

Н.Ю. Клюге

ОБ ЭВОЛЮЦИИ И ГОМОЛОГИИ ГЕНИТАЛЬНЫХ ПРИДАТКОВ НАСЕКОМЫХ

Введение

В литературе до сих пор сосуществуют прямо противоположные интерпретации строения гениталий самцов насекомых. Согласно одной точке зрения, все или почти все генитальные структуры всех насекомых ведут свое происхождение от древних рудиментов ног, которые имелись на брюшных сегментах у многоногих предков насекомых; при этом хватательные генитальные придатки считают гоноподами – производными членистых конечностей IX сегмента брюшка и гомологами стилусов (Smith, 1969; Иванов, 2002).

Противоположная точка зрения состоит в том, что только у поденок хватательные генитальные придатки гомологичны стилусам IX сегмента брюшка, тогда как у *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* сходные хватательные придатки являются новообразованиями, производными фаллуса (Snodgrass, 1957; Boudreaux, 1979).

При работе над второй частью книги “Современная систематика насекомых” (Клюге, 2000) автору пришлось вплотную столкнуться с проблемой гомологизации генитальных придатков различных групп насекомых. Без понимания гомологии деталей строения невозможно дать сопоставимые характеристики таксонов, и в то же время именно гениталии являются одной из наиболее интенсивно изучаемых частей тела, дающих основу для таксономических и филогенетических построений. Исходно в качестве рабочей гипотезы была выбрана версия о гомологии хватательных придатков *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* стилусам. Однако по мере работы над книгой становится ясно, что при такой версии невозможно представить исходный план строения брюшка *Hexapoda*, *Amyocerata* и подчиненных таксонов. Более логично данные по строению гениталий иерархически соподчиненных таксонов насекомых вписываются в версию Снодграсса - Будро. Однако в эту версию следует внести некоторые уточнения и исправления.

1. Общий план строения брюшка насекомых

Брюшко *Hexapoda* исходно состоит из 10 сегментов (а не из 11, как считал Снодграсс и многие другие авторы); последний, десятый, сегмент дорсально образован тергитом, а вентрально – парой парапроктов; сзади к тергиту причленены три каудальных придатка – церки и парацерк (Клюге, 1999, 2000); такая интерпретация хорошо согласуется со строением всех групп насекомых. У всех *Amyocerata* Remington 1955 (*Triplura* + *Pterygota*) половое отверстие самца находится на границе IX и X сегмента брюшка. Возможно, копулятивный орган (пенис, или фаллус)

возникал независимо несколько раз; поскольку положение полового отверстия постоянно, пенис возникал каждый раз на одном и том же месте, что создает иллюзию гомологии пенисов разных *Amyocerata*.

2. Первичность непарного гонопора

Широко распространено мнение, что парное строение пениса, характерное для большинства поденок (*Ephemeroptera*), является примитивными, а непарное строение пениса других насекомых – производным. Существует также утверждение о наличии примитивного парного пениса у ухверток (*Dermatoptera*). Представление о первичности парного гонопора и вторичности непарного основано лишь на общих соображениях о первичности парных органов и вторичности непарных, и не подтверждается при сравнении разных групп насекомых. У всех *Diplura* Börner 1904, *Collembola* Lubbock 1870, *Triplura* Ewing 1942 (*Zygentoma* + *Microcoryphia*) и подавляющего большинства *Pterygota* Lang 1888 гонопор самца и самки непарный; среди первичнобескрылых насекомых парный гонопор самца (но не самки) есть только у *Protura* Silvestri 1907, имеющих своеобразный генитальный аппарат неясного происхождения. Внимательное изучение строения и разнообразия гениталий поденок и ухверток позволяет сделать вывод о том, что исходным для *Hexapoda* является непарный гонопор, а парным он стал независимо у поденок, ухверток и некоторых других насекомых. В частности, раздвоенный пенис с раздвоенным гонодуктом независимо возникал в разных таксонах цикадок (*Membracis/fg1*) (Емельянов, 1987); гонодукты, парные на всем протяжении, имеются у некоторых веснянок (*Plecoptera* Burmeister 1839) (Brinck, 1956).

2.1. Парность пениса у *Ephemeroptera*

У большинства поденок (*Ephemeroptera* Hyatt et Arms 1891) половые протоки самца (идущие, как и у большинства членистоногих, от парных семенников) на всем протяжении парные и открываются одной парой гонопоров на вершинах пениса. Однако у представителей разных неродственных друг другу групп поденок семяизвергательные каналы бывают соединены анастомозой (рис. 2), а в редких случаях (в частности у *Ametropus fragilis* Albarda 1878) половое отверстие непарное. Так что парность половых протоков у поденок не является столь всеобщей, как принято думать.

Парное строение семяизвергательных протоков поденок функционально связано с парным приращением пениса к тергиту, что в свою очередь связано с общим строением полового аппарата и способом спаривания. При спаривании самец находится под самкой, охватив основания ее крыльев своими длинными передними ногами, способными особым образом выворачиваться (рис. 3-4). Гениталии самца состоят из стилигера (пластинки, отходящей назад от заднего края IX стернита брюшка), одной пары гоностилей (приращенных к вершине стилигера и способных охватывать брюшко самки) и парного пениса (отходящего между основанием стилигера и основаниями парапроктот). Несмотря на то, что строение гениталий поденок весьма разнообразно, а у некоторых поденок стилигер, гоностили и/или

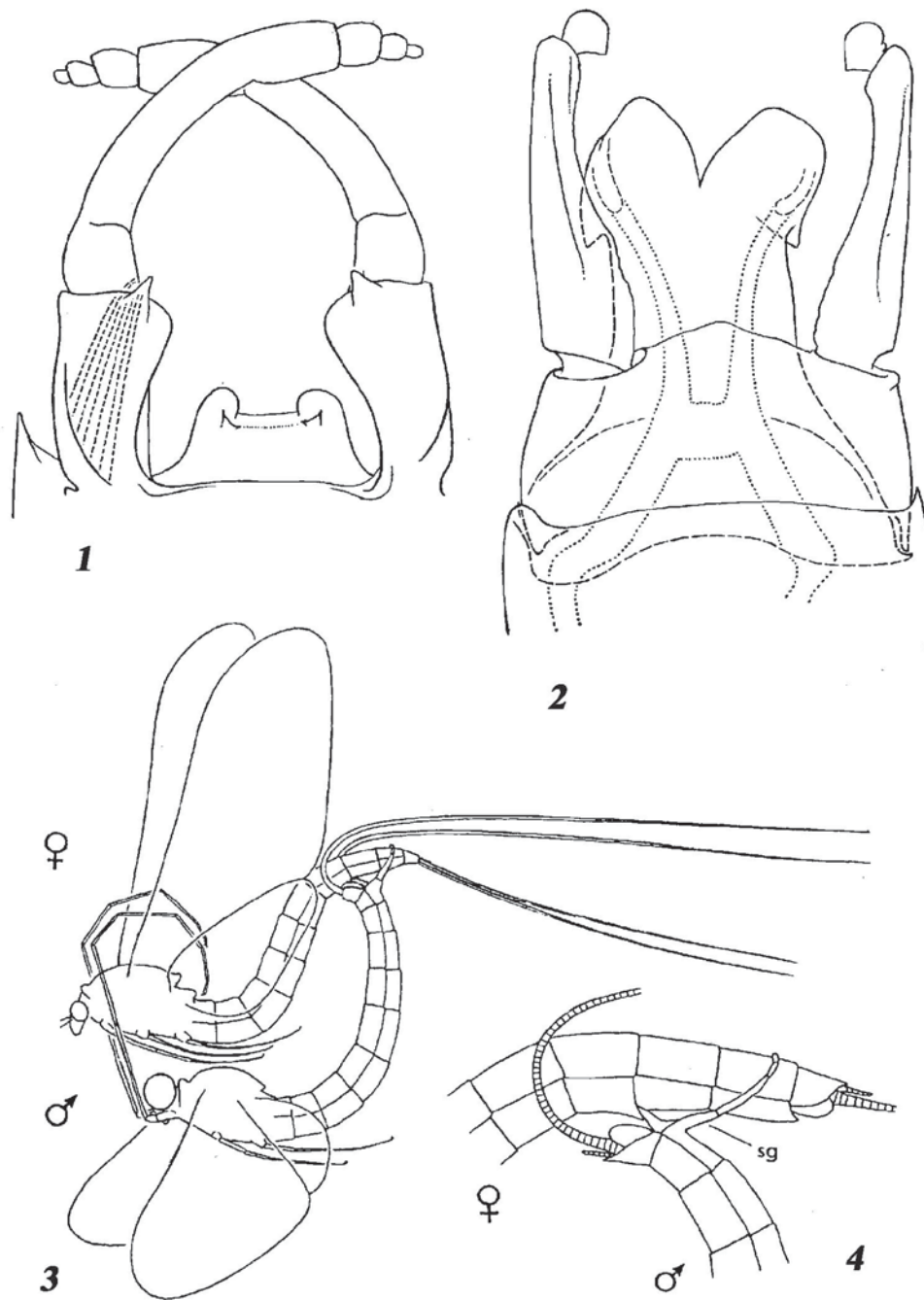


Рис. 1-4. Гениталии самцов и способ спаривания поденок (Ephemeroptera).
1 - гениталии *Pseudoligoneuria/f1=Chromarcys/g1 magnifica* Navas 1932 [*Chromarcys*] вентрально (прерывистыми линиями показана мышца в левой подставке гоностилия); **2** - гениталии *Ephemerella/fg3 Urcanthella/g1 lenoki* Tshernova 1952 [*Ephemerella*] (пунктиром показаны семенные протоки); **3, 4** - копуляция *Parametetus/fg* chelifer* Bengtsson 1908 [*Parametetus*].

пенис бывают вообще редуцированы, почти у всех поденок сохраняется единый рычажный механизм гениталий. В литературе ясное описание этого механизма до сих пор отсутствовало.

Особенно наглядно этот механизм виден у *Ameletus* благодаря увеличенной мембране дорсальной стенки стилигера и интенсивной пигментации склеритов (рис. 5-7); тот же механизм имеется почти у всех поденок, но бывает хуже виден. На сочленовой мембране, соединяющей IX и X сегменты брюшка, имеется одна пара склеротизованных участков – рук пениса; каждая из этих рук медиально жестко соединена с основанием пениса, своим латерально-вентральным углом подвижно и прочно сочленена с маленьким проксимально-латеральным выступом в основании стилигера, а своим латерально-дорсальным концом подвижно и прочно сочленена с задним краем IX тергита немного медиальнее его задне-латерального угла. Стилигер способен отгибаться вентрально под действием продольных стернальных мышц IX сегмента брюшка. В покое сочленение латерального края стилигера с неподвижным латеральным краем стернита находится немного дистальнее сочленения стилигера с рукой пениса; благодаря этому при вентральном отгибании стилигера пенис выдвигается назад и дорсально. У некоторых поденок пенис с его склеротизованными руками составляет цельный склерит, и в этом случае он может поворачиваться лишь относительно поперечной оси, проходящей через пару сочленений его рук с углами тергита; но у большинства поденок левая и правая половины пениса соединены подвижно или разделены от самого основания, что позволяет им совершать более сложные движения – поворачиваться вокруг своей оси, выдвигать титилляторы, и т.п.

Такое строение пениса, когда он соединен одной парой рук непосредственно с неподвижными углами IX тергита брюшка, неспециализированного и не вовлеченного в половой аппарат, является уникальным. Очевидно, что это аутопоморфия поденок, связанная с их способом спаривания и брачного поведения. При таком причленении пениса он может иметь более одной степени свободы (что, вероятно, для большинства видов важно для обеспечения видоспецифичности спаривания) лишь в том случае, если левая и правая половины пениса подвижны относительно друг друга; это достигается утратой слияния семенных протоков.

Описанный выше рычажный механизм очень стабилен для поденок и сохраняется даже у тех представителей, у которых пенис рудиментарный или совсем утрачен (например, у *Turbanoculata* Kluge 1997). Лишь в крайне редких случаях, в частности у *Campsurus/fg2* (см. ниже), руки пениса утратили связь с тергитом.

2.2. Парность пениса у *Dermatoptera*

У уховертков (*Dermatoptera* Burmeister 1838) пенис парный, но семенные протоки в основании пениса соединяются в непарный проток, который дистально снова раздваивается и открывается парой гонопоров.

Долгое время считалось, что такое строение свойственно не только уховерткам у узком смысле слова, но и гемимерам (*Diploglossata* Saussure 1879, или *Hemimerus/fg1*) объединяемым с настоящими уховертками в таксон *Dermatoptera* s.3, или *Dermaptoria* Blatchley 1920 (рис. 8). Однако более тонкое исследование

гениталий гемимер показало, что у них семенной проток не раздваивается, а открывается одним гонопором; ошибка прежних авторов была вызвана тем, что за семенные протоки принимали пару трубчатых вворачивающихся мембранозных придатков (Davies, 1966).

Парный пенис был описан также для *Archidermaptera* Bey-Bienko 1936, или *Protodiplatys/fg1* – примитивных мезозойских ухверток (Вишнякова, 1980), имеющих с настоящими ухвертками еще более дальнее родство, чем гемимеры, и объединяемый с *Dermatoria* в таксон *Dermatoptera* s.2, или *Brachydermaptera* **taxon nov.** (рис. 8). Нами были переисследованы экземпляры *Archidermaptera*,

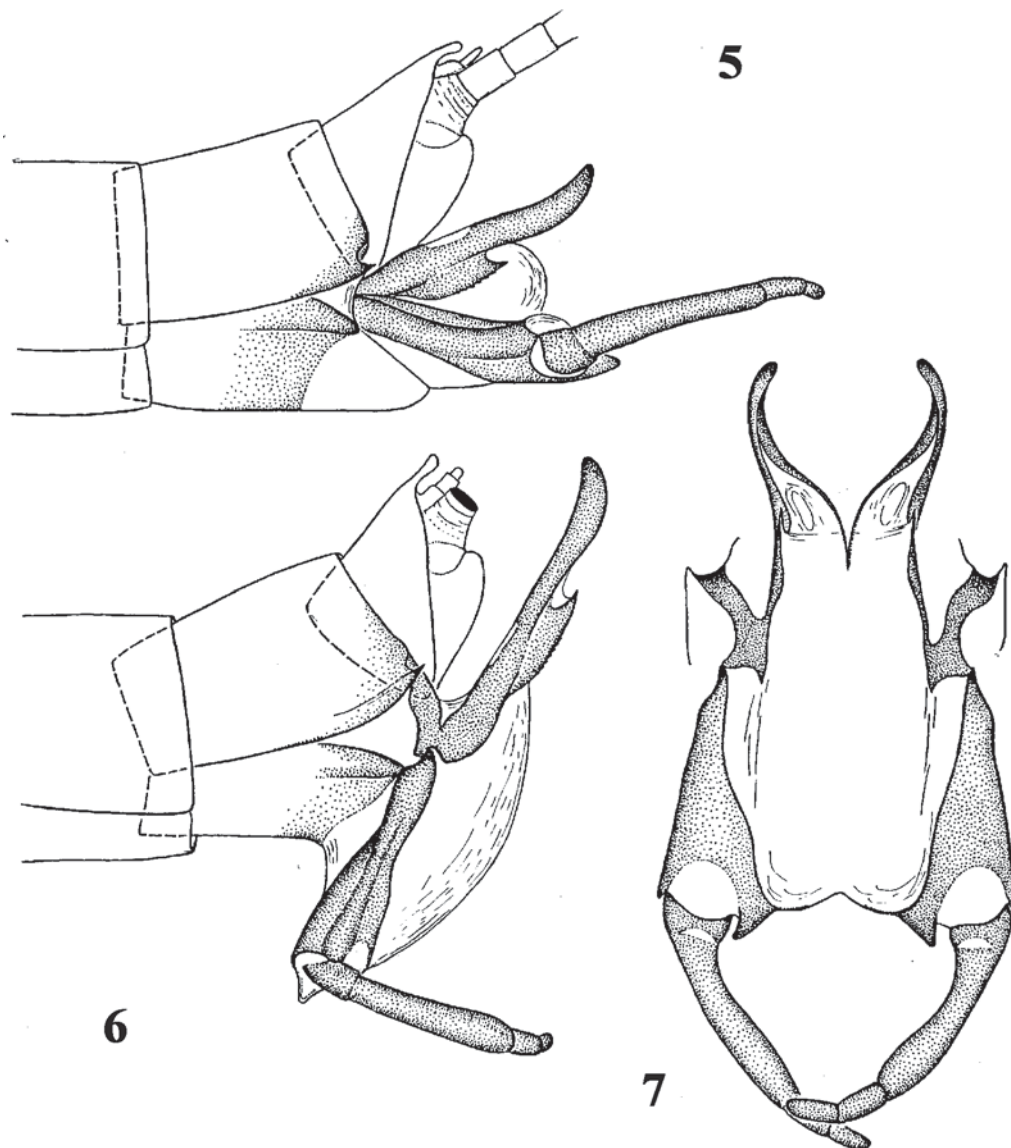


Рис. 5-7. Гениталии самца поденки *Ameletus/fg2 camtschaticus* Ulmer 1923 [*Ameletus*].
5 - в покое, латерально; 6 - в возбужденном состоянии, латерально; 7 - то же сзади.

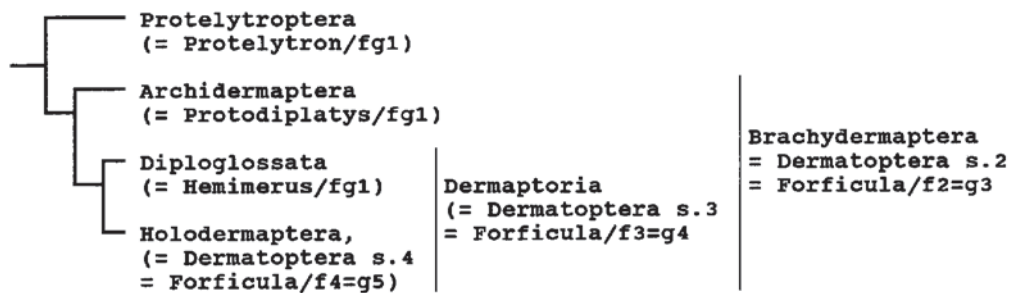


Рис. 8. Филогения ухверткообразных (Dermapteroidea, или Dermatoptera s.1, или Forficula/f1=g2).

хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН. Паратип *Semenovioloidea capitatus* Vishniakova 1980 (экземпляр No.2066/969), считавшийся самцом, в действительности является самкой, а его придатки, принимавшиеся за парный пенис, являются парой створок яйцеклада (который у этого вида, как и у других Archidermaptera, хорошо развит). Ни для каких Archidermaptera строение пениса в настоящее время неизвестно.

Таким образом, среди ухверткообразных насекомых парный, точнее двух-ветвистый, пенис имеется только у ухверток в узком смысле – Dermatoptera s.3, или Holodermaptera Verhoeff 1904. Общепризнано, что среди Holodermaptera более примитивное строение пениса свойственно Diandria auct., имеющих обе ветви пениса, тогда как у Monandria auct. левая ветвь редуцирована. В свою очередь среди Diandria одним из наиболее примитивных является таксон Diplatys/fg1 (у них сохраняются членистые церки личинок и другие плезиоморфии). У Diplatys/fg1 каждый из двух пенисов имеет раздвоенную виргу, так что гонодукт ветвится дихотомически два раза, открываясь 4 гонопорами. Такое состояние никак не может быть первичным для насекомых.

3. Стилусы и кокситы IX сегмента брюшка самца (гоностили и гонококситы)

3.1. Первичность нечленистых стилусов

Широко распространено утверждение, что стилусы (и, соответственно, их производные – гоностили) исходно имели членистое строение, подобно конечностям. Однако это не подтверждается ни палеонтологическими, ни морфологическими данными, и, судя по всему, стилусы являются исходно нечленистыми придатками. Среди современных насекомых членистые стилусы имеются только у поденок: гоностили (являющиеся стилусами IX сегмента брюшка самца) обычно имеют 4 членика, иногда число члеников вторично уменьшено или увеличено. Однако все эти членики вторичные. Об этом можно судить по тому, что ни к одному из них никогда не подходят ни мышцы, ни сухожилия, и членики могут иметь лишь пассивную подвижность (несмотря на то, что у многих поденок подвижность гоностилей, очевидно, играет важную роль при спаривании); единственной мышцей

гоностилия является мышца, идущая из стилигера к основанию первого членика гоностилия (рис. 1). У многих *Triplura* и *Diplura* каждый стилус имеет неподвижный шиповидный вершинный отросток – тарзеллус; его иногда интерпретируют как членик, но он имеет мало общего с члеником конечности. В литературе имеются указания на наличие членистых стилусов у ископаемых насекомых – у щетинохвостки *Triassomachilis uralensis* Sharov 1948 (Шаров, 1948), у древнекрылых *Uralia maculata* Kukulova-Peck et Sinitshenkova 1992 и других (Kukulova-Peck, 1992). Однако при более тщательном исследовании все эти “членики” оказываются артефактами (Расницын, 1980; Rasnitsyn & Novokshonov, 1997; Sinitshenkova, 2000).

3.2. Исходное строение кокситов

При изучении гениталий различных групп насекомых принято исходить из того, что наиболее примитивным является наличие отчлененных подвижных гонокситов, несущих гоностили. Однако это не укладывается в общую картину филогении насекомых. Судя по всему, исходно кокситы представляют собой неподвижные плоские отростки стернита, выступающие назад и отделенные от стернита лишь бороздами; никакие мышцы из туловища к кокситам не подходят. Такое строение имеют кокситы *Triplura* – всех *Microcoryphia* Verhoeff 1904 и некоторых *Zygentoma* Börner 1904; у многих *Zygentoma* и у всех *Diplura* кокситы вообще не отделены от стернита. Неясно, какое отношение имеют кокситы к коксам конечностей, предположительно существовавших на брюшных сегментах у гипотетических многоногих предков насекомых.

Принято считать, что стилигер поденок (*Ephemeroptera*) представляет собой сросшиеся кокситы. Однако, как показано выше (2.1), подвижное сочленение стилигера со стернитом представляет собой часть особого рычажного механизма; в отличие от конечностей, стилигер отгибается под действием стернальных мышц (часто непарных) как единый непарный вырост. У некоторых поденок медиальная часть стилигера в той или иной мере укорачивается вплоть до полного исчезновения, а латеральные части стилигера, несущие гоностили и вмещающие гоностиллярные мышцы, сохраняются в виде одной пары цилиндрических отростков – подставок гоностилей (рис. 1); такие подставки гоностилей, очень похожие на членики конечности, иногда принимают за первичные “кокситы”, однако их членикоподобная форма является явно вторичной.

Среди *Polyneoptera* Martynov 1923 отделенные кокситы, подобные кокситам *Triplura*, имеются только у гриллоблаттид (*Notoptera* Crampton 1915, или *Grylloblatta*/fg1); как и у *Triplura*, эти кокситы неподвижны. У остальных *Polyneoptera* кокситов нет, и стилусы, если имеются (см. 3.3), сидят на заднем крае цельного IX стернита брюшка.

У *Paraneoptera* Martynov 1923 нет ничего, что можно было бы принять за отделенные кокситы (см. 3.4).

Среди всех *Hexapoda* лишь у части *Oligoneoptera* Martynov 1923 имеются придатки (теломеры), принимаемые некоторыми авторами за подвижные кокситы IX сегмента брюшка, несущие подвижные стилусы (см. 3.5).

3.3. Стилусы Polyneoptera

По мнению А.П. Расницына (1980; Rasnitsyn, 2002), специализация стилусов IX сегмента в качестве хватательных гоностилей самца является синапоморфией Ephemeroptera, Paraneoptera и Oligoneoptera; на основании этого их предложено объединять в инфракласс Scarabaeones Rasnitsyn 1980, противопоставляемый инфраклассу Polyneoptera (= Gryllones Rasnitsyn 1980), представители которого сохраняют неспециализированные стилусы. Однако, возможно, что полярность признака здесь обратная: у Polyneoptera утратилась первичная мышца,двигающая стилус, что привело к невозможности его хватательной специализации. Палочковидные стилусы, внешне напоминающие примитивные стилусы щетинохвосток, но без подходящих к ним мышц, имеются у многих тараканов, термитов и богомоллов (Pandictyoptera Crampton 1917), прыгающих прямокрылых (Saltatoria Latreille 1817) и гриллоблаттид (Notoptera Crampton 1915). Стилусы отсутствуют у всех эмбий (Embioptera Lameere 1900, или Embia/fg1), веснянок (Plecoptera Burmeister 1839, или Perla/fg1), палочников (Spectra Latreille 1802, или Phasma/fg1) и, по крайней мере, у современных уховертков (Dermatoptera s.3).

Сомнение вызывает ситуация с примитивными ископаемыми уховертками Archidermaptera. На исследованных нами окаменелостях самцов *Protodiplatys fortis* Martynov 1925 и *P. gracilis* Vishniakova 1980 хорошо видна одна пара крупных изогнутых придатков, подвижно причлененных к заднему краю IX стернита брюшка и напоминающих гоностили; ранее их принимали либо за отломанные членики церков (Мартынов, 1925), либо за парамеры (Вишнякова, 1980). Если это настоящие гоностили,двигающиеся мышцами, придется отказаться от предположения о том, что у общего предка Polyneoptera мышцы гоностиллей были утрачены. Если это парамеры, то они вторично видоизменены по сравнению с парамерами современных уховертков (хотя по всем остальным признакам Archidermaptera примитивнее современных уховертков).

3.4. Придатки IX сегмента брюшка самца у Paraneoptera

Парные хватательные половые придатки самцов различных Paraneoptera считают либо гоностилиями (гомологами стилусов IX сегмента брюшка у Triplura), либо парамерами (латеральными частями фаллического комплекса, находящегося на границе IX и X сегментов).

Филогенетическое древо Paraneoptera, представленное на рис. 9, является наиболее широко признанным и хорошо обоснованным: здесь для каждой ветви известен комплекс уникальных аутопоморфий.

Самцы зораптер (Zoraptera Silvestri 1913, или Zorotypus/fg1), сеноедов, пуходов и вшей (Panpsocoptera Crampton 1938, или Psocus/fl=Pediculus/g1), а также трипсов (Thysanoptera Haliday 1836, или Thrips/fg1) имеют выдвигающийся генитальный аппарат (фаллус) более или менее сложного строения. У примитивных яйцекладных трипсов (Terebrantia Haliday 1836) фаллус несет по бокам подвижные парамеры; они причленены к основанию пениса, соединены с ним мышцами и втягиваются в брюшко вместе с пенисом, что дает основание считать их действительно парамерами, а не гоностилиями. Наружных придатков, которые причленились

бы к IX стерниту брюшка, у представителей этих групп нет. В литературе фигурирует утверждение, что у сеноедов рода *Lachesilla* имеются такие придатки – “стилусы” (Matsuda, 1976); у исследованного нами *Lachesilla quercus* придатки IX стернита брюшка не имеют настоящего сочленения и представляют собой явно вторичные выросты.

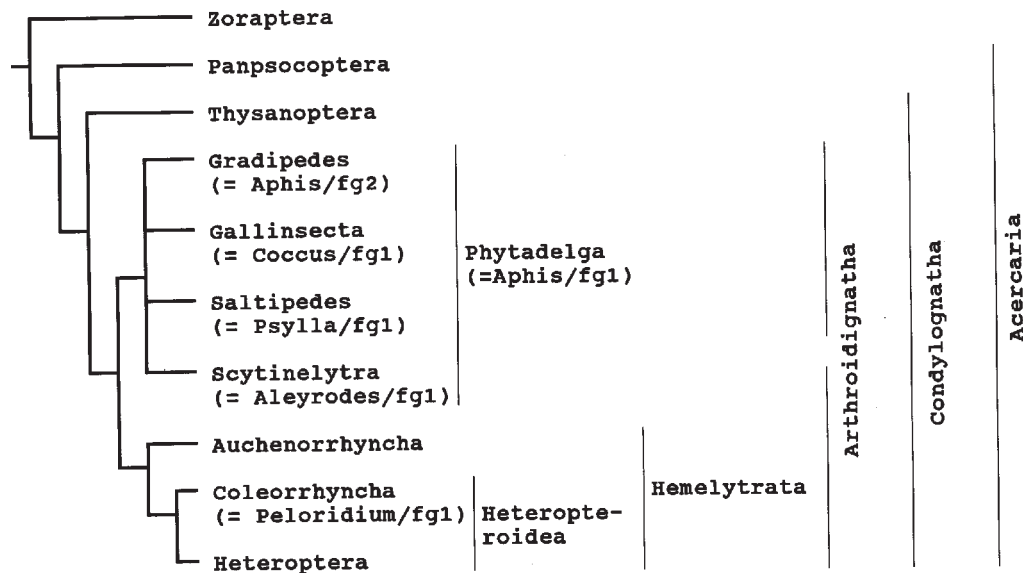


Рис. 9. Филогения Paraneoptera (или Cimex/f1=Cicada/g1).

Судя по филогенетическому положению названных групп (рис. 9), их общие черты строения должны быть исходными для Paraneoptera в целом.

Среди хоботных (Arthroidignatha Spinola 1850 [= Rhynchota auct., = Hemiptera auct.]) парные подвижные генитальные придатки имеются у Hemelytrata Fallen 1829 (= Euhemiptera auct.), листоблошек (Saltipedes Amyot et Serville 1843, или Psylla/fg1) и белокрылок (Scytinelytra Amyot et Serville 1843, или Aleyrodes/fg1). У тлей (Gradipedes Amyot et Serville 1843, или Aphis/fg2) и кокцид (Gallinsecta De Geer 1776, или Coccus/fg1) гениталии вторично упрощены.

Гениталии Auchenorrhyncha Dumeril 1806 (или Cicada/f1=g6) и Coleorrhyncha Myers et China 1929 (или Peloridium/fg1) имеют единый план строения (рис. 11): парные хватательные придатки подвижны относительно IX стернита, причленены к основанию пениса и соединены с ним мышцами, что дает основание считать эти придатки частями фаллического комплекса – парамерами. У Subtericornes Amyott et Serville 1843 (или Fulgora/fg1), входящих в состав Auchenorrhyncha, строение фаллического комплекса усложнено: фаллобаза сочленена с X сегментом брюшка и утратила сочленение с парамерами, а эдеагус подвижен относительно фаллобазы и соединен с парамерами особым непарным внутренним рычагом (рис. 10). У большинства настоящих клопов (Heteroptera Latreille 1810) парные придатки не связаны с пенисом ни сочленением, ни мышцами (рис. 13), так что их можно было бы считать гоностилиями. Однако у всех Hemelytrata (Auchenorrhyncha + Coleo-

rrhyncha + Heteroptera) парные придатки не имеют сочленения с IX стернитом брюшка и несут аподемы, позволяющие им выдвигаться (рис. 10, 11, 13); на основании такого сходства в строении принято считать, что парные придатки всех Hemelytrata гомологичны между собой. Из представления о голофилии Heteropteroidea Schlee 1969 (Coleorrhyncha + Heteroptera) следует вывод, что общие черты в строении Auchenorrhyncha и Coleorrhyncha являются исходными для Hemelytrata – то есть исходно имеется связь парных придатков с пенисом, вторично утраченная у клопов.

У листоблошек (Saltipedes) парные придатки сочлены с задним краем IX стернита брюшка и не имеют мышц, идущих к пенису (в отличие от Thysanoptera, Auchenorrhyncha и Coleorrhyncha), а также не имеют аподем, свойственных Hemelytrata. На основании этого можно было бы считать данные придатки гоностилиями. Однако в таком случае получается, что среди всех Paraneoptera первичные для насекомых гоностилии сохранились только у листоблошек. У листоблошек имеется Y-образный склерит, соединяющий основания парных придатков с основанием пениса и с основанием проктигера (образованного слившимися IX тергитом и X сегментом брюшка); к Y-образному склериту подходят особые парные мышцы от краев IX стернита брюшка (рис. 12). Такое строение можно объяснить, если считать, что и пенис, и Y-образный склерит, и парные придатки являются частями фаллического комплекса, исходно связанного мышцами с IX стернитом.

Таким образом, оказывается весьма непросто понять, какие парные придатки являются по происхождению частями фаллического комплекса, а какие – гоностилиями. Вероятно, парные придатки всех Paraneoptera имеют единое происхождение и относятся к фаллическому комплексу, а гоностилии исходно утрачены. Следует обратить внимание на то, что в отличие от Oligoneoptera (см. ниже), у Paraneoptera нет никаких обособленных образований, которые можно было бы интерпретировать как гонококситы.

3.5. Придатки IX сегмента брюшка самца у Oligoneoptera

У жуков (Coleoptera De Geer 1774 [non Linnaeus 1758]) фаллус втягивающийся, состоит из пениса и окружающего его генитального тегменума; латерально-дистально тегмен вытянут в пару отростков – парамеров, внутрь которых заходят мышцы, идущие от основания пениса и выдвигающие пенис (термин “парамеры” исходно применяется именно к придаткам жуков – Verhoeff, 1893).

У перепончатокрылых (Hymenoptera Linnaeus 1758) фаллус также втягивающийся и имеет сходное, но, как правило, более сложное строение. Латеральные отделы генитального тегмена (парамеры) расчленены на проксимальные доли (базимеры) и дистальные доли (теломеры); как и у жуков, парамеры вмещают мышцы, поэтому теломеры имеют активную подвижность. В связи с этим некоторые авторы (Smith, 1969) интерпретируют парамеры перепончатокрылых как двучлениковые “гоноподы”, считая базимеры слитыми проксимальными члениками – “гонококситы”, а теломеры дистальными члениками – “гоностилиями”.

У многих других насекомых с полным превращением – настоящих сетчатокрылых (Euneuropteroidea Krausse et Wolff 1919 [= Neuroptera auct., =

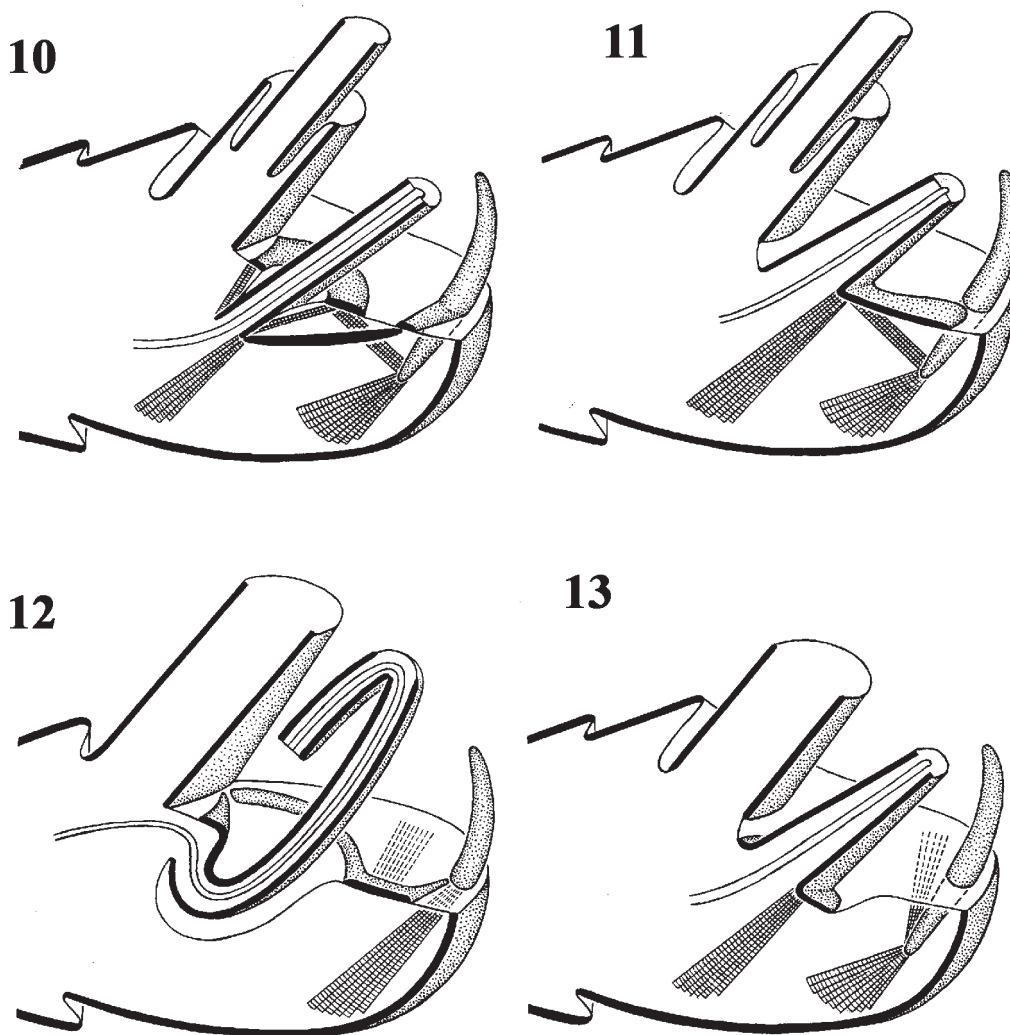


Рис. 10-13. Схема строения гениталий самцов различных групп Arthrotrichoptera.
 10 - Subtericornes, 11 - прочие Auchenorrhyncha и Coleorrhyncha, 12 - Saltipedes, 13 – Heteroptera.

Planipennia auct.]), верблюдок (Raphidioptera Handlirsch 1908), скорпионниц (Mecoptera auct. [= Mecoptera Packard 1886]), двукрылых (Diptera Linnaeus 1758), ручейников и бабочек (Sorbentia Haeckel 1896 [= Amphiesmenoptera Kiriakoff 1948]) и блох (Aphaniptera Kirby et Spense 1815 [= Siphonaptera Latreille 1825]) генитальный аппарат включает одну пару хватательных придатков, каждый из которых состоит из проксимальной части, считающейся либо базимером (проксимальной частью парамера), либо “гонокситом”, и подвижно приращенной дистальной части, считающейся либо теломером (дистальной частью парамера), либо “гоностилем”. Иногда (в частности, у всех Mecoptera) базимеры образуют цельное кольцо вокруг основания пениса; в отличие от перепончатокрылых, это кольцо неподвижно соединено с IX стернитом брюшка и не способно втягиваться внутрь брюшка вместе с пенисом. В других случаях (в частности, у многих Sorbentia) левый и

правый базимиры прикреплены к IX стерниту порознь; иногда к базимерам подходят мышцы, позволяющие им двигаться независимо друг от друга. Такие базимеры действительно очень напоминают проксимальные членики парных конечностей – кокситы. Однако у некоторых из этих насекомых на стадии куколки имеется лишь одна пара генитальных выростов, которые у имаго превращаются в пару хватательных придатков и непарный эдеагус (собственно пенис); иногда куколочные гениталии сходны с имагинальными, но на определенном этапе их развития под покровами личинки они представляют собой одну пару придатков (Snodgrass, 1957). Бывают развиты мышцы, идущие из базимеров к пенису (Кузнецов, Стекольников, 2001; Иванов, 2002).

Если считать, что у Coleoptera и Hymenoptera парные генитальные придатки представляют собой части фаллического комплекса, а у Mecoptera, Diptera и Sorbentia – стилусы IX сегмента брюшка (Snodgrass, 1935), то оказывается необъяснимым сходство в строении этих придатков у Hymenoptera, Mecoptera, Diptera и Sorbentia. В связи с этим Снодграсс (Snodgrass, 1957) предположил происхождение хватательных придатков всех Oligoneoptera от парамеров, а Будро (Boudreaux, 1979) предложил выделять инфракласс Phalloneoptera Boudreaux 1979 (Paraneoptera + Oligoneoptera), характеризующийся усложненным строением фаллуса, и когорту Telomerida Boudreaux 1979 (Oligoneoptera кроме жуков и веерокрылых), характеризующуюся расчленением парамеров на базимеры и теломеры.

3.6. Возможность “перемещения” придатков

Вопрос о гомологии хватательных придатков самцов Paraneoptera и Oligoneoptera стилусам (придаткам IX сегмента брюшка) или парамерам (придаткам пениса) оказался запутанным, поскольку благодаря изменению зон склеротизации гомологичные придатки могут как бы “перемещаться” с IX сегмента на основание пениса и/или наоборот. В качестве примера такого “перемещения” рассмотрим модификацию гениталий в одной из групп поденок – Campsurus/fg2; этот пример интересен тем, что здесь гомология всех частей не вызывает сомнения (см. выше, 2.1).

У всех Campsurus/fg1 (включающих Asthenopus/fg1 и Campsurus/fg2, и обычно рассматриваемых в ранге подсемейства или семейства) медиальная часть стилигера редуцирована, а латеральные части стилигера (подставки гоностилей, вмещающие гоностиллярные мышцы) выступают так, что их иногда принимают за проксимальные членики гоностилей. У Campsurus/fg2 произошло дальнейшее преобразование гениталий (рис. 14-15): медиальная часть стилигера, исходно налегающая на пенис с вентральной стороны, полностью редуцировалась, так что пенис оказался причленен прямо к заднему краю IX стернита брюшка и поэтому отчасти утратил подвижность; гоностили неподвижно слились с подставками, а гоностиллярные мышцы исчезли (но подставки сохранили членикоподобный облик); руки пениса проходят так близко к основаниям подставок гоностилей, что при их движении движутся подставки вместе с гоностилями; латеральные концы рук пениса утратили связь с IX тергитом брюшка, так что исходный рычажный механизм выдвигания пениса утрачен. В результате всего этого мышцы, идущие от IX стернита к рукам пениса (то есть мышцы, исходно двигающие пенис), приводят в движение не пенис, а гоностили. Произошло как бы “перемещение” гоностилей со

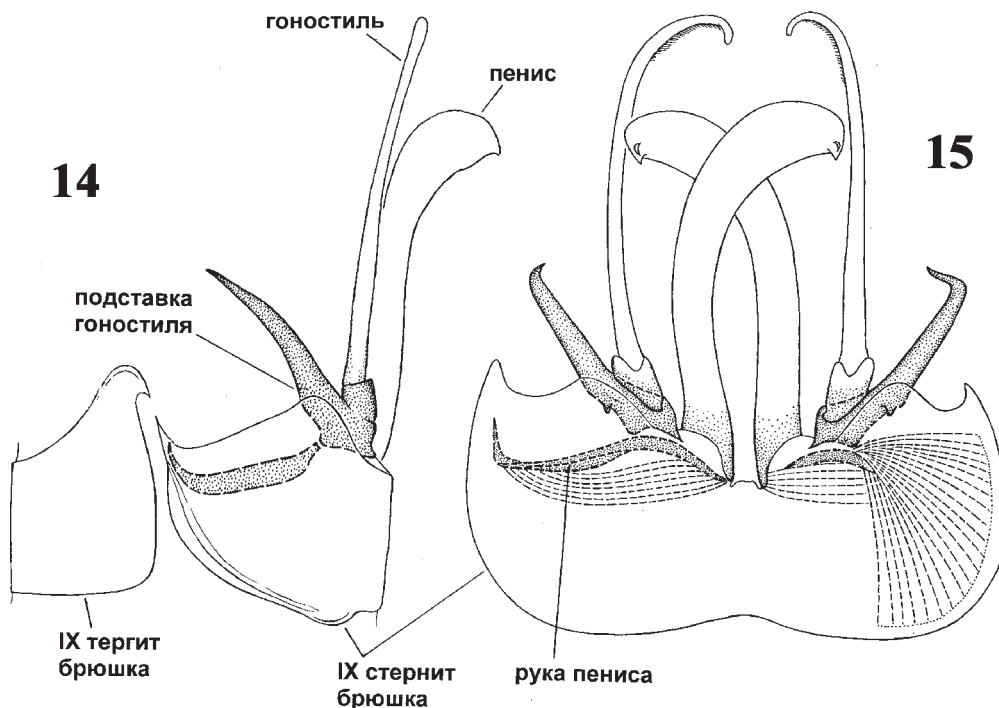


Рис. 14, 15. Гениталии самца поденки *Campsurus/fg2 Tortopus/g1 puella* Pictet 1843 [*Palingenia*].
14 - латерально, 15 - вентрально.

стилигера (принадлежащего IX стерниту брюшка) на пенис (придаток на границе IX и X сегментов), хотя на самом деле никакого перемещения придатков и мышц не было, а изменилась лишь форма и степень склеротизации отдельных частей генитального аппарата.

3.7. Эволюция хватательных придатков самцов

Наиболее вероятной версий эволюции генитальных придатков насекомых является следующая (Snodgrass, 1967; Boudreaux, 1979). Исходно у общего предка Нехарода имелись одночлениковые стилусы IX сегмента брюшка, сериально гомологичные стилусам предшествующих сегментов брюшка (гомология стилусов с грудными придатками неясна); каждый стилус приводился в движение единственной мышцей, идущей от стернококситы. У *Entognatha* эти стилусы утратились (но у *Diplura* сохранились сериально гомологичные стилусы на I-VII сегментах брюшка). У всех трехвостых щетинохвосток (*Triplura*) стилусы IX сегмента и их мышцы сохраняются, но не выполняют половых функций.

У исходного предка *Pterygota* утратились стилусы I-VIII сегментов, сохранились только стилусы IX сегмента и подходящие к ним мышцы. Поденки (*Ephemeroptera*) являются единственной группой, в которой стилусы IX сегмента преобразовались в хватательные половые придатки – гоностили.

У исходного предка *Metapterygota* Börner 1909 (*Odonata* + *Neoptera*) мышцы, идущие к стилусам, утратились. В результате этого примитивные *Metapterygota*

(условно объединяемые в таксон Polyneoptera) используют для фиксации брюшка самки разные придатки – церки, отростки парапроктов, эпипрокта, X тергита, IX стернита и др., но не стилусы; стилусы Polyneoptera либо имеют простую палочковидную форму, внешне напоминающую примитивные стилусы щетинохвосток, либо утрачиваются (о неясной ситуации со стилусами вымерших Archidermaptera – см. выше).

У исходного предка Paraneoptera и Oligoneoptera стилусы были утрачены, а пенис (или фаллус) имел сложное строение, с парными проксимальными придатками – парамерами. У некоторых Paraneoptera (Saltipedes, Heteroptera) парамеры отделились от пениса и сблизились с задним краем IX стернита брюшка, так что по месту приращения стали похожими на гоностили поденок. У некоторых Oligoneoptera проксимальный отдел фаллуса вместе с отходящими от него парамерами неподвижно соединился с IX стернитом брюшка, так что стал похож на пару двухчлениковых конечностей – “гонокситов” с “гоностилями”.

Литература

- Вишнякова В.Н.** Уховертки из верхнеюрских отложений хребта Каратау (Insecta, Forficulida). // Палеонтол. журн. 1980. No.1. С. 78-94.
- Емельянов А.Ф.** Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Труды Всесоюзн. энтомол. общ-ва. 1987. Т. 69. С. 19-109.
- Иванов В.Д.** План строения и номенклатура мышц терминалий самцов Amphimesenoptera (Insecta: Trichoptera и Lepidoptera) // Энтомол. обозрение. 2002. Т. 82. Вып. 1.
- Клюге Н.Ю.** Систематика насекомых. Часть первая. Первичнобескрылые и древнекрылые (учебник для студентов, специализирующихся в области энтомологии) – Изд-во СПбГУ. 1999. 188 с.
- Клюге Н.Ю.** Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. // СПб, Лань, 2000. 336 с.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.** Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны // СПб.: Наука, 2001. 462 с.
- Мартынов А.В.** To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan // Изв. Росс. акад. наук. 1925. Сер. 4. Т. 19. С. 233-246, 569-698, 573-762.
- Расницын А.П.**, 1980. Историческое развитие класса насекомых // М.: Наука, 1980. Труды Палеонтологич. ин-та. Т. 175. 269 с.
- Шаров А.Г.** Триасовые Thysanura из Приуралья // Докл. АН СССР, 1948. Т. 61. Вып. 3. С. 517-519.
- Boudreaux H.B.** Arthropod phylogeny, with special reference to insects // New York, J. Willey & sons. 1979. P. 1-320.
- Davies R.G.** The male *Hemimerus vicinus* Rehn & Rehn (Dermaptera: Hemimeridae), with notes on structure of the aedeagus // Proc. Roy. Ent. Soc. London. Ser. B. 1966. Vol. 35. N 5-6. P. 61-64.
- Kukalova-Peck J.** The “Uniramia” do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). // Canad. J. Zool. 1992. Vol. 70. P. 236-255.
- Matsuda R.** Morphology and evolution of the insect abdomen // Oxford: Pergamon Press, 1976. 534 p.
- Rasnitsyn A.P., Novokshonov V.G.**, 1997. On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanopteroidea) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // Entomol. Scand. 1997. Vol. 28. N 1. P. 27-38.
- Rasnitsyn A.P.** Class Insecta // A.P. Rasnitsyn & D.L.J. Quicke (eds.). History of insects. Kluwer Acad. Publ. 2002. P. 65-88.
- Sinitshenkova N.D.** A review of Triassic mayflies, with a description of new species from Western Siberia and Ukraine (Ephemerida = Ephemeroptera) // Paleontol. J. Vol. 34, Suppl. 3, P. 275-283.
- Smith E.L.** Evolutionary morphology of external insect genitalia // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1969. Vol. 62. N 5. P. 1051-1079.
- Snodgrass R.E.** A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects // Smits. Misc. Coll. 1967. Vol. 135. N 6. P. 1-60.
- Verhoeff K.W.** Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und Copulationsorgane der männlichen Coleoptera // Deutsche Entomol. Zeitschrift. 1893. Bd 37. S. 113-170.