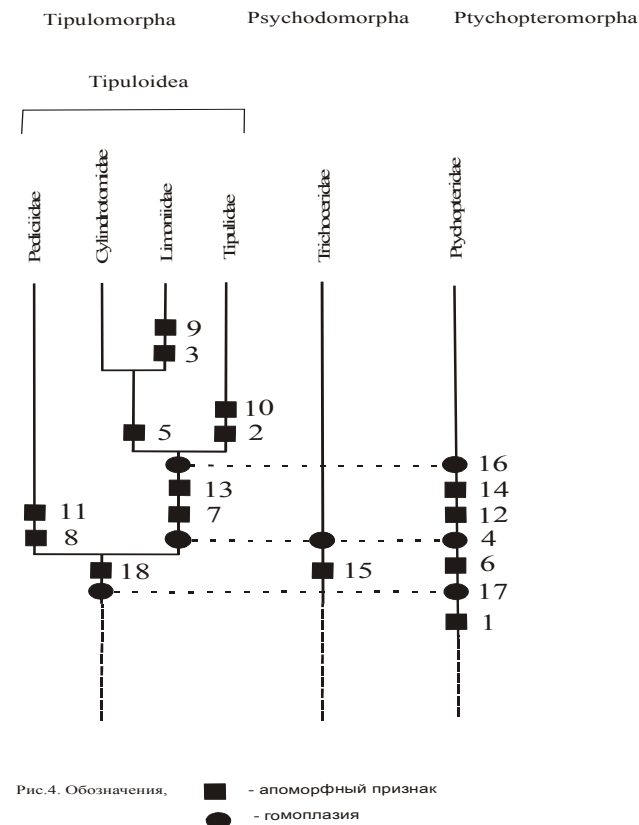


Рис.4. Обозначения, ■ - апоморфный признак, ● - гомоплазия

наиболее близка точка зрения (Tjeder, 1948) на возникновение эдеагальной направляющей из парамер и вентральной стенки гипандрия (гонококситов). Наличие эдеагальной направляющей (и как следствие отсутствие свободно лежащих парамер) рассматривается как аутопоморфия сем. Tipulidae, не встречаемая в других семействах длинноусых двукрылых.

11. Наличие псевдоэдеагальной направляющей рассматривается как аутопоморфия в семействе Pediciidae (подроды *Pedicia* и *Crunobia* (род *Pedicia*)).

Признаки строения генитальной камеры самцов. По Вуду (Wood, 1991) слившиеся эпандрий и гипандрий (т.н. генитальное кольцо) входят в основной план строения гениталий самцов Diptera (плезиоморфное состояние).

12. Эпандрий и гипандрий не образуют генитального кольца, это состояние встречается у всех изученных Ptychopteridae, что является их аутопоморфией.

13. Генитальное кольцо присутствует, но в его состав помимо слившихся гипандрия и эпандрия входят гонококситы. Данное состояние гениталий характерно для сем. Tipulidae и Cyllindrotomidae, что является их синапоморфией.

#### Признаки жилкования крыла.

14. Присутствует только одна анальная жилка. У всех Tipulomorpha анальная жилка представлена двумя ветвями, что соответствует исходному типу жилкования Diptera и является их плезиоморфией. У Ptychopteridae произошла редукция двух исходных анальных жилок до одной, что является апоморфией для инфраотряда Ptychopteromorpha.

15. Жилка  $A_2$  неполная. Жилка  $A_2$  укорочена у всех представителей семейства Trichoceridae, в то время как у остальных Tipulomorpha она нормально развита (Stary, 1992). Данный признак является апоморфией для семейства Trichoceridae.

#### Другие признаки внешней морфологии.

16. Глаза голые. Эволюционная тенденция к редукции микротрихий наблюдается у большинства семейств двукрылых насекомых. Волосатые глаза (плезиоморфия) характерны для семейств Trichoceridae и Pediciidae, в то время как для всех остальных Tipulomorpha и большинства Nematocera (включая Ptychopteridae) микротрихии отсутствуют. Отсутствие у представителей сем. Tipulidae, Limoniidae и Cyllindrotomidae рассматривается как синапоморфия этих семейств, а у др. семейств как параллелизм.

17. Глазки отсутствуют. Наличие трех глазков входит в основной план строения Diptera. У Trichoceridae глазки имеются, что несомненно является плезиоморфным признаком. Отсутствие глазков является синапоморфией для остальных семейств инфраотряда Tipulomorpha (Stary, 1992).

18. Кардо отсутствует. В инфраотряде Tipulomorpha базальная часть максилл, кардо, присутствует как отдельный сегмент только у Trichoceridae, и это состояние считается плезиоморфным (Stary, 1992). У остальных представителей надсемейства Tipuloidea кардо либо редуцируется, либо сливается со стипесом, что является синапоморфией этого надсемейства.

University (Czech Republic, J. Stary) и University of Jyväskylä (Finland, J. Salmela). Всего изучено более 3000 экземпляров, исследован типовой материал по 15 видам.

Для анатомирования использовались насекомые, хранившиеся перед этим в 70%-ном растворе этилового спирта. При исследовании скелета и мускулатуры гениталий самцов использовался метод ручного анатомирования, техника которого полно разработана и представлена в работах Е.Н. Павловского (1957), В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (2001). Для проведения исследования автором были сделаны оригинальные инструменты для препарирования. Вскрытие насекомых производилось в глицерине с использованием бинокуляра МБС-1 и Leica VZ95. Вскрывалось по 6-10 экз. каждого вида, за исключением *Nephrotoma* sp., изученного по единственному экземпляру. Рисунки изготовлялись при помощи окуляр-микрометра и сетки. Места прикрепления и контуры мышц наносились на заранее приготовленные рисунки скелетных частей гениталий. Ряд рисунков сделан при помощи графического редактора Corel Draw 11. Для получения препаратов склеритов гениталий конец брюшка вываривался в 10%-ном растворе КОН, промывался водой и помещался в глицерин.

Было изучено 18 видов из 11 родов, относящихся к 5 семействам, в том числе представители родов *Tipula* (*T. paludosa* Mg.) и *Nephrotoma* (*N. crocata* L., *N. analis* Schum., *Nephrotoma* sp.), относящихся к семейству Tipulidae, представители родов *Limonia* (*L. phragmitidis* Schrank) и *Dicranomyia* (*D. longipennis* Schum.) относящихся к семейству Limoniidae, представители родов *Cyllindrotoma* (*C. distinctissima* Mg.), *Triogma* (*T. trisulcata* Schum.), *Phalacropera* (*P. replicata* L.), *Liogma* (*L. serraticornis* Al.) и *Diogma* (*D. glabrata* Mg., *D. dmitrii* Param., *D. caudata* Takahashi), относящихся к семейству Cyllindrotomidae, представители рода *Ptychoptera* (*P. subscutellaris* Al., *P. peusi* Joost, *P. paludosa* Mg.) относящихся к семейству Ptychopteridae и представители рода *Pedicia* (*P. (s.str.) rivosa* L., *P. (Crunobia) pallens* Sav.), относящихся к семейству Pediciidae. Описания склеритов гениталий самцов Tipuloidea даны по Тангельдер (Tangelder, 1985) и Синклеру (Sinclair, 2000) с некоторыми дополнениями по Вуду (Wood, 1991). Для обозначения мускулатуры использовалась номенклатура, предложенная О.Г. Овчинниковой (1989, 1993, 2000).

**Апробация работы и публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, из них 2 статьи в журналах из списка рекомендованных ВАК, 3 статьи в реферируемых журналах. Основные результаты докладывались и обсуждались на XII и XIII Съездах Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2002; Краснодар, 2007).

**Объём и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов, изложена на 200 страницах машинописного текста (из них 150 – основного текста) и содержит 40 рисунков и 5 таблиц. Список литературы включает 218 работ, из них 178 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор особо благодарен своему руководителю О.Г. Овчинниковой за неоценимую помощь и постоянное внимание к работе.

Также выражаю сердечную признательность В.А. Кривохатскому за многочисленные консультации и полезные советы.

Автор выражает глубокую признательность А.Ф. Емельянову и Е.Д. Лукашевич (Москва, ПИН РАН) за ценные консультации. Сборщикам, владельцам и кураторам коллекций, а также всем, кто помогал с доставкой материала, автор выражает свою искреннюю признательность. Автор выражает глубокую признательность всем сотрудникам Зоологического института, в особенности постоянным участникам диптерологического семинара (В.Ф. Зайцев, Э.П. Нарчук, В.А. Рихтер) за очень внимательное отношение, критический анализ и конструктивные советы, хранителям коллекции (Г.М. Сулеймановой, Л.А. Кузнецовой, Н.В. Сысуевой) за оказанную помощь.

Работа написана при финансовой поддержке Гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-4686.2006.4), а также проектов РФФИ № 06-04-63009к, № 06-04-48427 и № 08-04-00186.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. История изучения двукрылых семейств *Cylindrotomidae*, *Pediciidae* и *Ptychopteridae*

В главе рассматривается история изучения семейств, начиная от описания первых видов до современности.

Современное состояние изученности семейств отражает последний Каталог видов Палеарктики, где приведена синонимия, распространение и места хранения типов *Pediciidae* (как подсемейство семейства *Limoniidae*) (Savchenko et al., 1992), *Ptychopteridae* (Rozkosny, 1992) и *Cylindrotomidae* (Soós, Oosterbroek, 1992).

Семейство *Cylindrotomidae*. Европейские диптерологи, начиная с Кертеца (Kertész, 1902; Peus, 1952; Родендорф, 1964; Starý, 1992, 2001; Soós, Oosterbroek, 1992; Нарчук, 2003) рассматривают *Cylindrotomidae* в ранге семейства.

Первый определитель по *Cylindrotomidae* – Европейской части России был составлен Е.Н. Савченко (1969), в определитель вошло по одному виду из 4 родов. Также вышел определитель для Дальнего Востока (Сидоренко, 1999) и определители по личиночным стадиям развития (Кривошеина, Мамаев, 1967) и по водным личинкам (Ланцова, 1999).

Семейство *Pediciidae*. Кертец (Kertész, 1902) рассматривал *Pediciidae* как подсемейство семейства *Limoniidae* (в современном понимании). Практически до конца XX века европейские диптерологи рассматривали *Pediciidae* только в этом статусе (Savchenko et al., 1992). Другими авторами этого же периода *Pediciidae* рассматривались как триба подсемейства *Limoniinae* семейства *Tipulidae* (Edwards, 1938; Alexander, 1942, 1967).

Обоснованное выделение *Pediciidae* из семейства *Limoniidae* с последующим приданием статуса семейства было сделано чешским

*Cylindrotomidae*. Наличие двух пар мышц M27 и M28 у представителей семейств *Trichoceridae* и *Ptychopteridae* рассматривается как параллелизм.

5. Эдеагус двуветвистый или трехветвистый. Одноветвистый эдеагус рассматривается в основном плане строения двукрылых (Wood, 1991). Онтогенетически одноветвистый эдеагус встречается у всех примитивных насекомых, за исключением *Ephemeroptera* (Snodgrass, 1957). В отрядах *Trichoptera*, *Lepidoptera*, *Siphonaptera*, *Mecoptera* и других эндоптериготных насекомых эдеагус одноветвистый. Многоветвистость эдеагуса рассматривается нами как синапоморфный признак, объединяющий семейства *Cylindrotomidae* и *Limoniidae*. Для сем. *Cylindrotomidae* характерна трехветвистость эдеагуса (двуветвистость известна лишь для одного рода *Diogma*). В сем. *Limoniidae* трехветвистый эдеагус неизвестен, и он либо двуветвистый, либо одноветвистый (вторичная редукция).

Строение везики и связанных с ней мышц. Предположительно исходным (плезиоморфным) типом строения везики является шаровидное образование, с непарной медиальной аподемой, парные дистальные и латеральные аподемы везики отсутствуют. К медиальной аподеме крепятся непарные мышцы M30 и M31. Этот тип строения везики характерен для представителей сем. *Trichoceridae*.

6. Везика шаровидная, медиальная аподема, парная дистальная аподема и парные мышцы M31 присутствуют (латеральная аподема отсутствует, мышцы M30 редуцированы). Данное состояние везики является апоморфией сем. *Ptychopteridae*.

7. Везика вытянутой, продолговатой формы, медиальная аподема, парные дистальные и латеральные аподемы везики присутствуют, мышцы M30 и M31 парные (данный признак является синапоморфией и объединяет семейства *Tipulidae*, *Cylindrotomidae* и часть *Limoniidae*).

8. Везика вытянутая, медиальная аподема, парные дистальные и латеральные аподемы везики присутствуют, мышцы M30 и M31 парные, но не крепятся к медиальной аподеме (функционирование везики иное, чем у *Tipulidae*, *Cylindrotomidae* и часть *Limoniidae*, а также у *Ptychopteridae* и *Trichoceridae*). Строение эдеагального комплекса, при котором мышцы M30 и M31 не крепятся к медиальной аподеме, рассматривается как апоморфия *Pediciidae*.

Защитные эдеагальные структуры. Отсутствие единой защитной структуры для внешней части эдеагуса рассматривается как часть основного плана строения *Diptera* (плезиоморфия). В различных систематических группах независимо друг от друга возникают защитные структуры (апоморфия).

9. Чехол эдеагуса имеется. У *Limoniidae* структуры, носящие название чехла эдеагуса, возможно возникали из различных морфологических частей гениталий и не гомологичны внутри семейства. Наличие чехла эдеагуса является аутапоморфией этого семейства.

10. Эдеагальная направляющая имеется. Вопрос о возникновении эдеагальной направляющей у *Tipulidae* до сих пор остается открытым. Автору

Относительно систематического положения семейства Ptychopteridae, рассматриваемого совместно с семейством Tanuideridae, существует разные мнения. В составе надсемейства Tipuloidea семейство рассматривалось Родендорфом (1964, 1977) и Олдройдом (Oldroyd, 1977), в составе надсемейства Ptychopteroidea – Хеннигом (Hennig, 1973), в инфраотряде Ptychopteromorpha – Вудом и Боркентом (Wood et al., 1989, Oosterbroek, Courtney, 1995, Yeats et al., 2003). Ейтс с соавторами (Yeats et al., 2003) рассматривают Ptychopteromorpha совместно с Culicomorpha как сестринскую группу остальным Diptera. По Стейскал (Steyskal, 1974) сем. Ptychopteridae входит в состав надсемейства Tanuideroidea, инфраотряда Psychodomorpha, этого же взгляда придерживается и Стары (Starý, 1998).

Таким образом, вопрос о родственных отношениях семейств Tipulidae, Limoniidae, Cyliodromidae, Pediciidae и Ptychopteridae и их систематическом положении оставался открытым.

**5.2. Обсуждение признаков, используемых при выяснении родственных связей.** Для построения филогенетических древ Tipulomorpha ранее использовались признаки преимагинальных стадий развития (Oosterbroek et al., 1995) и внешней морфологии имаго (Starý, 1992). В данной работе основной акцент сделан на признаки морфологии гениталий самцов, его скелета и мускулатуры. Используются и другие внешние морфологические признаки имаго.

#### Признаки мускулатуры и склеритов гениталий самцов.

1. Мышцы эдеагального комплекса M8 отсутствуют. Наличие мышц эдеагального комплекса M8, присутствующих у большинства Nematocera и входящих в основной план строения Diptera, является плезиоморфным признаком. Отсутствие этих мышц у представителей семейства Ptychopteridae рассматривается нами как апоморфный признак этого семейства.

2. Тергостеральные мышцы M5 отсутствуют. Наличие тергостеральных мышц M5, входящих в основной план строения Diptera, является плезиоморфным признаком. Тергостеральные мышцы M5 присутствуют практически у всех Nematocera и Brachycera. Отсутствие этих мышц у представителей семейства Tipulidae рассматривается нами как аутопоморфный признак этого семейства.

3. Гоноксально-гипандриальные мышцы M33 отсутствуют. Наличие гоноксально-гипандриальных мышц M33 входит в основной план строения двукрылых и является плезиоморфным признаком. Гоноксально-гипандриальные мышцы M33 присутствуют у всех Tipulomorpha, за исключением представителей семейства Limoniidae, что рассматривается нами как апоморфный признак этого семейства.

4. Мышц гоностиллей две пары (M27, M28). Плезиоморфное состояние мышц гоностиллей – наличие одной недифференцированной мышцы M27+M28 (сем. Pediciidae). Разделение мышц гоностиллей M27+M28 на две пары M27 и M28 является синапоморфным признаком семейств Tipulidae, Limoniidae и

диптерологом Стары (Starý, 1992). Эта точка зрения принята ныне диптерологами как Старого, так и Нового Света.

Ключ для определения пресноводных личинок Pediciidae (как подсемейство Limoniidae) фауны России составлен В.И. Ланцовым (1999), дальневосточные Pediciidae (как подсемейство Limoniidae) могут быть определены по определителю насекомых Дальнего Востока России (Сидоренко, 2001).

Большая заслуга в изучении семейства Pediciidae на территории России и Советского Союза принадлежит Е. Н. Савченко. Им был проделан колоссальный труд, который нашел своё отражение в определителях по фауне СССР (1989), европейской части СССР (1969) и Южного Приморья (1983). Кроме того им было опубликовано множество региональных сводок, ревизий отдельных родов и описания новых видов.

Семейство Ptychopteridae. Впервые в ранге семейства птихоптериды были рассмотрены Хартом (Hart, 1895), однако более известная и цитируемая работа принадлежит Кертесу (Kertész, 1902). С начала XX века Ptychopteridae рассматривались только в ранге семейства (Malloch, 1917; Edwards, 1938; Alexander, 1927, и др.).

Фауна европейской части России может быть определена по определителю европейской части России (Штакельберг, 1969), дальневосточная фауна по Определителю насекомых Дальнего Востока России (Сидоренко, 1999). Преимагинальные стадии развития птихоптерид фауны России могут быть диагностированы по определителю, составленному Э.П. Нарчук (1999). Фауны Кавказа и обширной части Сибири в большей степени так и остались не изученными.

## **Глава 2. Морфологические особенности имаго двукрылых семейств Cyliodromidae, Pediciidae и Ptychopteridae.**

Рассматривается морфологическое строение имаго Cyliodromidae, Pediciidae и Ptychopteridae в порядке принятом для подобных морфологических очерков: 1) форма головы, строение ротовых придатков, форма и количество флагелломеров; 2) форма шеи и цервикальных склеритов; 3) форма и особенности строения склеритов грудного отдела; 4) жилкование крыла, особенности окраски и рисунка крыловой пластинки; 5) строение ног; 6) особенности структурной окраски и строения склеритов; 7) строение гениталий самца и самки. Описания сопровождаются рисунками.

## **Глава 3. Фауна и географическое распространение двукрылых семейств Cyliodromidae, Pediciidae и Ptychopteridae.**

**3.1. Семейство Cyliodromidae.** В мире семейство Cyliodromidae представлено 65 видами из 9 родов, относящихся к 2 подсемействам. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Ориентальном царстве, где по-видимому может находиться центр видообразования. В Палеарктике

отмечается 12 видов цилиндротомид, которые относятся к 5 родам. На территории России обнаружено 10 видов из 5 родов, из них 4 вида отмечены впервые; 1 вид описывается как новый для науки.

Голарктический ареал имеют 2 вида: *Cylindrotoma distinctissima* Mg. и *Phalacrocerca replicata* L. *C. distinctissima* Mg. представлен 4 подвидами, номинативный подвид *C.d. distinctissima* Mg. имеет транспалеарктическое распространение, неарктический *C.d. americana* Osten-Sacken (восточное и западное побережье Северной Америки), *C.d. alpestris* Peus с гор севера Италии (Альпы), *C.d. borealis* Peus из Норвегии и обитающий на востоке Палеарктики *C. d. japonica* Al.

Палеарктические ареалы имеют 8 видов: транспалеарктические (2 вида), аркто-гольцовые (2 вида), кавказский (1 вид) и стенопейский неморальный (3 вида).

**3.2. Семейство Pediciidae.** Семейство Pediciidae распространено во всех зоогеографических царствах за исключением Афротропического. На территории России зарегистрировано 63 вида из 8 родов 2-х подсемейств.

Голарктический ареал (1 вид): *Ula* (s.str.) *sylvatica* Mg. Несмотря на столь широкое распространение, во всех частях ареала представлен только номинативной формой.

Палеарктический ареал (61 вид): амфипалеарктическое распространение (2 вида), западнопалеарктическое (4 вида), европейское распространение (3 вида), южноевропейское-кавказское (2 вида), бореомонтанное (4 вида), зубореомонтанное (2 вида), причерноморское равнинное (2 вида), европейское-переднеазиатское (1 вид), европейско-кавказское (1 вид), западноевропейское-кавказское (2 вида), эндемик Кавказа (1 вид), восточнопалеарктическое (2 вида), восточносибирское высокоширотное (3 вида), аркто-гольцовое (1 вид), западномонгольское (1 вид), восточносибирское (1 вид), стенопейское неморальное (31 вид), континентальное (8 видов), континентально-островное (10 видов), островное (15 видов). Виды с экстразональным участком ареала – 2 вида: *Dicranota (Rhaphidolabis) commutate* Sav. на Камчатке и в Монголии; *Tricyphona* (s.str.) *insulana* Al. на Камчатке.

Основываясь на проведенном анализе, можно отметить малое число эндемичных видов (2 вида). Один вид эндемичен для Кавказа и один вид для Восточносибирской области. Стенопейские неморальные виды, у которых распространение ограничено только типовой местностью, эндемичными нами не считаются, т.к. это вероятно связано с малой изученностью фауны Дальнего Востока России.

Анализ палеарктической фауны показывает также, что в ней практически не представлены виды с мультирегиональным и голарктическим типом ареала (по одному виду). Нахождение *Tricyphona (Tricyphona) brevifurcata* Al. для Палеарктики не подтверждено, и на данный момент вид должен считаться неарктическим [ранее ареал был определен как сибиро-американский (Савченко, 1989)].

Tanyderidae и Ptychopteridae, этой же точки зрения придерживался и Олдройд (Oldroyd, 1977). По Хенигу (Hennig, 1973) инфраотряд Tipulomorpha состоит из надсемейства Trichoceroidea (Trichoceridae) и надсемейства Tipuloidea (Tipulidae, Limoniidae, Cylindrotomidae), а надсемейство Ptychopteroidea (Ptychopteridae, Tanyderidae) помещено им в инфраотряд Psychodomorpha.

Вуд и Боркент (Wood, Borkent, 1989) включали семейство Trichoceridae в состав инфраотряда Psychodomorpha, семейство Ptychopteridae совместно с Tanyderidae объединены в инфраотряд Ptychopteromorpha, в инфраотряде Tipulomorpha ими оставлено семейство Tipulidae (в нашем понимании Tipulidae, Limoniidae, Pediciidae и Cylindrotomidae).

Надсемейство Tipuloidea состоит из четырех семейств: Tipulidae, Limoniidae, Pediciidae и Cylindrotomidae (Oosterbroek et al., 1991; Starý, 1992). После придания Pediciidae статуса семейства (Starý, 1992) оно осталось в надсемействе Tipuloidea, но филогенетически рассматривается как более близкое к семействам Tipulidae и Cylindrotomidae, чем к семейству Limoniidae, из которого было ранее выделено на основе признаков внешней морфологии (в частности жилкования крыла). В состав инфраотряда Tipulomorpha также входит надсемейство Trichoceroidea (с одним лишь семейством Trichoceridae) (Starý, 1992, 1998; Oosterbroek et al., 1995).

Относительно систематического положения надсем. Tipuloidea существует несколько мнений:

1. Хенниг (Hennig, 1968, 1973) объединял Tipuloidea и Trichoceridae в монофилитическую группу (подотряд Poluneura или инфраотряд Tipulomorpha) на основе нескольких синапоморфий (таких как редукция церок у самцов, смещение дистальной развилки  $M_{1+2}$  и наличие 3 ветвей радиального сектора, достигающих края крыла). Этому же мнению придерживались многие авторы (Родендорф, 1964; Steyskal, 1974; Dahl et al., 1976; Dahl, 1980; Griffiths, 1990).

2. Олдройд (Oldroyd, 1977) рассматривал Tipuloidea совместно с Pachyneuridae как примитивных Diptera в составе предложенного им подотряда Superstata.

3. Хакман и Вайсанен (Hackman, Väisänen, 1982) на основании признаков внешней морфологии и цитологических признаков рассматривали Tipuloidea не как сестринскую группу по отношению к другим Diptera, а совместно с психодоморфа.

4. Н.П. Кривошеина (1988) считает объединение семейств Tipulidae и Trichoceridae в единый инфраотряд Tipulomorpha нецелесообразным, рассматривая сем. Trichoceridae в составе инфраотряда Anisopodomorpha. Вуд и Боркент (Wood, Borkent, 1989) на основе признаков преимагинальных стадий вывели из состава инфраотряда Tipulomorpha сем. Trichoceridae, оставив в инфраотряде только сем. Tipulidae, и рассматривают инфраотряд Tipulomorpha как сестринскую группу по отношению ко всем остальным Diptera.

5. Остербрэк и Куртни (Oosterbroek et al., 1995) рассматривают Tipulidae и Trichoceridae как продвинутых Nematocera, достаточно близких к Brachycera.



Эпандрий, гипандрий и гонокоситы не образовали единой морфологической структуры, а связаны между собой узкими мембранными участками и гонокосально-гипандриальными мышцами М33. Парные мышцы М33<sup>2</sup> и М33<sup>3</sup> одним краем крепятся к базальному отростку гонокосита, а другим – к базальному краю соответствующего склерита (эпандрий или гипандрий).

Мышцы гоностиллей М27 и М28. Мышцы М27 и М28 присутствуют у всех изученных представителей семейств Limoniidae, Pediciidae, Ptychopteridae, Cyndrotomidae и Tipulidae, а также у других Diptera (Овчинникова, 1989, 2005), и рассматривается нами как симплезиоморфия этих семейств.

Прегенитальные мышцы М18 и М19. В группах, где наблюдается редукция гипандрия (Cyndrotomidae), мышцы М18 берут начало от базального края гонокосита. Мышцы М18 парные у представителей Pediciidae, Cyndrotomidae и большинства Tipulidae. Непарные мышцы М18 обнаружены у представителей сем. Ptychopteridae, Limoniidae и некоторых Tipulidae (*Nephrotoma* sp.). В случае непарности М18 представлена широким мышечным пучком, местом прикрепления которого на гипандрии является весь базальный край. Мышцы М19 соединяют базальный край эпандрия с апикальным краем VIII-го тергита. Они парные у большинства изученных Tipulidae, непарные у представителей семейства Ptychopteridae и отсутствуют у изученных Limoniidae и некоторых Tipulidae (*Nephrotoma* sp.). Предположительно, отсутствие прегенитальных мышц М19 у этих видов связано с тем, что большую часть эпандрия занимают хорошо развитые эпандриальные мышцы. В этом случае мышцы-антагонисты М18 представлены широким непарным мышечным пучком.

Эпандриальные мышцы М16. Флексор эпандрия М16 присутствует у всех изученных представителей семейств Cyndrotomidae, Tipulidae, Pediciidae и Ptychopteridae, а также некоторых Limoniidae (*Limonia phragmitidis*).

Тергостеральные мышцы М5. Мышцы М5 присутствуют у всех изученных представителей семейств Limoniidae, Pediciidae, Cyndrotomidae, Ptychopteridae, других Nematocera (Овчинникова, 1989; Ovtshinnikova, 1994) и Vrachycera (Овчинникова, 1989; Овчинникова, 2005), что является для этих групп симплезиоморфией. Отсутствие тергостеральных мышц М5 у изученных представителей Tipulidae рассматривается нами как аутопоморфный признак, присущий только этому семейству.

## Глава 5. Система и родственные отношения изучаемых семейств

### 5.1. История изучения филогенетических отношений семейств Cyndrotomidae, Pediciidae, Ptychopteridae, Limoniidae и Tipulidae.

Относительно родственных отношений семейств Tipulidae, Limoniidae, Cyndrotomidae, Pediciidae и Ptychopteridae существует несколько точек зрения.

Родендорф (1964, 1977) включал в состав надсемейства Tipuloidea 6 семейств: Tipulidae, Limoniidae (incl. Pediciidae), Cyndrotomidae, Trichoceridae,

Наибольшее число родов и видов представлено таксонами со стенопейским неморальным распространением (половина от всей фауны России).

**3.3. Семейство Ptychopteridae.** Семейство Ptychopteridae распространено во всех зоогеографических царствах, за исключением Австралийского. В настоящее время в мировой фауне известно почти 80 видов этого семейства, относящихся к 3 родам и 2 подсемействам. В Палеарктике отмечается 28 видов птихоптерид, которые относятся к 2 родам. На территории России обнаружено 11 видов рода *Ptychoptera*, все виды которого имеют палеарктический ареал распространения: эндемики Кавказа (2 вида), западнопалеарктические (2 вида), евро-сибирский (1 вид), аркто-гольцовый дизъюнктивный (1 вид), трансевразийские температурные (2 вида) и стенопейские неморальные (2 вида).

Представители подрода *Ptychoptera* s.str. распространены во всех зоогеографических царствах (за исключением Афротропического и Австралийского), в то время как представители подрода *Paraptychoptera* в основном имеют узкие (эндемичные) ареалы и ограничено Западной Палеарктикой.

Только два вида подрода *Paraptychoptera* (*P. lacustris* и *P. paludosa*) имеют широкое западнопалеарктическое распространение, *P. longicauda* имеет более узкий, западно-европейский ареал, *P. delmastroi* распространен на северо-западе Италии и в Атласских горах (Тунис). Остальные виды этого подрода являются узкими эндемиками и приурочены к горным системам: *P. silvicola* эндемик Карпат (Украина, Словакия), *P. ressl* – Эльбурса (Иран), *P. surcoufi* – Атласских гор (Алжир), *P. helena* – гор Пинда (Греция), *P. handlirschi* – Польша, Словакия, Чехия, Турция (Европейская часть), *Ptychoptera (Paraptychoptera) sp.n.* – эндемик Кавказа. В целом, ареал подрода можно считать как средиземноморско-кавказский.

На основании анализа данных зоогеографии птихоптерид можно предположить, что центр возникновения подрода *Paraptychoptera* и в целом *Ptychoptera* находился на территории Древнего Средиземноморья. В последующем произошло расселение представителей подрода в Западную и Восточную Палеарктику, и далее в Ориентальное, Неарктическое и Неотропическое царства.

## Глава 4. Сравнительно-морфологический анализ скелета и мускулатуры гениталий самцов длинноусых двукрылых

**4.1. История изучения мускулатуры гениталий длинноусых двукрылых (Diptera: Nematocera).** Признаки строения мускулатуры гениталий самцов широко используются у двукрылых для установления родства таксонов надвидового ранга (Hennig, 1976; Yeats 1994; Sinclair et al., 1994; Ovtshinnikova, 1994; Cumming et al., 1995; Ovtshinnikova et al., 1998; Овчинникова, 1989, 2000).

Мускулатура гениталий самцов длинноусых двукрылых (Nematocera) наиболее подробно изучена у *Bibionomorpha* (Овчинникова, 1989; Ovtshinnikova, 1994; Blaschke-Berthold, 1994). В меньшей степени мускулатура гениталий самцов была изучена у единичных представителей семейств в других группах Nematocera: Ceratopogoninae (Померанцев, 1932); Trichoceridae (Neumann, 1958); Psychodidae (Just, 1973); Blephariceridae, Culicidae (Zuka-Ur-Rab, 1980).

В инфраотряде Tipuloidea мускулатура гениталий самцов полностью изучена только у 5 видов Tipulidae: *Tipula paludosa* Mg. (Neumann, 1958), *T. subcunctans* Al. (Овчинникова, 1989). Частично мускулатура гениталий самцов изучена у *Nephrotoma ferruginea* Lack. (Snodgrass, 1935), *Oropeza venosa* Johnson (Byers, 1961) и неарктических представителей рода *Chionea* (Byers, 1983). Мускулатура гениталий самцов семейства Cyndrotomidae до сих пор оставалась не изученной. Мускулатура гениталий самцов семейства Ptychopteridae подробно была изучена на примере *Ptychoptera lacustris* Mg. (Just, 1973).

#### 4.2. Общее строение склеритов и мускулатуры гениталий самцов длинноусых двукрылых семейств Cyndrotomidae, Pediciidae, Ptychopteridae Tipulidae и Limoniidae.

Обобщены литературные и собственные данные автора по внутреннему и внешнему строению гениталий самцов. Основной план строения гениталий самцов двукрылых по Вуду (Wood, 1991) включает в себя: эпандрий (9 тергит), гипандрий (9 стернит), гонококсит, гоностиль, собственные данные автора по внутреннему и внешнему строению гениталий самцов. Основной план строения гениталий самцов двукрылых по Вуду (Wood, 1991) включает в себя: эпандрий (9 тергит), гипандрий (9 стернит), гонококсит, гоностиль, которые срастаются, формируют генитальное кольцо, парные двухсегментные гоно-поды не сросшиеся между собой и с гипандрием, (гонококсит и гоностиль), одновствистый эдеагус, парные парамеры, прикрепляющиеся к основанию эдеагуса, и проктигер (рис. 1).

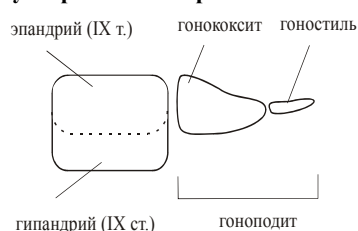


Рис. 1. Основной план строения гениталий самцов у Diptera (по Wood, 1991)

**4.3. Мускулатура гениталий самцов семейств Nematocera (Cyndrotomidae, Pediciidae, Ptychopteridae, Limoniidae, Tipulidae).** Даны описания склеритов и мускулатуры гениталий самцов изученных автором видов семейств Cyndrotomidae, Pediciidae, Ptychopteridae, Limoniidae, Tipulidae.

**4.4. Функционирование мышц гениталий самцов.** Мышцы гениталий самцов можно разделить по местам прикрепления и выполняемым функциям на следующие группы: мышцы эдеагального комплекса (ретрактор везикулы M2, протрактеры везикулы M1 и M8, протрактеры медиальной аподемы везикулы M30 и M31), гонококсально-гипандриальные мышцы (флексор гонококсита M33<sup>1</sup>, флексор гипандрия M33<sup>2-3</sup>), мышцы гоностил (аддуктор гоностиля M27, абдуктор гоностиля M28), эпандриальные мышцы (флексор эпандрия M16, ретрактор проктигера M21 и протрактор проктигера M29),

либо, что вероятнее всего, мышцы M30 редуцировались. Такое различие в комплекции эдеагальных мышц нами рассматривается как смена способа функционирования везикулы. У изученных нами семейств было обнаружено несколько способов функционирования везикулы:

- мышцы M30 и M31 нагнетают сперму опуская медиальную аподему в везику (сем. Tipulidae, Cyndrotomidae, Ptychopteridae, Trichoceridae, Bibionidae и Pleciidae);

- мышцы M30 и M31 присутствуют, но крепятся не к подвижной медиальной аподеме, а к другим частям эдеагального комплекса (сем. Pediciidae);

- одна мышца M30 крепится к медиальной аподеме и ответственна за сжимание везикулы целиком (сем. Limoniidae);

На данном этапе исследований семейства Pediciidae не удается гомологизировать структуру эдеагального комплекса и его мышц. Наличие двух пар эдеагальных мышц M30 и M31, двух пар аподем (латеральной и дистальной) и непарной медиальной аподемы рассматривается как плезиоморфный признак. У сем. Pediciidae найдена только одна пара мышц, крепящихся к медиальной аподеме, но она (медиальная аподема) сохраняет такое же строение, как если бы к ней крепилось две пары мышц (лопаткообразное строение медиальной аподемы, для лучшего крепления мышц антогонистов).

Гонококсально-гипандриальные мышцы M33 у *Pedicia rivosa* (Pediciidae) представлены двумя парами хорошо развитых мышечных пучков, идущих от края подвижно приращенных гонококситов в полость генитальной камеры. Местом крепления этих мышц служит генитальное кольцо в районе срастания эпандрия и гипандрия и вентральная сторона гипандрия. Функционально эти мышцы являются ретрактором и протрактором гонококсита.

В дальнейшем, при включении гонококситов в состав гениталий в семействах Tipulidae, Cyndrotomidae и Limoniidae, гонококсит утратил свою подвижность, а гонококсально-гипандриальные мышцы M33 утратили функцию приведения и отведения гонококситов, произошла их полная или частичная редукция. В сем. Tipulidae и части Cyndrotomidae гонококсально-гипандриальные мышцы выполняют роль флексоров генитальной камеры или флексоров гонококситов.

Чаще всего эти мышцы слабо развиты, либо широкие, но тонкие. У анцестральных форм Cyndrotomidae парный флексор гипандрия M33<sup>2</sup> соединял гипандрий с гонококситами, но ввиду полной или частичной редукции гипандрия у современных форм эти мышцы крепятся к мембранозной складке между гонококситами. Эти мышцы склонны к редукции и представлены слабыми мышечными пучками.

Гонококсально-гипандриальные мышцы M33 отсутствуют у некоторых Cyndrotomidae (*C. distinctissima*, *T. trisulcata*) и у Limoniidae.

У Ptychopteridae включение гонококситов в состав гениталий носит принципиально иной характер, чем у Tipulidae, Cyndrotomidae и Limoniidae.

#### 4.7. Направление эволюционных преобразований мускулатуры гениталий самцов.

Мышцы эдегального комплекса M1, M2, M8, M30, M31.

Мышцы M1 присутствуют у всех представителей изученных семейств, у *Dicranomyia longipennis* (Limoniidae) мышцы M1 редуцированы.

Мышцы M2 присутствуют у всех представителей изученных семейств. Наличие одной пары мышц M2 соответствует основному плану строения Diptera. Место крепления и степень развития данной мышцы специфично для каждого семейства.

У семейств Cyllindrotomidae и Pediciidae мышцы M2 одним краем крепятся к латеральному отростку везики, а другим концом – к гонококситу. У *P. replicata* (Cyllindrotomidae) происходит расщепление мышцы M2 на два мышечных пучка, что связано с морфологическими особенностями строения генитальной камеры.

В семействе Limoniidae также произошло расщепление одной пары мышц M2 на две пары, этот процесс рассматривается как гомологичный таковому у Cyllindrotomidae.

У семейства Tipulidae местом прикрепления мышцы M2 на везике служит базальная часть проксимальной аподемы, другим своим краем эта мышца крепится к базальному краю гипандрия. Смещение места прикрепления мышц M2 на везике у Tipulidae по отношению к Cyllindrotomidae происходит из-за изменения формы везики. У Ptychopteridae мышцы M2 берут начало от внешнего края латеральной аподемы везики и крепятся к латеральному краю гипандрия.

Мышцы M8 присутствуют у Cyllindrotomidae, Pediciidae, Limoniidae и Tipulidae, и отсутствуют у представителей семейства Ptychopteridae. Отсутствие мышц M8 у Ptychopteridae предположительно связано с утратой функций этой группы мышц и переход её функций к другим группам мышц эдегального комплекса.

Мышцы M30 и M31 присутствуют у всех Tipulidae, у большинства Cyllindrotomidae и части Limoniidae. У Limoniidae (*Limonia phragmitidis*) мышца M30 представлена непарным образованием, возникновение которого связано со специфическим строением чехла эдегуса.

У *Dicranomyia longipennis* (Limoniidae) мышцы M30 редуцированы (мышцы M31 присутствуют). Более того, у этого вида произошла редукция медиальной аподемы везики (состояние не найденное у других исследованных видов). Мышцы M31 берут начало от дистальных аподем везики и крепятся к середине медиальной перепонки между ними, что подтверждает выдвинутую нами гипотезу о смене способа функционирования везики (см. ниже).

У Ptychopteridae в связи с редукцией дистальной аподемы везики эякуляторные мышцы представлены только одной парой мышц M31. У представителей рода *Chionea* (Limoniidae) происходит редукция латеральных аподем, а медиальная аподема смещается в проксимальном направлении (Byers, 1983). Предположительно такой процесс имел место и у Ptychopteridae. Эти мышцы произошли либо путём слияния мышц M30 с мышцами M31,

тергостеральные мышцы (флексор генитальной камеры M5), прегенитальные мышцы (прегенитальные мышцы M18 идут от гипандрия (или гонококситов) к VIII стерниту, а мышцы M19 от эпандрия к VIII тергиту).



Рис.2. Строение гениталий самца *Diogma dmitrii* Paramonov (ориг.). Эпандриальный комплекс вентрально (эдегальный комплекс удален).  
Рис.3. Строение гениталий самца *Diogma dmitrii* Paramonov (ориг.). Эдегальный комплекс сбоку (парамера отчленена от эдегального комплекса в дорсовентральном направлении).

#### 4.5. Сравнительно-морфологический анализ скелета и мускулатуры гениталий самцов внутри изученных семейств.

Cyllindrotomidae. У изученных представителей семейства Cyllindrotomidae мышцы гениталий являются парными, кроме *Cyllindrotoma distinctissima* Mg., у которого непарной является мышца эдегального комплекса M31. Латеральный отросток везики, к которому крепится мышца M31, представлена не двумя лопастями, как у других представителей семейства, а одной, и, как следствие, мышца M31 представлена одним мышечным пучком, а не двумя.

У *Phalacrocer replicata* L. происходит расщепление мышцы M2 на два мышечных пучка, самый крупный из них M2<sup>1</sup> соединяет латеральный отросток везики с внутренней поверхностью латеродистального выступа гонококсита. Мышца M2<sup>2</sup> отходит от общего основания мышц M2<sup>1</sup> (латеральный отросток везики) и крепится к дистальному краю парамеры. Это происходит в связи тем, что парамера срастается одним краем с краем гонококсита, а другим краем с основанием везики и фронтально с мембраной проктигера.

Флексор гонококсита M33<sup>1</sup> есть не у всех изученных представителей семейства Cyllindrotomidae, он отсутствует у *C. distinctissima* Mg. и *T. trisulcata*. У представителей рода *Diogma* флексор соединяет боковые части гонококсита. У *P. replicata* L. M33<sup>1</sup> берет начало от базального края гонококсита и причленяется к месту соединения латеродистального выступа гонококсита и парамера.

Ретрактор (M21) и протрактор (M29) проктигера был обнаружен у *D. dmitrii* Param., а у *T. trisulcata* обнаружен только протрактор (M29) проктигера. У других представителей семейства эти мышцы обнаружены не были, т.к. они слабо развиты и находятся среди плотных мембранозных складок генитальной камеры, плохо поддающихся анатомированию.

У *C. distinctissima* Mg. и *T. trisulcata* вместо одной пары тергостеральных мышц М5 присутствуют две пары этих мышц (М5<sup>1</sup>, М5<sup>2</sup>). Мышцы М5<sup>1</sup> у этих видов, как и М5 в основном плане строения мускулатуры гениталий Cyllindrotomidae, крепится одним краем к эпандрию, а другим к наружному краю латеродистального выступа гонококситы. М5<sup>2</sup> берет своё начало от края эпандрия и другим своим концом крепится к параметре. В данном случае происходит расщепление одного мышечного пучка М5 на два М5<sup>1</sup>-М5<sup>2</sup> в связи с изменением места прикрепления. Места прикрепления мышц М5<sup>1</sup>-М5<sup>2</sup> на эпандрии находятся рядом, что явно указывает на их родственное происхождение.

Произошедшее расщепление мышечного пучка М5 на две пары у *C. distinctissima* Mg. и *T. trisulcata* рассматривается нами как параллельное и независимое, т.к. у *C. distinctissima* Mg. место прикрепления мышцы М5<sup>2</sup> находится над мышцей М5<sup>1</sup>, в то время как у *T. trisulcata* место прикрепления мышцы М5<sup>2</sup> находится под мышцей М5<sup>1</sup>.

Pediciidae. У *Pedicia* (s.str.) *rivosa* L. присутствуют эпандриальные мышцы М16, отсутствующие у *Pedicia* (*Crunobia*) *pallens* Sav. Наибольшие отличия касаются не мышц, а степени развития ряда структур эдегального комплекса.

Ptychopteridae. Внутреннее строение гениталий, а также степень развития мышц идентично, существенных межвидовых различий не найдено. Имеющиеся различия связаны со степенью развития мышц и незначительным топологическим сдвигом мест прикрепления мышц.

Limoniidae. У *Dicranomyia* отсутствуют мышцы эдегального М30 и эпандриального М16 комплексов, присутствующие у *Limonia*.

Tipulidae. Внутри рода *Tipula* были обнаружены следующие отличия. У *T. paludosa* Mg. отсутствуют гонококсально-гипандральные мышцы М33<sup>3</sup>, найденные у *T. subcunctans* Al.. Часть мышц эдегального комплекса различается по местам прикрепления.

У изученных представителей рода *Nephrotoma* отличия касаются мышц эдегального комплекса М8. Так, у *N. analis* Schum. они представлены одной парой и крепятся непосредственно к отросткам везики, а у *N. crocata* L. и *Nephrotoma* sp. М8 представлена двумя парами мышц. Мышцы М8<sup>1</sup> идут от внутренней поверхности эдегальной направляющей (*Nephrotoma* sp.) или лопастей эдегальной направляющей (*N. crocata* L.) и крепятся к аподеме везики. Мышцы М8<sup>2</sup> идут от аподемы везики к собственно отросткам везики.

Общими для родов *Tipula* и *Nephrotoma* являются мышцы эдегального комплекса (М1, М8, М30, М31), гонококсально-гипандральные мышцы (М33<sup>1</sup>, М33<sup>2</sup>, М33<sup>3</sup>), мышцы гоностилий (М27, М28) и эпандриальные мышцы (М16). Отличия внутри семейства проявляются в следующем. У представителей рода *Nephrotoma* отсутствуют мышцы эдегального комплекса М2, имеющиеся у *Tipula*.

Для представителей рода *Nephrotoma* характерно расщепление некоторых мышц, представленных у видов рода *Tipula* одной парой, на две пары. Это касается мышц эдегального комплекса М8 и эпандриальных мышц

М16. У *Tipula* мышцы М8 крепятся непосредственно к везике (к ее дистальным отросткам). У *Nephrotoma* мышцы М8<sup>1</sup> связывают внутреннюю поверхность эдегальной направляющей (*Nephrotoma* sp.) или лопасти эдегальной направляющей (*N. crocata* L.) и прикрепляются к аподеме везики. Мышцы М8<sup>2</sup> связывают аподему везики и собственно отростки везики. Флексор эпандрия М16 у видов рода *Nephrotoma* также представлен двумя парами мышечных волокон (собственно флексорами эпандрия М16<sup>1</sup> и флексорами дистальных отростков эпандрия М16<sup>2</sup>), в отличие от видов рода *Tipula*, обладающих одной парой М16 и не имеющих дистальных отростков эпандрия.

Наличие мышц гонококсально-гипандриального комплекса М33<sup>3</sup>, идущих от дистального края гипандрия к его медиальному краю, позволяет провести гомологию между склеритами мембраны, закрывающей сзади гипандрий у *Tipula subcunctans* Al., с дорсодистальной пластинкой гипандрия представителей рода *Nephrotoma* (*N. crocata* L., *N. analis* Schum., *Nephrotoma* sp.) (Tipulidae).

**4.6. Направление эволюционных преобразований склеритов гениталий самцов.** Конструкция генитального аппарата самца при копуляции должна обеспечивать детерминированное положение эдегуса по отношению к половым протокам самки. Отчасти первичная фиксация гениталий самца и самки происходит путём введения склеритов гениталий самки в генитальную камеру самца и фиксирования самки гоностилиями самца. У *Nematocera* можно выделить два основных пути обеспечения детерминированного положения эдегуса.

- Лимониидный, характерный для представителей семейств Limoniidae, Cyllindrotomidae, Pediciidae и Ptychopteridae (преобладающий тип у *Nematocera*). Эдегальный комплекс смещается в вентрально-каудальном направлении, становится более компактным, параметры занимают латеральное положение, соединяясь как с эдегальным комплексом, так и с гонококситы, фланкируя эдегальный комплекс внутри гениталий. Происходит образование различного рода защитных структур (разрастание кутикулы внешних отделов эдегального комплекса у Cyllindrotomidae, формирование так называемого чехла эдегуса у Limoniidae), способствующих повышению прочности эдегального комплекса.

- Типулоидный (встречается у представителей семейств Tipulidae и Dixidae), при котором происходит формирование дополнительной структуры - эдегальной направляющей (админикюлом) на вентро-каудальной стороне гипандрия, на которой у представителей лимониидного типа находится собственно эдегальный комплекс. Одновременно происходит удлинение эдегуса, избыточная длина которого стимулирует разворот везики на 180° вокруг своей оси. Склеротизация эдегуса, наблюдаемая у длинноусых двукрылых с лимониидным типом, не происходит из-за необходимости поддержания гибкости эдегуса, а также уже существующей защиты эдегуса в виде эдегальной направляющей.