

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Щербаков Евгений Олегович

**Сравнительная и функциональная морфология
полового аппарата самцов богомолов
(Insecta: Mantodea)**

Специальность 1.5.14 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Диссертация подготовлена на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

Савицкий Владимир Юрьевич
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты:

Горохов Андрей Васильевич
доктор биологических наук
ФГБУН Зоологический институт РАН,
лаборатория систематики насекомых,
заведующий отделением ортоптероидных,
главный научный сотрудник

Стороженко Сергей Юрьевич
доктор биологических наук, профессор
ФГБУН ФНЦ Биоразнообразия наземной
биоты Восточной Азии ДВО РАН,
лаборатория энтомологии,
главный научный сотрудник

Макаров Кирилл Владимирович
доктор биологических наук, доцент
ФГБОУ ВО Московский педагогический
государственный университет,
Институт биологии и химии,
кафедра зоологии и экологии,
профессор

Защита диссертации состоится «25» декабря 2023 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на на портале:
<https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.8/2743/>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Половой аппарат – один из наиболее сложно и разнообразно устроенных органов насекомых. С XIX века детали строения гениталий широко используются в качестве диагностических признаков в работах по таксономии различных групп насекомых. Несмотря на это, до сих пор имеются значимые группы насекомых, для которых не только не исследована эволюция половой системы, но и имеются весьма скудные сведения о строении полового аппарата как такового.

Одной из групп с плохо изученной морфологией гениталий являются богомолы (Mantodea) – сравнительно небольшой отряд насекомых с неполным превращением. Мировая фауна включает 458 родов и около 2500 видов (Otte et al., 2023), из которых в России встречается 12 (Щербаков, Савицкий, 2015; Shcherbakov, Govorov, 2020). Представители отряда обитают в различных биотопах, от влажных тропических лесов до пустынь, на высотах до 3000 м над уровнем моря. Как нимфы, так и имаго – хищники, применяющие различные стратегии охоты, от пассивного засадничества до активного преследования добычи. Хватательные передние ноги используются преимущественно для ловли добычи, а также для демонстраций и внутривидовой коммуникации. Будучи зачастую наиболее крупными по размеру беспозвоночными хищниками в своей экосистеме, богомолы могут оказывать существенное влияние на её трофическую сеть, в том числе посредством трофического каскада (Hurd, 1999).

Строение терминалий и гениталий самцов использовалось в целях видовой диагностики богомолов с начала XX века, но сведения об их морфологии и разнообразии нельзя назвать сколько-нибудь полными. Существует лишь несколько работ, описывающих морфологию полового аппарата в масштабах отряда, при этом степень глубины и детальности описаний в них обратно пропорциональна числу изученных таксонов. Сложность морфологии полового аппарата иллюстрирует работа К.-Д. Класса (Klass, 1997), в которой на основании изучения всего пяти видов богомолов было выделено не менее 50 различных элементов, включая 5 основных склеритов и 20 мышц. При этом до сих пор не существует общепринятой терминологии и надежной концепции гомологии генитальных структур богомолов, а в таксономических описаниях авторы используют разные номенклатуры. Все это сильно осложняет или делает невозможным составление определительных ключей и даже элементарное определение видов, затрудняя фаунистические и экологические исследования.

Учитывая низкий уровень наших знаний о морфологии гениталий богомолов, сведения об их *modus operandi* еще более скудны. Хотя широко известный факт наличия полового каннибализма у отдельных видов привлекал внимание исследователей на протяжении веков, механизму действия гениталий, играющих во всех смыслах центральную роль в процессе копуляции, практически не уделялось внимания. Как следствие, связь морфологии и механизма работы гениталий с половым поведением, также остаются неизученными. При этом у большинства видов самки спариваются больше, чем с одним самцом, т.е. имеет место полиандрическая брачная система с риском каннибализма. Такая система позволяет сделать ряд предположений. Например, отбор мог способствовать максимально надежному закориванию самца, чтобы тот смог оплодотворить самку при любом возможном сценарии. Это предположение нуждается в проверке.

Несмотря на широкое использование признаков гениталий в таксономии на уровне видов, их относительная полезность для надвидовой систематики и филогенетики насекомых также остается слабо исследованной (Song, Bucheli, 2009). Распространена точка зрения, что гениталии эволюционируют очень быстро, что может ограничить или нивелировать их надежность как

филогенетических маркеров сравнительно глубоких дивергенций. Однако этому противоречат результаты исследований, обнаруживших в признаках гениталий филогенетический сигнал (Yoshizawa, Johnson, 2009; Song, Bucheli, 2009 и др.) Практически отсутствуют работы, в которых сравнивалась бы надежность признаков гениталий и иных комплексов признаков для целей таксономии и реконструкции филогенеза. Эволюция гениталий может быть в гораздо меньшей степени подвержена действию факторов естественного отбора, определяющих адаптивную эволюцию структур внешней морфологии, поскольку гениталии более или менее изолированы от внешней среды. Как следствие, накопление отличий в морфологии гениталий может быть достаточно равномерным, чтобы степень этих отличий прямо указывала на давность дивергенции таксонов (гипотеза «генитальных часов»; Gorochov, 2014, 2015). В этой связи нельзя не отметить, что в последнее время в исследованиях надвидовой систематики насекомых доминирует тенденция использования только молекулярных данных. Вместе с тем, наиболее адекватно отразить филогению таксона могут только исследования, основанные на полногеномных данных или близких к таковым (Misof et al., 2014). Однако для большинства видов данные такого масштаба будут получены еще очень нескоро, а для многих никогда. В то же время признаки гениталий доступны для изучения у несравненно большего числа как рецентных, так и ископаемых видов. Поэтому оценка надежности и диагностической ценности признаков гениталий для решения проблем надвидовой систематики и филогенетики насекомых является весьма актуальной задачей.

Исторические классификации богомолы были типологическими и основанными лишь на признаках внешней морфологии, в особенности строения передней пары ног и переднеспинки, присутствии различных выростов и лопастей. Однако интересной особенностью группы является то, что в результате адаптивной эволюции внешних признаков богомолы представлены ограниченным набором экоморф, имеющих однотипный облик. Хорошо известно, что классификации таких групп часто оказываются искусственными. По сути, по своему объему семейства богомолы традиционных классификаций совпадали с соответствующими экоморфами (Beier, 1968; Ehrmann, 2002). Филогенетические анализы отряда были проведены лишь в конце 1990-х – начале 2000-х (Jantsch, 1999; Svenson, Whiting, 2004). Эти и последующие работы показали искусственность традиционных классификаций. Вместе с тем, филогении Mantodea, полученные по разным комплексам признаков, противоречат друг другу, и в настоящий момент систематика богомолы находится в состоянии активной перестройки. В последней на сегодняшний день ревизии отряда Mantodea (Schwarz, Roy, 2019) богомолы разделены на три базальных семейства (Chaeteessidae, Mantoididae, Metallyticidae) и кладу Artimantodea, которая, в свою очередь, делится на безухих (Amerimantodea) и слышащих (Cernomantodea) богомолы по признаку наличия либо отсутствия метаторакального органа слуха. Авторами были выдвинуты гипотезы о синапоморфиях в строении гениталий, диагностирующих некоторые надвидовые группировки, а также сделан ряд важных замечаний относительно гомологии и эволюции некоторых элементов. Полученные результаты ясно демонстрируют богатейший потенциал признаков гениталий в разрешении проблем надвидовой систематики богомолы. При этом выбранный авторами метод препаровки гениталий очень сильно ограничил как круг доступных им для изучения и анализа признаков, так и возможности их детального морфологического исследования. Ситуация дополнительно осложняется путаницей в терминологии частей полового аппарата, слабым обоснованием гипотез о гомологии и выборочным использованием признаков без какого-либо формального метода их анализа.

Все вышесказанное демонстрирует, что сравнительно-морфологическое исследование полового аппарата самцов богомолы, выработка адекватной и точной терминологии,

установление функций элементов гениталий, филогенетический анализ отряда с привлечением признаков гениталий, оценкой их надежности и реконструкции их эволюции являются актуальными для науки задачами.

Цели и задачи исследования. Целью нашей работы является исследование строения, функциональной морфологии и эволюции полового аппарата самцов богомолов и оценка пригодности его признаков для построения системы отряда и диагностики надвидовых таксонов.

Задачи:

1. Изучить строение полового аппарата самцов представителей всех семейств богомолов, а также мускулатуру полового аппарата самцов отдельных представителей основных семейств.

2. Предложить терминологию, основанную на гомологии структур, которая была бы применима для представителей всего отряда.

3. Установить функции основных элементов полового аппарата в процессе копуляции.

4. На основе сравнительно-морфологического исследования, выделить и описать признаки полового аппарата самцов.

5. Провести сегогенетический анализ разных элементов полового аппарата Mantodea, в том числе построить трансформационные ряды для каждого признака и создать таксон-признаковую матрицу с информацией о распределении состояний признаков для изученных таксонов Mantodea.

6. Провести филогенетический анализ выборки таксонов на основе созданной таксон-признаковой матрицы, в том числе:

6.1. Построить филогенетическое дерево методом максимальной парсимонии и проанализировать его топологию.

6.2. Сравнить полученные результаты с реконструкциями на основе внешних морфологических и молекулярно-генетических признаков и с актуальной надвидовой классификацией богомолов.

6.3. Сделать выводы о пригодности признаков полового аппарата самцов для надвидовой систематики богомолов.

7. Проанализировать тенденции эволюции полового аппарата самцов богомолов.

Объект и предмет исследования. Объект исследования – богомолы (Insecta: Mantodea). Предмет исследования – строение полового аппарата самца в данной группе, его функциональная морфология, эволюция и информативность его признаков для систематики группы.

Научная новизна исследования. В работе развит подход к описанию сложных морфологических структур насекомых, состоящий в отдельном описании формативных элементов, склеритов, мускулатуры и покровных элементов. На основе этого подхода впервые предложена терминология для полового аппарата самцов богомолов, пригодная для применения в объеме всего отряда. Открыты 68 ранее неизвестных элементов полового аппарата, а для 16 были даны более точные определения. Впервые исследована мускулатура гениталий представителей семейств Chaeteessidae, Thespidae, Angelidae, Photinaidae, Eremiaphilidae, Toxoderidae, а число видов богомолов, у которых исследована мускулатура гениталий, увеличено с 2 до 13. Полученные данные позволили исправить ряд принципиальных ошибок и неточностей в гомологизации выростов гениталий. Для изучения функционирования гениталий была впервые применена комбинация анализа видеозаписей копуляции и подробного изучения самца и самки богомола, зафиксированных *in copula*, с помощью рентгеновского микротомографа. Данный подход позволил разделить процесс копуляции богомолов на три этапа и установить функции основных элементов на разных этапах. Впервые получены свидетельства связи морфологии полового аппарата и полового поведения у богомолов. Впервые построено филогенетическое

древо Mantodea формализованными методами на основе признаков гениталий, а также проведено сравнение пригодности признаков гениталий и внешней морфологии для построения системы отряда и диагностики надвидовых групп.

Теоретическая и практическая значимость работы. Исследование гениталий насекомых, в том числе богомоллов, имеет фундаментальное значение для понимания механизмов видообразования, генезиса таксонов высокого ранга, полового поведения и структуры брачных систем в животном мире. Точная терминология и выявление таксономической значимости признаков полового аппарата имеет большое значение для целей диагностики и составления новых определительных ключей, включающих, в том числе, хозяйственно-значимые и инвазивные виды.

Методы исследования. В работе были применены как классические методы морфологии с использованием светового стереомикроскопа, так и сканирование объектов в рентген-микротомографе. Филогенетические анализы проводились с использования метода максимальной парсимонии. Материал и методы подробно изложены в соответствующих разделах каждой главы.

Положения, выносимые на защиту. 1. Нетрадиционные методика препарирования и подход к номенклатуре позволяют глубже описать морфологию гениталий самцов Mantodea и предложить терминологию, применимую в масштабе всего отряда.

2. Признаки полового аппарата самцов более пригодны для надвидовой систематики Mantodea, чем признаки внешней морфологии.

3. Эволюция полового аппарата самцов Mantodea протекала с усложнением его строения.

4. Поведение богомоллов при копуляции может быть предсказано по морфологии гениталий самца.

Степень достоверности работы. В работе применены методы морфологии и статистического анализа, которые соответствуют задачам и специфике полученных данных, объем данных достаточен для решения поставленных задач. Это позволяет говорить о высокой степени достоверности результатов исследования.

Личный вклад автора. План исследования разработан автором совместно с научным руководителем. Часть представленного в работе материала была собрана лично автором в экспедициях в Крым, Борнео, Вьетнам, Доминиканскую Республику и Бразилию (2009–2017 гг.). Автором самостоятельно проведены: анализ данных литературы; постановка и определение материала; изготовление постоянных препаратов гениталий; пробоподготовка и сканирование на микротомографе; поиск и анализ видеозаписей; изготовление рисунков и 3D моделей; математическая обработка данных и интерпретация результатов. Подготовка ряда публикаций была выполнена совместно с соавторами.

Апробация работы. Результаты исследования были освещены на двух международных конференциях и одном семинаре в виде устных докладов: International Workshop on Neotropical Praying mantises (Манаус, 2017); семинар SYNTHESYS+ (Брюссель, 2019); XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 2022).

Публикации по теме диссертации. По результатам работы было опубликовано 11 статей в журналах, индексируемых в Scopus и WOS, и одна статья из перечня ВАК. Личный вклад в каждую публикацию отражен в списке публикаций на стр. 25–26 автореферата.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 304 страницах, содержит 78 рисунков, четыре таблицы и включает разделы: введение, обзор литературы, четыре главы с описанием методов и результатов исследования, заключение, выводы, список литературы, шесть приложений. Список литературы содержит 215 источников (из них 10 – на русском, 205 – на иностранных языках).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, степень ее разработанности, сформулированы цели и задачи исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, обозначены положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы дается критический обзор исследований по теме диссертации и современного состояния знаний об её предмете. Описываются предлагавшиеся разными авторами терминологии для полового аппарата самцов Mantodea, их достоинства и недостатки. Даны исторический очерк классификации отряда и оценка значения признаков гениталий самцов для её построения. Обсуждаются сведения о функциональной морфологии гениталий самцов богомоллов. В заключение приводится обоснование необходимости нашего исследования.

ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦОВ MANTODEA

2.1. Материал. Материалом для изучения и описания морфологии гениталий и терминалий послужил сухой и спиртовой материал из коллекций Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва), Британского музея естественной истории (NHM, Лондон), Музея естественной истории Оксфордского университета (OUMNH, Оксфорд), Королевского музея естественной истории (RBINS, Брюссель), Музея естествознания Карлсруэ (SMNK, Карлсруэ), Венского музея естествознания (MNHV, Вена), Эстонского музея естественной истории (EMNH, Таллин), Национального института исследования Амазонии (INPA, Манаус) и личной коллекции автора. Всего было изучено 497 экземпляров 97 родов и 278 видов из 31 семейства (охвачены все семейства принятой ныне системы богомоллов).

2.2. Методика препарирования гениталий и терминалий. Традиционно для препарирования гениталий самцов богомоллов удаляется и вываривается в растворе КОН значительная часть брюшка, гениталии разделяются на отдельные фалломеры и расплющиваются покровным стеклом при приготовлении постоянного препарата. Такая процедура уничтожает элементы на соединяющих фалломеры мембранах, форма остальных элементов искажается и теряется всякая информация о трехмерной структуре полового аппарата. Нами был применен иной подход. Сухие экземпляры размачивались во влажной камере до нужной кондиции, спиртовые экземпляры предварительной подготовке не подвергались. С помощью микроножниц и препаровальных игл разрезались межсегментные мембраны и отделялись 9-й кокостернит, 10-й тергит и всё, что лежит между ними, без повреждения прегенитальных сегментов. Плевральная мембрана, соединяющая терминалии (сегменты 10–11) с одной стороны с 9-м кокостернитом и гениталиями с другой, перерезалась, после чего обе получившихся части погружались в 10% водный раствор КОН комнатной температуры на 3–24 ч с визуальным контролем выдержки. Промывка проводилась в течение 24 ч в дистиллированной воде, затем сутки в 70% растворе этанола, после чего в глицерине. Часть экземпляров подвергалась мацерации в КОН без предварительного отделения терминалий, чтобы изучить структуры на мембране, соединяющей их с гениталиями. В процессе изучения сначала исследовалось положение и соединение гениталий и 9-го кокостернита совместно, затем они разделялись и изучались отдельно друг от друга, затем разрезалась соединительная мембрана между левым комплексом и правым фалломером, и т.д. Для долговременного хранения препараты гениталий подкальывались к соответствующим экземплярам в микропробирках с глицерином. Такая методика позволяет сохранить элементы гениталий в их исходных положении и форме. Изучение препаратов велось с использованием бинокля МБС-

10. Послойное фотографирование осуществлялось в глицерине в отраженном и проходящем свете на различных стек-установках, снабженных зеркальными камерами Canon.

Для уточнения гомологии ряда элементов нами была изучена мускулатура гениталий с помощью микротомографов Neoscan N80 и SkyScan 1272. Образцы погружались в 100% этанол и гексаметилдисилазан на 24 и 1 час, соответственно, после чего высушивались под вытяжкой. Реконструкция проводилась в NRecon. Стеки разрешением 2752 на 2752 на 1725 вокселей визуализировались в CTBox. Полученные фото и визуализации служили основой для рисунков.

2.3. Принципы терминологии и установления гомологии. В качестве основы для усовершенствованной терминологии структур полового аппарата была взята система К.-Д. Класса (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017). Эта система выделяет три категории элементов: формативные элементы, склериты и мускулатуру, к которым мы добавили покровные элементы. Формативные элементы – это формы, которые принимают разные области кутикулы, образующей половой аппарат. Нами впервые предложена их строгая типология, включающая плоскости, складки, карманы, бороздки, кили, выросты (в т.ч. лопасти), протоки и отверстия. Склериты – это более или менее четко ограниченные участки утолщенной, жесткой кутикулы, разделенные гибкой, прозрачной на препаратах мембранозной кутикулой. Нами предложено более удобное разделение главных склеритов на дочерние склериты и на устойчивые склеротизованные области – регионы склеритов. Область сильного сближения склеритов на одной плоскости или складке называется сочленением. Покровные элементы – это разнообразные производные кутикулы: микрорельеф, поля крупных и мелких хет, точек, волосков. Склериты и покровные элементы располагаются на формативных элементах, тогда как мускулатура прикрепляется к ним изнутри. Элементы каждой категории носят краткие буквенно-цифровые названия, которые не являются аббревиатурами. Их форма стандартизирована нами для различных типов элементов. Наряду с краткими названиями для удобства мы ввели развернутые «обиходные» названия. При установлении гомологии использованы классические критерии Ремане (Remane, 1956). Фалломеры, карманы, протоки, склериты и мышцы являются наиболее надежно гомологизируемыми среди Dictyoptera элементами. Поэтому они служат отправной точкой для гомологизации остальных элементов. Установление гомологии плоскостей предшествовало гомологизации складок, а после складок гомологизировались прочие формативные элементы. Применение критерия специального качества основывалось главным образом на склеротизации, наличии и типе покровных элементов и форме.

2.4. Описание морфологии (основные структуры). Гениталии самца Mantodea заключены между кокостернитом 9 и сегментами 10 и 11 (Рисунок 1). В совокупности эти структуры состоят из 104 формативных элементов. Сегмент 10 (Рисунок 2) представлен складкой **df10**, её медиальной вытянутой частью – анальной пластинкой **dfme10**, церками **ce** и парапроктами **sbl**. Они несут склериты **TG10**, **CE** и **PP**, подразделенные на дочерние склериты и регионы. Сегмент 11 представлен лопастью **df11**, несущей склерит **TGm11** (эпипрокт).

Половой аппарат включает модифицированный кокостернит 9 – генитальную пластинку **vf9** и три больших выроста – фалломеры (Рисунок 3, 4, А). У большинства родов генитальная пластинка сохраняет пару стилусов **sl9**, а на дорсальной стороне может нести разнообразные кили и выросты. Генитальная пластинка несет склериты **CS9** и **SL9**. Гениталии резко асимметричны, причем ряд видов демонстрирует «зеркальную» асимметрию, иногда с левым и правым вариантом в одной популяции. Левый (**lph**) и вентральный (**vp**) фалломеры образуют левый комплекс (Рисунок 4, В). Гонопор открывается на дорсальной стенке вентрального фалломера и окружен генитальными папиллами **goa**, а сверху закрыт левым и правым (**rph**) фалломерами. Большую часть вентрального фалломера составляет главная лопасть (**vla**). Она может нести выросты, которые перечисляются ниже. Вентральная стенка вентрального фалломера, продолжаясь,

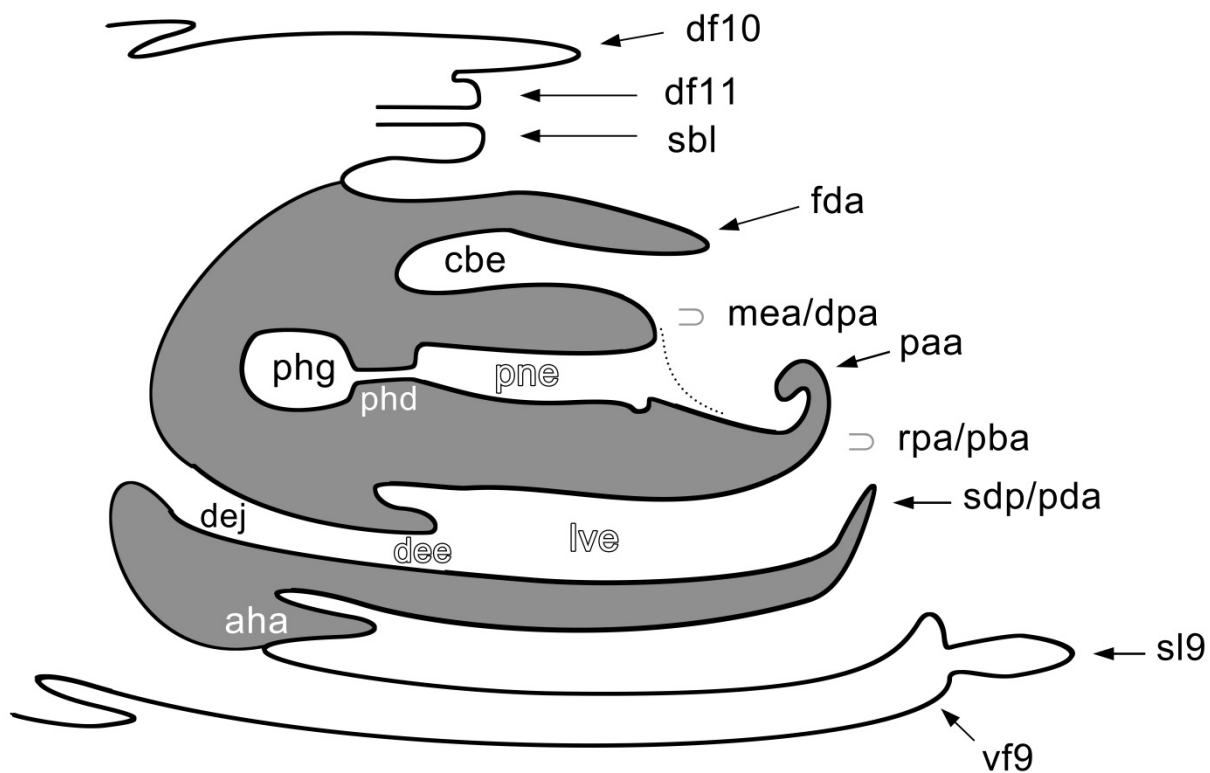


Рисунок 1. Продольная схема сегментов 9-11 брюшка самца Mantodea. Серой заливкой обозначены гениталии. Названия элементов поясняются в тексте.

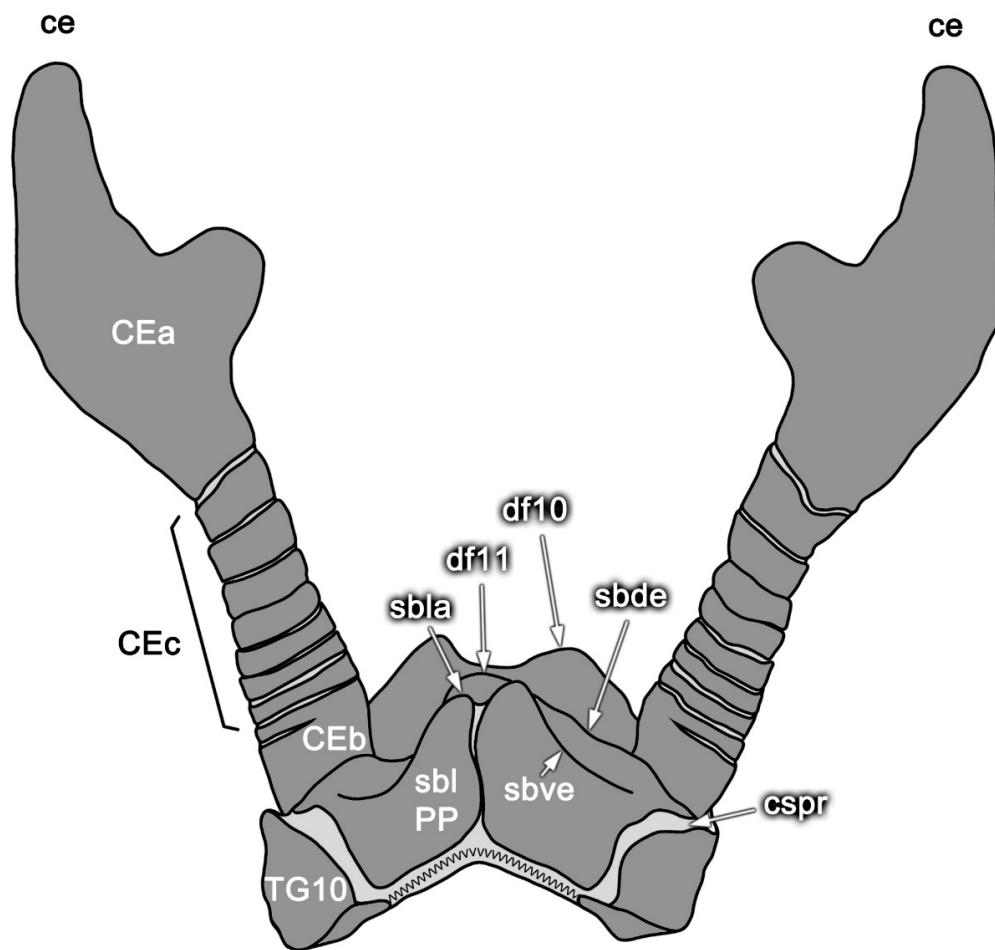


Рисунок 2. Сегменты 10–11 брюшка самца *Acanthops falcataria* (Acanthoridae) снизу. Названия элементов поясняются в тексте.

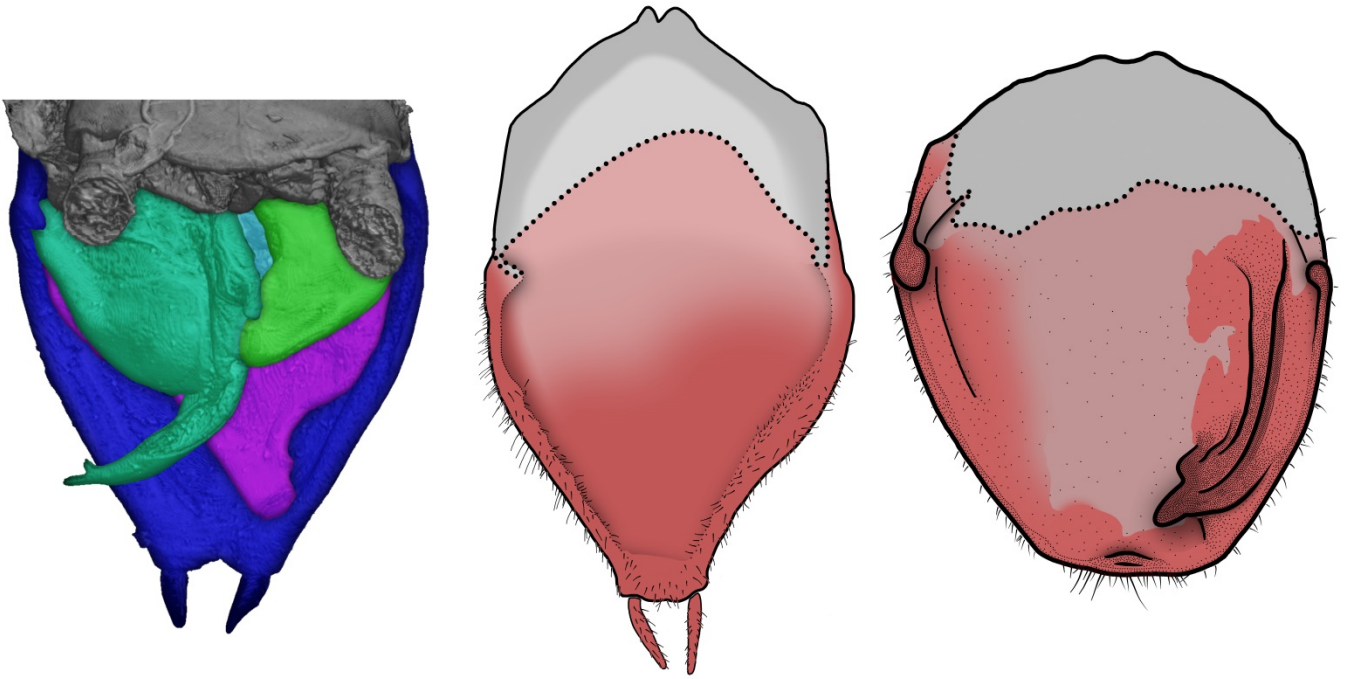


Рисунок 3. Слева направо: вершина брюшка самца *Mantis religiosa*, синий – генитальная пластинка, бирюзовый – левый фалломер, зеленый – правый фалломер, фиолетовый – вентральный фалломер; генитальная пластинка *Mekongomantis quinquespinosa*; генитальная пластинка *Astylisula sarawaca*.

соединяет его слева с левым фалломером, а справа с правым. Спереди и вдоль левого края по ней идет продольное утолщение **swe**, которое может переходить на дорсальную сторону левого комплекса. Сверху вентральный фалломер резко отграничен от левого карманом **lve**. В составе самого левого фалломера имеется 1 или 2 кармана. Центральный карман (**pne**) является наиболее дорсальным из всех карманов левого комплекса. Он открывается направо и назад. В карман впадает проток придаточной железы **phg**. Вдоль задней стенки кармана **pne** пролегает бороздка центрального кармана **ige**. Слева внизу на левом фалломере у многих таксонов имеется карман **lde**. Края левого фалломера обозначены левой (**lpa**), задней (**rpa**), правой (**pba**), а также надкарманной (**dpa**) и мезальной (**mea**) складками, вместо которых может быть одна складка **dpa/mea**, ограничивающая отверстие кармана **pne** сверху. Картина взаимного расположения всех перечисленных складок достаточно сложна. Складка **rpa** несет апикальный вырост **raa**, обычно наиболее крупный вырост левого фалломера, однако у ряда таксонов он редуцирован (Рисунок 4, С). Складка **pba** идет вдоль правой границы левого фалломера и обычно несет основные правые выросты левого фалломера, которые перечисляются ниже. Левый комплекс несет склериты **L1**, **L2** и **L4**, а у *Metallicidae* – также **L5**. Склериты **L1** и **L2** находятся целиком в пределах левого фалломера, тогда как **L4** лежит на вентральной и дорсальной стенке вентрального фалломера и на дорсальной стенке левого фалломера. **L1** и **L4** могут подразделяться на дочерние склериты. В частности, склерит **L4** может подразделяться на вентральный **L4A** и дорсальный **L4B**. Нами выделено 8 типов их сочленения.

Справа левый комплекс вкладывается в «выемку» – центральную инвагинацию **cbe**, создаваемую дорсальными и вентральными частями правого фалломера. Передний сгиб вентральной стенки правого фалломера образует переднюю бороздку **age** (Рисунок 4, D). Дно бороздки со стороны полости гениталий может нести один или несколько килей. В левой части оно может вырастать в пластинчатый вырост **ane**. Вентральная стенка бороздки **age** переходит в дорсальную стенку генитальной пластинки, а дорсальная – вентро-дорсально загибается в левой

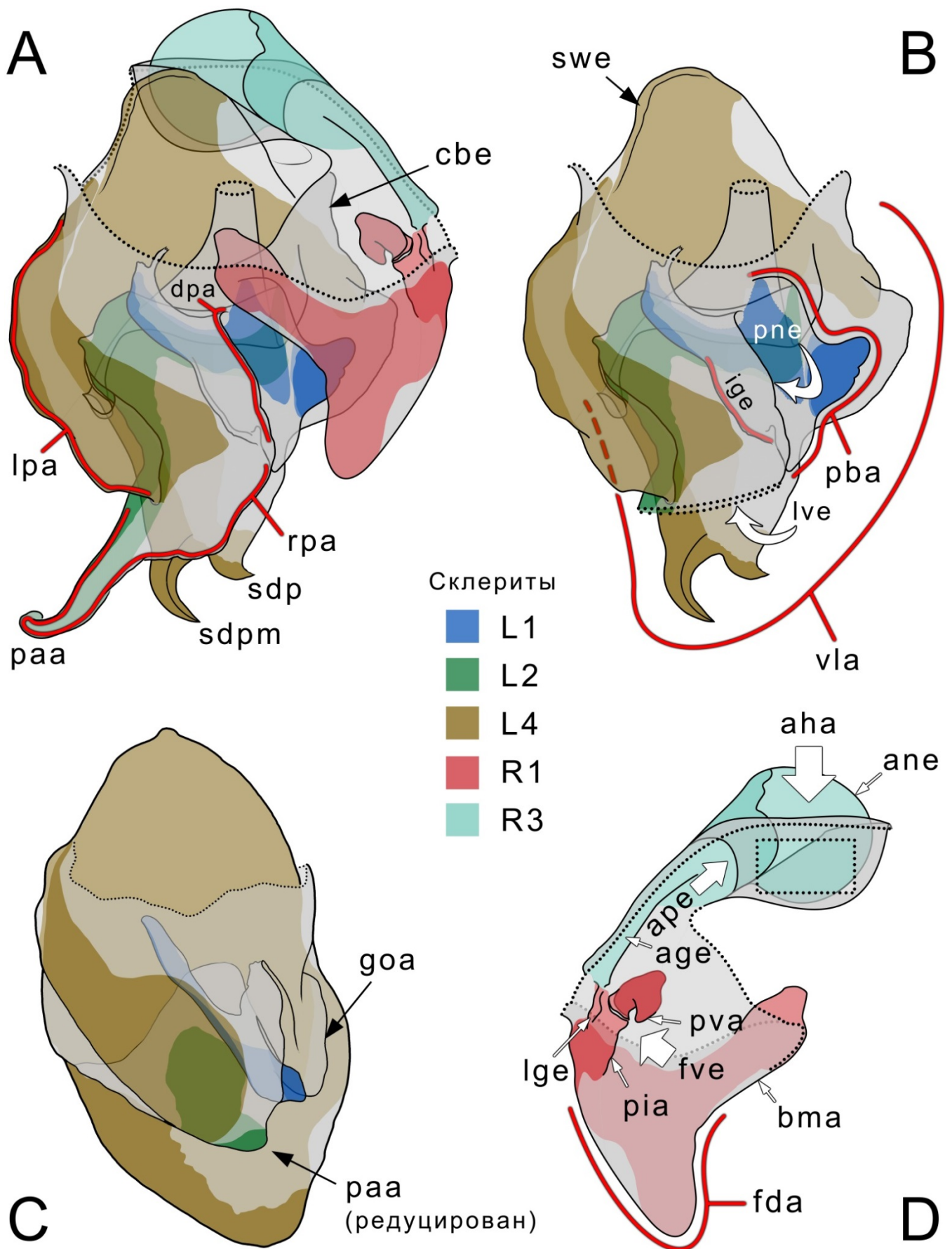


Рисунок 4. **A**, *Dracomantis mirofraternus*, гениталии. **B**, *D. mirofraternus*, левый комплекс. **C**, *Parapsychomantis vietnamensis*, левый комплекс. **D**, *D. mirofraternus*, правый фалломер. Названия элементов поясняются в тексте.

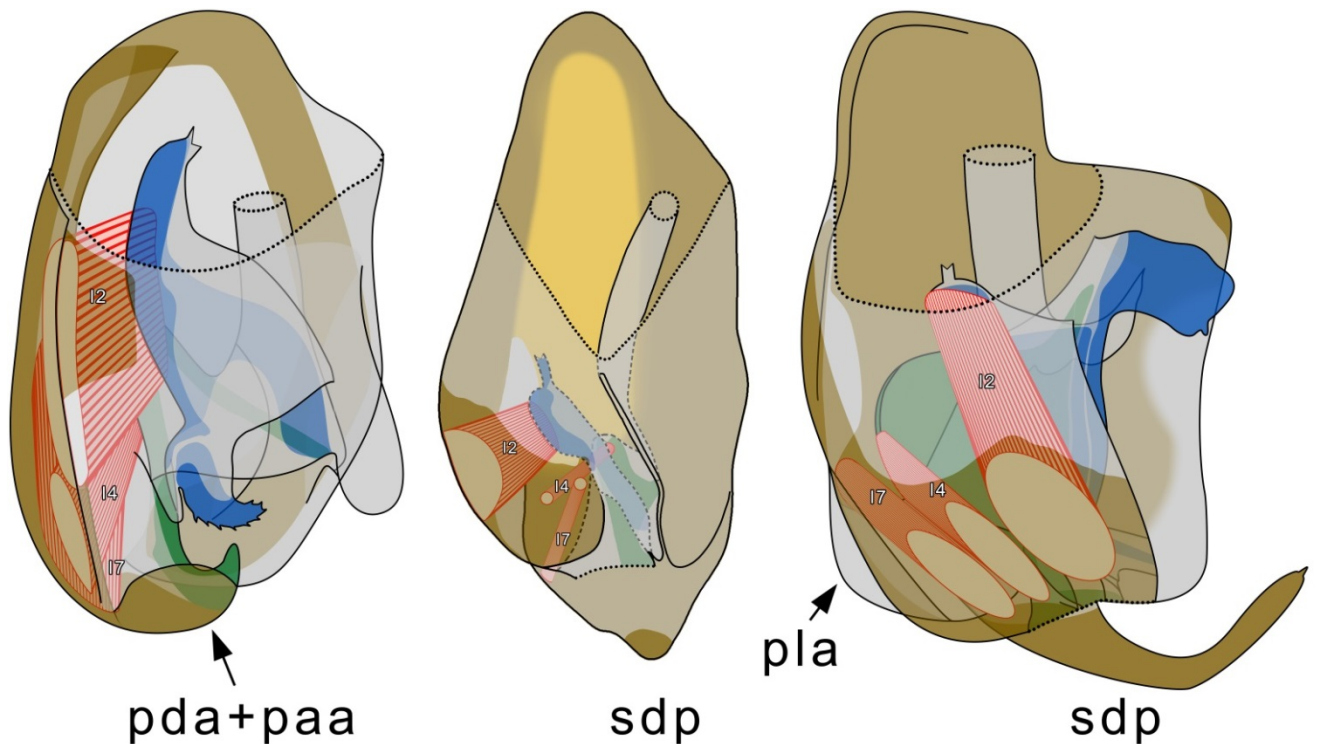


Рисунок 5. Мускулатура левого комплекса, мышцы 12, 14, 17, слева направо: *Mantoida schraderi*, *Chaeteessa* sp., *Sphodromantis* sp. Вырост **paа** у двух последних не показан. Названия элементов поясняются в тексте.

своей части, образуя складку **vma**. В семействах Mantidae, Hymenopodidae и Galinthiidae **vma** является не просто сгибом, а передней стенкой открывающегося назад кармана **aha**. Это небольшая полость, в которую вкладывается задняя дистальная часть аподемы **ane**. В семействах Galinthiidae и Mantidae имеет место дальнейшее усложнение строения этого участка, на вентральной стенке которого находится открывающийся вправо карман **ape**.

Правее складки **vma** вентральная стенка правого фалломера образует еще несколько складок. Передней из них является вентральный зубец **pva**. Предыдущие авторы полагали **pva** выростом, но, в действительности это достаточно протяженная складка. Справа **pva** может бесшовно переходить в вентральную пластинку **pia** либо быть отделена от нее поперечной бороздкой **mge**. Вентральная пластинка **pia** также является складкой, если сохранять максимальную преемственность названия с существующими описаниями. Спереди назад, складка **pva** несет выросты **bpva**, **mpva**, **apva** (присутствует всегда) и (у некоторых Eremiaphiloidea) **lpva**. Складка **pia** несет выросты **bpia**, **mpia** и **apia**. Наиболее же заметным элементом правого фалломера является его главная лопасть **fda**. На вентральной её стенке, дорсальнее складок **pia** и **pva**, располагаются карманы **fve** и (у некоторых Rivetiniidae) **rve**. Вдоль передней части левого края лопасти **fda** мы выделили складку **bma**, которая может нести вырост **maa**. Вершина же **fda** может нести выросты **rma** и **rla**. Правый фалломер несет от 2 до 3 склеритов: задний **R1**, передний **R3** и дорсальный **R6** (у Liturgusidae). Склерит **R1** может подразделяться на дочерние склериты.

Мускулатура фалломеров состоит из 21-22 мышц: 8-9 в левом комплексе, 4 в правом фалломере и 9, соединяющих фалломеры друг с другом и с генитальной пластинкой.

2.5. Замечания к гомологизации некоторых элементов левого комплекса. В литературе существуют противоречивые мнения о гомологии выростов левого комплекса, высказанные К.-Д. Классом (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017) и Шварцем и Руа (Schwarz, Roy, 2019). Так, одни и те же дистальные выросты вентрального фалломера идентифицируются как

первичный вырост **pda** и специфический для Artimantodea **pla**, либо как вторичный вырост **sdp** и первичный вырост **pda**, соответственно. Гомологизация крайне разнообразных по морфологии правых выростов левого фалломера также отличается у этих авторов.

Из сравнения мускулатуры гениталий базального вида *Mantoida schraderei* и продвинутого *Sphodromantis* sp. следует, что ход мышц **12**, **14**, **16b** и **17** диагностирует области, непосредственно связанные со «спорными» дистальными выростами и регионами склерита **L4** (Рисунок 5). Мы дополнительно изучили мускулатуру левого комплекса у представителей 8 семейств. Гомологизация правых выростов опиралась на их пространственное расположение (упущенное авторами, применявшими традиционную методику препарирования) и на характер склеротизации. В результате установлено, что вырост **pda** (в составе выроста **pda+pa**) является плезиоморфией семейства Mantoididae и не встречается у других семейств, которые, в свою очередь, характеризуются апоморфными дистальными выростами **pla**, **bla**, **sdp**, **sdpm**, **tda**, **pma** и **lma**. На правом крае левого фалломера нами было выделено 13 типов выростов, которые смешивались предыдущими авторами. Для всех выростов предложены трансформационные ряды.

ГЛАВА 3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦОВ MANTODEA

3.1. Материал и методы. Для прояснения взаимодействия гениталий самца и самки Mantodea мы объединили микротомографию зафиксированной *in copula* пары *Mantis religiosa* с анализом видеозаписей копуляций широкого спектра видов, сделанных заводчиками богомоллов и макрофотографами. Копулирующая пара была зафиксирована в 96% этаноле, с последующей подготовкой и сканированием по описанной выше методике. Стекло копулирующей пары было вручную сегментировано в VAST Lite, обработка 3D модели производилась в Blender. Поиск видеозаписей копуляций богомоллов осуществлялся в сети Интернет. Были отобраны видеозаписи, где гениталии самца и/или самки четко видны до и во время копуляции.

3.2. Результаты микротомографического исследования. Во время копуляции сегменты брюшка самца с 5-го по 10-й изгибаются на 180°, а самые последние сегменты дополнительно поворачиваются на 90° против часовой стрелки вокруг оси тела самца. Конформация гениталий самца радикально изменяется по сравнению с их положением в состоянии покоя (Рисунок 6). Генитальная пластинка самца проникает между генитальной пластинкой самки, с одной стороны, и створками **gp8** и **gl9**, с другой, и изолирует их друг от друга. Складки **pia** и **pva** действуют совместно как зажим, плотно обхватывая узкую область правого гоноплака **gl9** снизу. Это единственная точка жесткой фиксации гениталий самца и самки во время копуляции. Левый комплекс проникает глубоко в генитальную камеру, занимая горизонтальное по отношению к самке положение. Вырост **afa** направлен вперед и своим острым краем касается сперматекального бугорка. Генитальная папилла **goa** сильно разбухает в расширение просвета между левой и правой гонапофизами **gp8**, далеко от отверстия канала сперматеки. Сперматофор не был обнаружен.

3.3. Результаты анализа видеозаписей. Было обнаружено 20 видеозаписей, которые подходят под обозначенные критерии. На них запечатлены копуляции представителей 6 семейств и 16 родов. Первое по времени изменение генитальной конформации происходит во время S-образного изгиба брюшка, которым самец осуществляет поиск генитальной области самки. Правый фалломер поднимается относительно остальных, затем левый, а иногда и вентральный фалломеры сильно выдвигаются вперед. Вырост **pa** играет ключевую роль: он «нащупывает» левый край генитальной пластинки самки и оттягивается её вниз, открывая генитальную камеру для проникновения других структур. Изолирующая роль генитальной пластинки у ряда видов подтверждается и на видеозаписях.

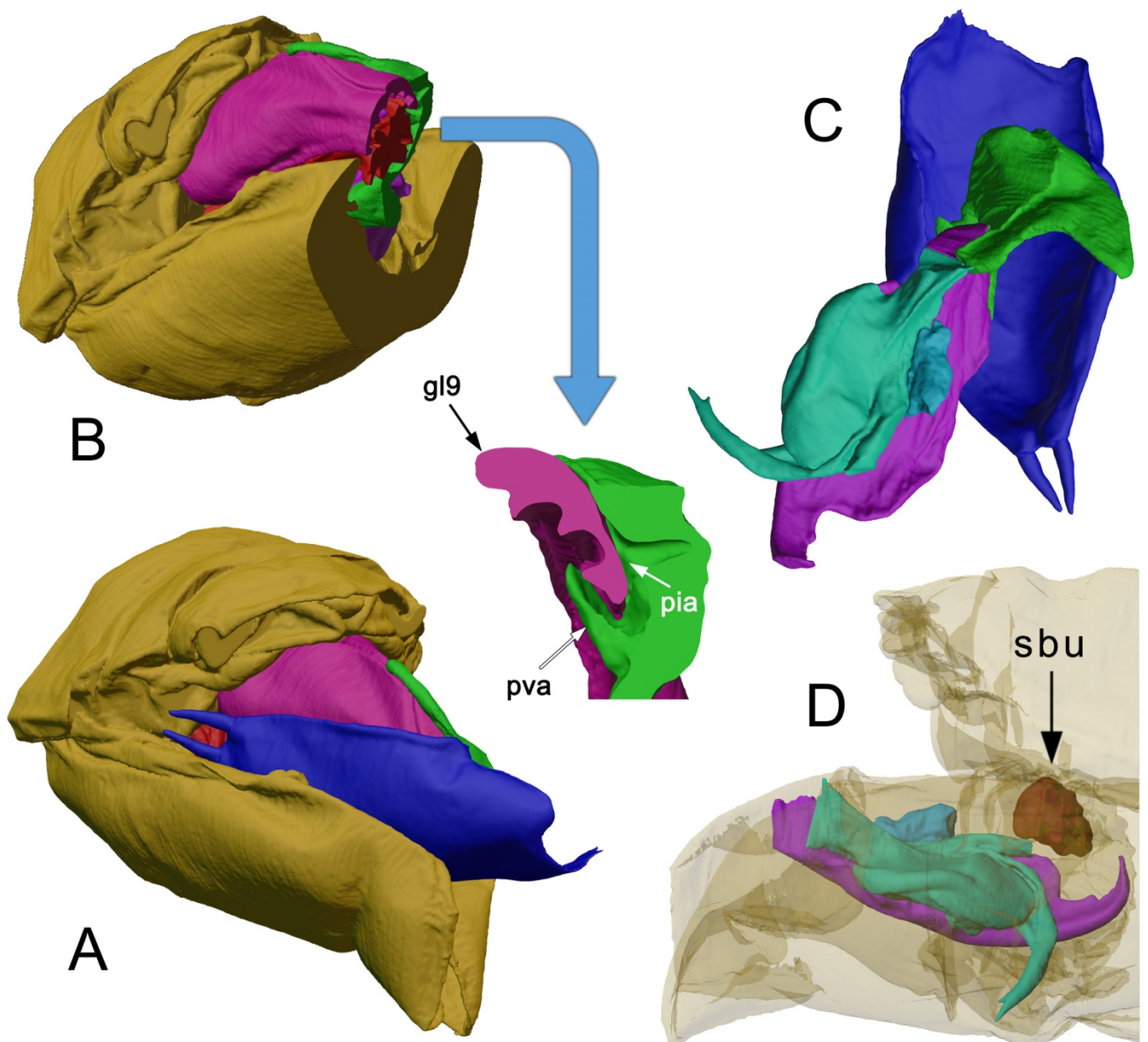


Рисунок 6. Взаимодействие гениталий самца и самки *Mantis religiosa* при копуляции, трехмерная модель по данным томографии. **A**, общий вид (части тела самца, кроме полового аппарата, не показаны). **B**, генитальная пластинка самца не показана, поперечный срез. **C**, фиксация гоноплака складками **pia** и **pva**. **D**, положение левого комплекса внутри генитальной камеры, **sbu** – сперматекальный бугорок, **gl9** – правый гоноплак, краткие названия остальных элементов поясняются в тексте. Цвета как на Рисунке 3, плюс желтый, розовый и красный – тело самки.

Найденные видеозаписи позволяют прояснить вопрос кооперации самок, предполагавшейся некоторыми авторами. Пять видеозаписей продемонстрировали попытки самки блокировать копуляцию раздуванием брюшка и прижиманием его к крыльям. По меньшей мере, в одном случае эти защитные меры обернулись неудачей – самцу удалось насильно вскрыть генитальную камеру самки с помощью выроста **pa** и завершить копуляцию. На других видеозаписях самка продемонстрировала кооперацию, самостоятельно открыв генитальную камеру.

Одна из видеозаписей впервые запечатлела копуляцию базального рода *Metallyticus*, которая проходит резко отличным от прочих богомолов образом. Самец нагло приближается к

самке, чего ранее не наблюдалось даже у видов, где отсутствует половой каннибализм. После того, как закоривание, по-видимому, достигнуто, самец поворачивается на 180°, и пара принимает позу «конец-к-концу». В целом процесс очень похож на копуляцию некоторых тараканов семейства *Blaberidae*.

3.4. Сравнение полученных и литературных данных. Проведено сравнение наших данных с данными литературы (Holwell, Herberstein, 2010; Holwell et al., 2015; Hashimoto et al., 2016), в свете этого критически оценены выдвинутые Хасимото и коллегами гипотезы.

3.5. Структура копуляции и функции элементов полового аппарата. Обсуждаются функции каждого основного элемента. Видеозаписи вкуче с литературными данными и нашими собственными наблюдениями показывают, что копуляция богомоллов может быть естественным образом разделена на три фазы: вскрытие, закоривание и депонирование. В фазе вскрытия забравшийся на самку самец изгибает конец брюшка в форме буквы S, а центральным её событием является открытие генитальной камеры самки, без которого копуляция произойти не может. Оно осуществляется либо самцом с помощью выроста **раа**, либо самой самкой. Важно отметить, что самки родов с существенно (*Eremiaphila*) или полностью редуцированным **раа** (*Sibylla*, *Phyllocrania*, *Creobroter*, *Hymenopus*, *Ephestiasula*, *Otomantis*) демонстрируют на изученных видеозаписях наиболее выраженную кооперацию. Таким образом, возможно частичное предсказание копулятивного поведения вида по морфологии его гениталий. Во время второй фазы, закоривания, захватывается яйцеклад, что обеспечивается исключительно зажимом **риа-рва**. Функции большинства других элементов остаются не до конца выясненными. Некоторые из них проникают до передней стенки генитальной камеры, другие сближаются со сперматекальным бугорком и, вероятно, участвуют в откладке сперматофора, которая происходит в третьей фазе, фазе депонирования. Относительно оси тела самки все элементы самца можно разделить на «функционально левые», «функционально правые» и те, что расположены под яйцекладом, «функционально вентральные». Роль функционально левых и правых органов, по-видимому, заключается именно во вскрытии генитальной камеры самки путем поднятия и изоляции яйцеклада от генитальной пластинки. В результате, функционально вентральные органы получают свободу передвижения внутри генитальной камеры. Предположение Дженсен и коллег (Jensen et al., 2009) о травмирующей функции гениталий самца нами отвергнуто.

3.6. Сравнение функциональной морфологии полового аппарата самцов богомоллов и тараканов. Сравнение с литературными данными показывает, что, хотя механизм вскрытия генитальной камеры и захвата яйцеклада у двух групп сходен, у тараканов он достигается за счет иных элементов, а именно выроста **hla** и элементов **рва** и **R2**, из которых у богомоллов отсутствуют **hla** и **R2**. При этом закрытая генитальная камера самки имелась уже у общих предков этих двух отрядов, о чем в том числе свидетельствует строение более базальных ископаемых таксонов (Hörnig et al., 2018; Li, 2019).

ГЛАВА 4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗА MANTODEA ПО ПРИЗНАКАМ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦОВ

4.1. Материал и методы. Выборка для нашего филогенетического анализа составила 143 таксона, что охватывает все 31 семейство и большинство подсемейств, выделяемых в современной системе. В свете полученных нами данных признаки генитальной пластинки были включены в набор признаков полового аппарата. Для построения кладограммы на основе признаков внешней морфологии (включая терминалии) использовался модифицированный набор признаков Виланда (Wieland, 2013), включающий 107 признаков. Также была построена кладограмма на основе

совокупности признаков полового аппарата и внешней морфологии. Анализ проводился методом максимальной парсимонии в программе TNT. Филогенетические деревья богомолов, построенные на основе анализа молекулярно-генетических данных, были взяты из работ с наибольшей выборкой таксонов и маркеров. Оценки пригодности использования признаков гениталий в филогенетике осуществлялись несколькими методами. Топологии деревьев, построенных на основе разных наборов данных, сравнивались напрямую между собой, чтобы обнаружить совпадающие и несовпадающие клады. Такие характеристики деревьев, как разрешение, индекс гомоплазии (Rescaled Consistency Index, RC) и индекс синапоморфии (Retention Index, RI) (Farris, 1989), являются косвенными индикаторами уровня филогенетического сигнала конкретного набора признаков. Чтобы выявить наименее подверженные параллелизмам признаки, были определены индексы гомоплазии и синапоморфии для каждого признака в отдельности. Для расчета индексов использовалась программа PAUP.

4.2. Описание признаков полового аппарата. Мы следовали Вэгеле (Wägele, 2005) и Серено (Sereno, 2007) в кодировании признаков как неоморфных либо трансформационных. Всего выделено 182 признака, включая 24 ордированных и 5 сложных. Подавляющее большинство из приведенных признаков строения полового аппарата самцов ранее не выделялось и не использовалось для филогенетического анализа.

4.3. Результаты. В результате анализа таксономической выборки на основе признаков гениталий получено 18 деревьев минимальной длины 1392 шага и строгое консенсусное дерево длиной в 1253 шага; на основе признаков внешней морфологии – 29 деревьев длиной 733 шага и консенсусное длиной 1016 шагов; совместный анализ признаков дал 18 деревьев длиной 2459 шагов и консенсусное дерево длиной 2378 шагов. Консенсус деревьев, построенных по признакам внешней морфологии, имеет слабое разрешение. Это указывает на сильную противоречивость индивидуальных деревьев, полученных в ходе анализа этого набора данных. Напротив, консенсус деревьев, полученных на основе анализа признаков полового аппарата, обладает хорошим разрешением. Статус монофилии семейств Mantodea на деревьях, построенных по разным наборам данных, обобщен в Таблице 1. Дерево, построенное по признакам полового аппарата, обнаруживает значительное согласие с деревьями, построенными по молекулярно-генетическим данным (Рисунок 7). В отличие от дерева, построенного по совокупности признаков, четко выделяются и совпадают по своему объему клады Amerimantodea и Cernomantodea. Эта разница говорит о том, что при совместном анализе общего сигнала признаков полового аппарата и признака наличия органа слуха не хватает, чтобы «перебить» шум, создаваемый прочими признаками внешней морфологии. Это служит дополнительным свидетельством, что большинство признаков, положенных в основу традиционных классификаций, в действительности малоприспособны для целей надвидовой систематики Mantodea. В то же время, результаты филогенетического анализа по признакам полового аппарата дают основания для придания ранга семейства трем группам (Pseudopogonogastrinae, *Macromantis+Cardioptera*, Tarachodinae) и понижения до ранга подсемейства двух ныне выделяемых семейств (Amelidae, Toxoderidae).

4.4. Пригодность признаков полового аппарата самцов для филогенетики и макросистематики Mantodea. Высокий уровень гомоплазии и низкий уровень синапоморфности признаков внешней морфологии свидетельствует об их слабой пригодности для использования в надвидовой систематике Mantodea. Напротив, признаки полового аппарата гораздо более информативны. Максимальные индексы RC и RI среди признаков гениталий (помимо аутапоморфий отдельных терминальных ветвей) имеют признаки наличия различных выростов (за исключением выростов **sdp** и **sdpm**), наличия сочленений склеритов и типа их морфологии. Эти признаки и следует полагать наиболее надежными для целей макросистематики Mantodea.

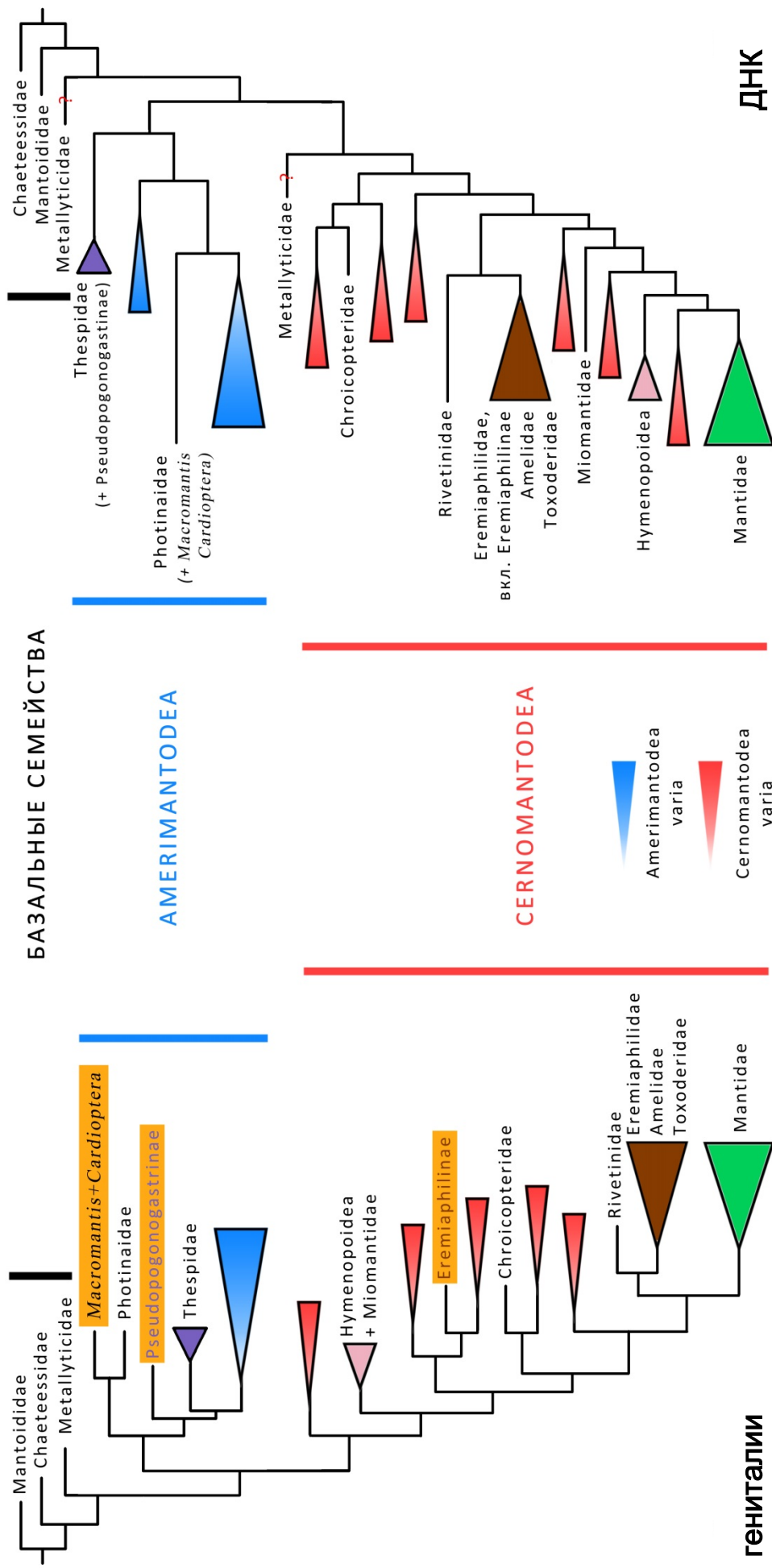


Рисунок 7. Сравнение обобщенных филогенетических деревьев, построенных по признакам полового аппарата (слева) и молекулярным данным (справа; гл. обр. Svenson, Whiting, 2009). Оранжевым выделены группы, заслуживающие, на наш взгляд, возведения в ранг семейства.

ГЛАВА 5. НЕКОТОРЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦОВ MANTODEA

5.1. Методы. Для определения возможных тенденций в эволюции полового аппарата самцов богомоллов мы использовали дерево, построенное по признакам гениталий, но проследили эволюцию признаков и на альтернативных топологиях. Наши основные выводы подтвердились и на этих деревьях. Помимо гомологичных признаков, мы реконструировали предковые состояния 15 качественных признаков: тип асимметрии гениталий, число выростов в различных областях, степень развития выроста **paa** и т.д. Эти признаки характеризуют общую сложность строения или являются потенциальными индикаторами функциональных адаптаций. Реконструкция эволюции признаков осуществлялась в Mesquite методом максимальной парсимонии.

5.2. Результаты. Эволюция морфологии полового аппарата Mantodea ясно демонстрирует общую тенденцию усложнения от базальных групп к апикальным. На раннем этапе произошла наиболее сильная перестройка (Рисунок 8, А), которой на нашей кладограмме соответствует ветвь, ведущая от Mantoididae к остальным богомолам. Первый этап перестройки состоит в переходе левой ветви склерита **L4** на дорсальную стенку левого комплекса, образовании единой обширной дорсальной склеротизации посредством слияния регионов **L4l** и **L4d**, редукции выроста **pda**, увеличении лопасти **vla** и появлении на ней выроста **sdp**, а также разрастании влево апикальной части правой ветви склерита **L4** с образованием региона **L4π**. Непосредственно следующий этап – это возникновение сочленения **L4A-L4B** и появление лопасти **pla** после дивергенции Chaeteessidae и остальных богомоллов. Данная перестройка имеет интересные функциональные последствия, если предположить, что у Mantoididae и общего предка современных богомоллов копуляция требует вскрытия генитальной камеры самки с помощью выроста **pda+paa**. У этого выроста сильно ограничена способность двигаться независимо от вентрального фалломера, так как регион **L4l** доходит до этого выроста от переднего края фалломера. Это означает, что вскрытие генитальной камеры самки у наиболее базальных богомоллов, вероятнее всего, сопровождается движением всего левого комплекса. Уже у Chaeteessidae эта связь выроста **paa** и вентрального фалломера сильно ослабевает. Одновременное появление мощной объединенной дорсальной склеротизации, и сокращение мышц, связывающих эту склеротизацию и склериты **L2** и **L4**, дает выросту **paa** гораздо большую свободу движения. Еще сильнее свобода движения гениталий возрастает после разделения склерита **L4** надвое и возникновения сочленения между его частями, благодаря чему левый фалломер и лопасть **vla** вентрального фалломера могут двигаться независимо друг от друга. Дальнейшая эволюция сочленения **L4A-L4B** способствует повышению подвижности левого фалломера относительно вентрального. Этот вектор развития приводит к появлению таких экзотических вариантов строения, как «шарнирное» сочленение у семейства Chroicopteridae – группы, где склериты гениталий отличаются значительной толщиной и занимаемой площадью. В этой кладе склерит **L4B** узким, крючковидным основанием «вкладывается» в глубокую ямку на вентральной поверхности склерита **L4A**. В свою очередь, возможность левого и вентрального фалломера двигаться независимо друг от друга создает предпосылки для появления на лопасти **vla** выростов, имеющих иную, отличную от выроста **paa** функцию.

Таким образом, мы можем предложить следующее объяснение, исходя из имеющихся данных. Глубокая модификация левого комплекса при переходе от уровня организации, характерного для Mantoididae, к уровню более продвинутых богомоллов, вероятно, была связана с процессом независимой специализации левого и вентрального фалломеров. Движущими силами этой специализации были, с одной стороны, функция выроста **paa** в фазе вскрытия и адаптивное

семейство	G	M	G+M	Y&S	S&W	L	R&S	S&R
Mantoididae	Yellow	Yellow	Yellow	Green	Green	Green	Green	Green
Chaeteessidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Metallyticidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Thespidae	Yellow	Red	Red	Green	Green	Green	Green	Green
Angelidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Coptopterygidae	Green	Red	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Liturgusidae	Green	Red	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Photinaidae	Green	Red	Yellow	Green	Green	Green	Green	Green
Acanthopidae	Green	Yellow	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Stenophyllidae	Green	Green	Green	Grey	Grey	Green	Green	Grey
Acontistidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Chroicopteridae	Green	Red	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Leptomantellidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Green
Amorphoscelidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Nanomantidae	Red	Red	Red	Red	Green	Red	Grey	Yellow
Gonypetidae	Red	Red	Red	Red	Green	Red	Grey	Green
Majangidae	Green	Green	Green	Grey	Grey	Grey	Grey	Grey
Epaphroditidae	Green	Yellow	Green	Grey	Grey	Grey	Grey	Green
Haanidae	Red	Red	Red	Green	Green	Green	Grey	Red
Rivetinidae	Yellow	Red	Yellow	Yellow	Green	Red	Grey	Red
Amelidae	Green	Red	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Eremiaphilidae	Red	Red	Red	Red	Yellow	Yellow	Grey	Yellow
Toxoderidae	Red	Red	Red	Red	Red	Red	Grey	Red
Hoplocoryphidae	Green	Green	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Miomantidae	Green	Red	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Galinthiadidae	Red	Red	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Empusidae	Red	Green	Green	Green	Green	Green	Grey	Green
Hymenopodidae	Red	Red	Red	Green	Green	Red	Grey	Green
Dactylopterygidae	Green	Red	Red	Green	Green	Green	Grey	Green
Deroplatyidae	Red	Red	Red	Green	Yellow	Yellow	Grey	Red
Mantidae	Red	Red	Red	Green	Green	Green	Grey	Green

Таблица 1. Статус семейств Mantodea в филогенетических анализах по разным наборам данных. G – половой аппарат, M – внешняя морфология, Y&S, S&W, L, R&S, S&R – молекулярно-филогенетические исследования. Красный – полифилия, желтый – парафилия, зеленый – голофилия, серый – не включено.

преимущество большей свободы его движения, а, с другой, отбор на независимое от левого фалломера движение лопасти **vla**, появление на ней выростов и иные признаки, которые могут быть связаны с морфологией сперматофоров.

Правый фалломер, включая комплекс **pia-pva**, остается весьма консервативным, что неудивительно, учитывая выполняемую им критически важную функцию удержания самки во время спаривания. То, что комплекс является единственным специализированным органом

прикрепления к самке, позволяет самцу, по крайней мере, в теории быстро прервать копуляцию и отсоединиться до начала фазы депонирования. Однако, существование всего лишь одной точки фиксации гениталий прямо противоречит предположению о максимально надежном заякоривании самца при наличии каннибализма в полиандрической брачной системе.

Как и левый комплекс в целом, область вокруг отверстия кармана **pne** демонстрирует на дереве усложнение от базальных таксонов к апикальным. В апикальной части дерева особенно часто меняется схема склеротизации складки **pba**: склериты **L1** и **L2** занимают эту складку в различных комбинациях, что, с одной стороны, является свидетельством их высокой локальной лабильности, а с другой – активного действия отбора на эту область. На складках, окружающих выход из кармана **pne**, почти всегда есть склеротизованный вырост, который часто сопровождается мембранозным. Как склеротизованные, так и мембранозные выросты возникали неоднократно несколько раз (Рисунок 8, В). Основной склеротизованный вырост (**ssa** или **afa**) возникал дважды, передний склеротизованный вырост возникал от 11 до 14 раз, в зависимости от выбранного метода картирования признака на дереве. Иными словами, можно говорить об определенном давлении отбора, направленном на возникновение жесткого выроста не только вблизи заднего, но и вблизи переднего края отверстия кармана **pne**. Мембранозные выросты возникали или ре-эволюционировали от 6 до 11 раз. Учитывая, что к выростам левого комплекса не подходят мышцы, и склеротизованный и мембранозный выросты около отверстия **pne** не могут двигаться независимо друг от друга, представляется в высшей степени интересным фактор отбора, раз за разом приводящий к утрате, а затем возникновению вновь их одновременного присутствия, в том числе и на иной морфологической основе. Как и другие атрибуты сложного строения гениталий, это сочетание склеротизованного и мембранозного выростов наиболее распространено в продвинутых группах на дереве. Сам карман **pne**, как и диаметр входа в него, по нашим наблюдениям, сужается от базальных клад к апикальным.

У некоторых групп Mantodea, включая семейство Mantidae, генитальная пластинка в положении покоя простирается далеко за вершины фалломеров. Она также может сильно сужаться к вершине. Увеличенная длина и апикальное сужение могут облегчить проникновение генитальной пластинки самца между стенкой генитальной пластинки самки и яйцекладом, а также уменьшить вероятность произвольного закрытия самкой генитальной камеры, если самец совершил оплошность во время копуляции. Что касается различных образований на генитальной пластинке, то они возникают редко. Эти структуры являются локальными апоморфиями нескольких небольших терминальных клад. То же самое можно сказать и про редукцию стилусов, которая появляется на кладограмме 4 раза.

Поскольку вырост **раа** необходим самцу для открытия генитальной камеры самки, а самка не всегда рецептивна в начале копуляции, можно предположить следующие направления отбора, связанные с процессом копуляции у богомолов. Во-первых, как видно на изученных нами видеозаписях, самка может изгибать и одновременно раздувать брюшко, прижимая его вершину к крыльям снизу. Для самца это усложняет поиск места прикрепления выроста **раа** и требует приложить большее усилие для оттягивания генитальной пластинки вниз. Очевидно, что такая форма сопротивления будет возможна лишь в том случае, если крылья самки достаточно длинные. В свете имеющихся данных (Hideg, 1995; Hurd, 1999; Berg et al., 2011; Christensen, Brown, 2018), что полнокрылость самок таких родов, как *Mantis* и *Tenodera*, не способствует мобильности самок, можно выдвинуть гипотезу, что в данном случае длинные крылья являются результатом положительного отбора не на расселение вида, а на сохранение за самками контроля над инициацией копуляции.

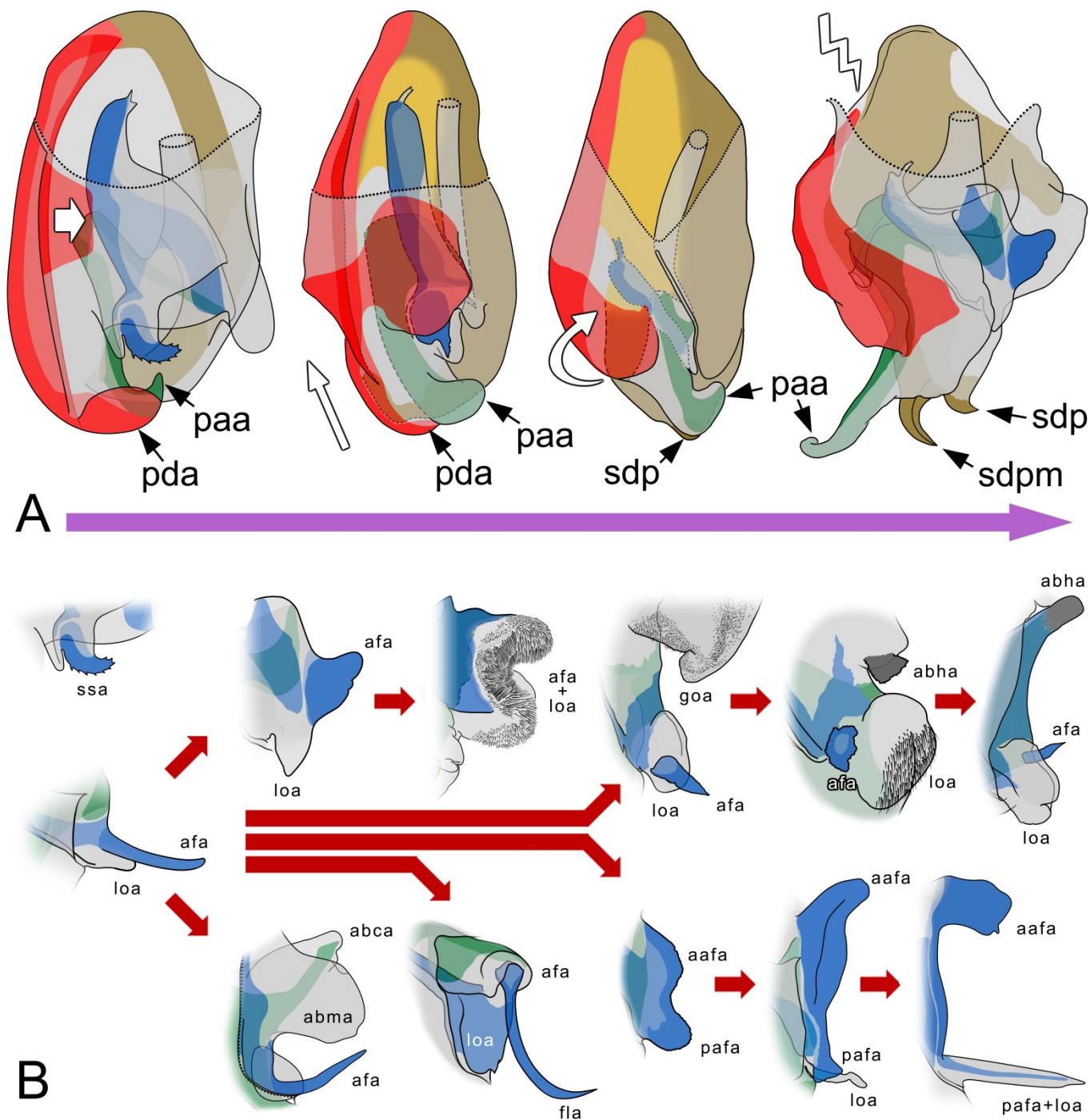


Рисунок 8. **А,** схема эволюции левого комплекса. **В,** основные пути эволюции выростов складки **rba** левого фалломера. Названия элементов поясняются в тексте.

Во-вторых, отбор может быть также направлен на способность самцов преодолевать сопротивление самки и принуждать ее к спариванию. У видов с длинным выростом **paa** последний демонстрирует разнообразные адаптации. У подавляющего большинства Mantodea вершина **paa** имеет крючковидную форму, которая является плезиоморфной для богомолов. Однако существуют таксоны и с иной формой вершины (например, раздвоенной). На нашей кладограмме имеется от четырех до пяти независимых случаев появления нетипичной морфологии вершины **paa**. Как было продемонстрировано, самец действительно может форсировать вскрытие, несмотря на все попытки сопротивления со стороны самки.

Наконец, третьим направлением отбора могут быть специфические методы ухаживания за самкой с целью повысить её рецептивность. Прикосновения к брюшку самки церками и гениталиями может само по себе инициировать кооперацию, поскольку поверхность и/или края генитальной пластинки самки часто волосистые. Сигналы от такой стимуляции могут пойти в обход передних ганглиев, и ответ будет контролироваться только последним брюшным ганглием. Другим способом ухаживания является постукивание, наблюдаемое на видеозаписях. Самец может быстро и многократно постукивать самку антеннами (*Rhombodera*, *Stagmomantis*), передними ногами (*Pseudoharpax*, *Hymenopus*) или и теми, и другими (*Omomantis*). В этом случае самка, очевидно, должна быть в целом осведомлена о присутствии самца и его намерениях, чтобы допустить спаривание. Еще более «удаленным» от физической области полового конфликта является прекопулятивный ритуал ухаживания. Видеозаписи, на которых самки демонстрировали наиболее выраженную кооперацию, объединяют роды, имеющие существенно (*Eremiaphila*) или полностью редуцированный вырост **раа** (*Sibylla*, *Phyllocrania*, *Creobroter*, *Hymenopus*, *Ephestiasula*, *Otomantis*). У таких богомолков копуляция физически невозможна без согласия самки. При этом на нашей кладограмме наблюдается три независимых случая частичной редукции **раа** и два случая полной. Хотя демонстрации в процессе ухаживания наблюдались разными авторами у видов как с выростом **раа**, так и без, они особенно выражены у вторых (Govorov, 2019). Возможность причинно-следственной связи между интенсивностью ухаживания и добровольным открытием самкой генитальной камеры представляет большой интерес. Многократное независимое появление у богомолков брачной системы с обязательной кооперацией самки крайне необычно с точки зрения теории полового конфликта, поскольку эта теория предполагает «гонку вооружений» между самцов и самкой. Также следует отметить случай повторного развития **раа** (с полностью редуцированного до частично редуцированного состояния) в роде *Astyliasula*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной целью нашего исследования было комплексное сравнительно-морфологическое исследование полового аппарата самцов богомолков, выяснение функций его частей, определение пригодности использования его признаков в надвидовой систематике отряда и выявление возможных трендов в его эволюции. Для этого мы задействовали методы классической морфологии насекомых, рентгеновской микротомографии, «citizen science» и филогенетики. До сих пор отсутствовали работы, в которых реализовывался бы столь комплексный подход к изучению полового аппарата самцов Mantodea. Между тем именно комбинация перечисленных методов позволила нам не только подробно изучить морфологию гениталий богомолков, но и поместить это знание в функциональный, таксономический и эволюционный контекст.

Использование нетрадиционной методики препарирования гениталий позволило выявить значительно больше структур, чем было известно ранее, надежно установить гомологию новых и известных структур, а метод микротомографии позволил неdestructивным способом изучить их мускулатуру и взаимодействие гениталий самца и самки при спаривании. В результате было резко увеличено число признаков, основанных на гомологии структур, и показано, что в надвидовой систематике Mantodea они могут применяться гораздо успешнее, чем представлялось ранее. Это позволяет критически взглянуть, в том числе, и на недавнюю систему отряда и следующий из нее эволюционный сценарий. Можно надеяться, что подход к препарированию, использованный в нашем исследовании, будет распространен и на самок и станет стандартом в работе с отрядом.

Предложенная нами усовершенствованная терминология полового аппарата самцов Mantodea позволяет значительно повысить точность и однозначность морфологических описаний представителей отряда, и, как мы надеемся, найдет широкое применение в работах по группе. Тем

не менее, она все еще не исчерпывает полное разнообразие структур гениталий самцов богомолов. В дальнейшем мы планируем расширить и углубить нашу терминологию, исследовав как можно больше таксонов, а также уточнить систематику отряда на основе большей выборки.

Имеющиеся данные о функциональной морфологии полового аппарата Mantodea отражают лишь начало исследований в этом направлении. Богомолы остаются очень интересной группой для изучения функциональной морфологии гениталий и полового отбора. Будущие исследования должны зафиксировать положение каждого генитального элемента на каждой фазе. Многие тенденции в эволюции морфологии гениталий самцов, в том числе левого комплекса в целом, зажима **ria-pva**, морфологии выроста **раа**, можно объяснить, исходя из уже известной функции соответствующих элементов при копуляции. В то же время, назначение других выростов только предстоит выяснить.

Наконец, дальнейшие сравнительно-филогенетические исследования могут помочь ответить на ключевые вопросы об эволюции закрытости генитальной камеры, кооперации против принуждения и степени участия поведения ухаживания в антагонистической эволюции гениталий. Вопросы коэволюции гениталий самцов и самок в свете полученных нами данных об их взаимодействии в процессе копуляции представляют большой интерес. Однако подробное обсуждение этих вопросов выходит за рамки настоящей работы и станет предметом последующих исследований.

ВЫВОДЫ

1) Для описания морфологии полового аппарата и терминалий самцов Mantodea эффективен подход, выделяющий четыре категории структур – формативные элементы, склериты, мышцы и покровные элементы. Впервые описаны 68 элементов, а для 16 ранее известных были даны более точные определения. На основании сравнительно-морфологического исследования 278 видов, представляющих все семейства Mantodea, выделяемые в настоящее время, предложена усовершенствованная терминология элементов полового аппарата богомолов.

2) На основе изучения мускулатуры и расположения склеритов установлена гомология основных элементов гениталий. При этом выяснилось, что предыдущие авторы часто смешивали негомологичные структуры, к которым применяли одну и ту же терминологию.

3) Процесс копуляции богомолов делится на три этапа: вскрытие, заякоривание и депонирование. Первый этап заключается в открывании закрытой генитальной камеры самки, второй – в захвате яйцеклада самцом, третий – в откладке сперматофора.

4) Вырост **раа** левого фалломера может использоваться самцом для принудительного вскрытия генитальной камеры самки, что позволяет частично предсказывать тип полового поведения вида богомолов по морфологии гениталий самцов. Редуцированный вырост **раа** гарантирует, что кооперация самки является обязательным условием успешного спаривания.

5) Гениталии самца и самки богомолов имеют только одну точку надежной фиксации во время копуляции. Это противоречит предположению, что отбор должен работать на максимально надежное заякоривание в полиандрической каннибалистической брачной системе.

6) Несмотря на то, что препятствие в виде закрытой генитальной камеры существовало до разделения богомолов и тараканов, в обоих отрядах возникли функционально сходные, но негомологичные средства его преодоления. Вскрытие генитальной камеры самки осуществляется с помощью выроста **раа** у Mantodea, но выроста **hla** у Blattodea, а яйцеклад захватывается зажимом **ria-pva** у Mantodea, но зажимом **R2-pva** у Blattodea.

7) Выделено 182 признака, характеризующих разнообразие строения полового аппарата самцов богомоллов. Большинство из них использованы для филогенетического анализа группы впервые. Благодаря высокой морфологической сложности своих состояний целый ряд признаков гениталий являются уникальными синапоморфиями определенных таксонов богомоллов. Показано, что признаки гениталий самцов информативнее признаков внешней морфологии для целей реконструкции филогении Mantodea.

8) Результаты филогенетического анализа Mantodea по признакам полового аппарата во многом совпали с результатами анализа молекулярно-генетических данных и подтвердили монофилию большинства выделяемых ныне семейств. В то же время есть основания для придания ранга семейства трем группам (*Pseudopogonogastrinae*, *Macromantis+Cardioptera*, *Tarachodinae*) и понижения до ранга подсемейства двух ныне выделяемых семейств (*Amelidae*, *Toxoderidae*).

9) Эволюция гениталий самцов богомоллов демонстрирует общую тенденцию к усложнению. Ранний этап эволюции сопровождался наиболее сильным изменением их морфологии. Вероятно, движущей силой этого было давление отбора на независимое движение левого и вентрального фалломеров в процессе копуляции и их дальнейшую специализацию к разным функциям.

10) Имело место многократное появление переднего склеротизованного выроста левого фалломера и возникновение сочетания склеротизованного и мембранозного выростов у выхода из кармана **рпе**, куда впадает проток прилежащей железы, участвующей в формировании сперматофора.

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 заведующего кафедрой энтомологии А.А. Полилова и профессора С.Ю. Чайку за постоянное внимание к моей работе, ряд полезных замечаний и советов. Я глубоко признателен кураторам коллекций А.В. Горохову и Л.Н. Анисюткину (Зоологический институт РАН (ЗИН), Санкт-Петербург), А.Л. Озерову (Зоологический музей МГУ (ЗММУ), Москва), Бену Прайсу и Дмитрию Тельнову (Британский музей естественной истории (NHM), Лондон, Эстонский музей естественной истории (EMNH), Таллин), Аморе Спунер (Музей естественной истории Оксфордского университета (OUMNH), Оксфорд), Воутеру Деконинку и Ксавьеру Вермеершу (Королевский музей естественной истории (RBINS), Брюссель), Кристиану Шварцу (Музей естествознания Карлсруэ (SMNK), Карлсруэ), Роже Руа и Николя Мулину (Парижский музей естественной истории (MHNH), Париж), Гарольду Брюкнеру (Венский музей естественной истории (MNHW), Вена) за обеспечение возможности работы с музейным фондом, а также всем коллегам, которые помогли со сбором материала для исследования или предоставили его из собственных сборов. Автор благодарит Р.А. Ракитова (Палеонтологический институт РАН) за всестороннюю помощь в освоении рентгеновского микротомографа, а также всех друзей и коллег за моральную поддержку.

Наконец, я хочу выразить особую признательность своей семье, которая помогала и поддерживала меня в течение всей работы.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI

1. **Shcherbakov, E. O.** New data on the genera *Euchomenella* and *Tagalomantis* (Dictyoptera: Mantidae: Angelinae) // *Zoosystematica Rossica*. 2012. V. 21(2). P. 270–278. SJR: 0.481; РИНЦ: 0.942. 1,0 усл. печ. л.
2. **Щербakov, Е.О.**, Савицкий, В.Ю. Новые данные по фауне, таксономии и экологии богомолов (Dictyoptera, Mantodea) России // *Зоологический журнал*. 2015. Т. 94(1). С. 37–55. JCR IF: 0.253; SJR: 0.162; РИНЦ: 0.558 [Английский перевод: **Shcherbakov E.O.**, Savitsky V.Yu. New data on the fauna, taxonomy and ecology of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea) from Russia // *Entomological Review*. 2015. V. 95. P. 181–199. SJR: 0.346] 1,3/2,2 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.
3. **Shcherbakov, E. O.**, Ehrmann, R., Borer, M. Revision of the genus *Heliomantis* Giglio-Tos 1915 (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae) // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2016. V. 52(3). P. 135–149. JCR IF: 0.9; SJR: 0.523. 1,2/1,7 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.
4. Stiewe, M.B., **Shcherbakov, E.** Revision of the genera *Nemotha* Wood-Mason, 1884 and *Tricondylomimus* Chopard, 1930 stat. rev., with description of a new species (Dictyoptera: Mantodea) // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2017. V. 53(3). P. 175–196. JCR IF: 0.9; SJR: 0.523. 1,2/2,5 усл. печ. л.: сбор и обработка данных, текст.
5. Schwarz, C.J., **Shcherbakov, E.** Revision of Hestiasulini Giglio-Tos, 1915 stat. rev. (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae) of Borneo, with description of new taxa and comments on the taxonomy of the tribe // *Zootaxa*. 2017. V. 4291(2). P. 243–274. JCR IF: 1.091; SJR: 0.526. 1,8/3,7 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.
6. **Shcherbakov, E.**, Anisyutkin, L. Update on the praying mantises (Insecta: Mantodea) of South-East Vietnam // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2018. V. 54(2). P. 119–140. JCR IF: 0.9; SJR: 0.523. 1,5/2,5 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.
7. Schwarz, C.J., Ehrmann, R., **Shcherbakov, E.** A new genus and species of praying mantis (Insecta, Mantodea, Mantidae) from Indochina, with a key to Mantidae of South-East Asia // *Zootaxa*. 2018. V. 4472(3). P. 581–593. JCR IF: 1.091; SJR: 0.526. 0,9/1,5 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.
8. Vermeersch, X.H.C., Stiewe, M.B.D., **Shcherbakov, E.** A new genus of praying mantis, *Chlorocalis* n. gen., with two new species from the Greater Mekong region (Mantodea: Mantidae) // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2019. V. 55(2). P. 197–210. JCR IF: 0.9; SJR: 0.523. 0,8/1,6 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

9. **Shcherbakov, E. O.**, Vermeersch X.H.C. *Dracomantis mirofraternus* gen. et sp. n., a new genus and species of Hierodulinae (Mantodea: Mantidae) from Vietnam // Far Eastern Entomologist. 2020. V. 408. P. 1–12. SJR: 0.413; РИНЦ: 0.721. 1,1/1,4 усл. печ. л.: концепция, сбор и обработка данных, текст.

10. Unnahachote, T., **Shcherbakov, E.**, Pinkaew, N. First record of the genus *Arria* (Mantodea, Haaniidae, Arriini) from Thailand, with the description of a new species of moss-dwelling praying mantis // ZooKeys. 2021. V. 1028. P. 49–60. JCR IF: 1.3; SJR: 0.689. 0,5/1,4 усл. печ. л.: обработка данных, текст.

11. **Shcherbakov, E.** Functional morphology of the praying mantis male genitalia (Insecta: Mantodea) // Arthropod Structure & Development. 2023. V. 74. P. 101267. JCR IF: 2.0; SJR: 0.741. 1,7 усл. печ. л.

Статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в Перечень рецензируемых научных журналов ВАК

12. **Shcherbakov, E.O.** New genus and species of flower mantids (Insecta: Mantodea: Hymenopodidae) from Vietnam // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2017. V. 321(4). P. 411–424. РИНЦ: 0.616. 1,6 усл. печ. л.