

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**Щербаков Евгений Олегович**

**Сравнительная и функциональная морфология**

**полового аппарата самцов богомолов**

**(Insecta: Mantodea)**

Специальность 1.5.14 – Энтомология

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к.б.н. Савицкий Владимир Юрьевич

Москва – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	<b>4</b>
<b>ГЛАВА 1 Обзор литературы</b> .....	<b>15</b>
<b>1.1. Морфология, терминология и номенклатура полового аппарата самцов Mantodea</b> ...	<b>15</b>
<b>1.2. Классификация Mantodea и значение гениталий самцов для её построения</b> .....	<b>26</b>
<b>1.3. Функциональная морфология и представления об эволюции гениталий богомолов</b> ..	<b>36</b>
<b>1.4. Заключение к Главе 1</b> .....	<b>41</b>
<b>ГЛАВА 2 Морфология полового аппарата самцов Mantodea</b> .....	<b>42</b>
<b>2.1. Материал</b> .....	<b>42</b>
<b>2.2. Методика препарирования гениталий и терминалий</b> .....	<b>42</b>
<b>2.3. Принципы терминологии и установления гомологии</b> .....	<b>47</b>
<b>2.4. Описание морфологии</b> .....	<b>50</b>
2.4.1. Формативные элементы .....	50
2.4.1.1. Сегмент 9 .....	52
2.4.1.2. Сегменты 10–11.....	57
2.4.1.3. Гениталии.....	59
2.4.2. Склериты .....	79
2.4.2.1. Сегмент 9 .....	81
2.4.2.2. Сегменты 10-11 .....	81
2.4.2.3. Склериты левого комплекса .....	84
2.4.2.4. Склериты правого фалломера.....	87
2.4.3. Покровные элементы.....	94
2.4.4. Мускулатура.....	96
<b>2.5. Замечания к гомологизации некоторых элементов левого комплекса</b> .....	<b>98</b>
2.5.1. Гомология выростов вентрального фалломера и регионов склерита L4 .....	98
2.5.2. Правые выросты левого фалломера.....	132
<b>2.6. Заключение к Главе 2</b> .....	<b>145</b>
<b>ГЛАВА 3 Функциональная морфология полового аппарата самцов Mantodea</b> .....	<b>146</b>
<b>3.1. Материал и методы</b> .....	<b>146</b>
<b>3.2. Результаты микротомографического исследования</b> .....	<b>148</b>
3.2.1. Строение гениталий самца и самки <i>M. religiosa</i> и их расположение в состоянии покоя .....	148
3.2.2. Положение и взаимодействие гениталий самца и самки <i>M. religiosa</i> при копуляции ..	149
<b>3.3. Результаты анализа видеозаписей</b> .....	<b>153</b>

3.4. Сравнение полученных и литературных данных.....	159
3.5. Структура процесса копуляции и функции элементов полового аппарата.....	161
3.6. Сравнение функциональной морфологии полового аппарата самцов богомолов и тараканов.....	170
3.7. Заключение к Главе 3.....	173
<b>ГЛАВА 4 Филогенетический анализ Mantodea по признакам полового аппарата самцов</b> .....	<b>175</b>
4.1. Материал и методы.....	175
4.2. Описание признаков полового аппарата .....	177
4.3. Результаты.....	188
4.4. Пригодность признаков полового аппарата самцов для филогенетики и макросистематики Mantodea .....	208
4.5. Заключение к Главе 4.....	211
<b>ГЛАВА 5 Некоторые тенденции эволюции полового аппарата самцов Mantodea.....</b>	<b>212</b>
5.1. Методы .....	212
5.2. Результаты.....	213
5.2.1. Эволюционные тенденции в общем строении полового аппарата.....	213
5.2.2. Эволюция комплекса <i>ria-pva</i> .....	216
5.2.3. Эволюция области вокруг кармана <i>ppe</i> .....	222
5.2.4. Эволюция генитальной пластинки и выроста <i>раа</i> и их роль в половом конфликте у богомолов .....	224
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>238</b>
<b>ВЫВОДЫ.....</b>	<b>240</b>
<b>БЛАГОДАРНОСТИ.....</b>	<b>242</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....</b>	<b>243</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Список изученного материала .....</b>	<b>262</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Список материала, изученного на микротомографе .....</b>	<b>274</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Современная система Mantodea.....</b>	<b>275</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Глоссарий формативных элементов полового аппарата и терминалий</b> .....	<b>279</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Список признаков внешнего строения Mantodea .....</b>	<b>291</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Статистика признаков.....</b>	<b>299</b>

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность работы и современное состояние исследований по теме**

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. Его представители встречаются в тропических и умеренных широтах, доходя в Северном Полушарии до 58° с.ш., а в Южном – до Новой Зеландии и умеренных областей Южной Америки (Ehrmann, 2002; Большаков и др., 2010). 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 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 не для передвижения, а 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). Экологическое значение богомолов, особенно в субтропических и тропических экосистемах, остается малоизученным и, по-видимому, недооцененным.

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. Гениталии самцов богомоллов резко асимметричны, причем ряд видов демонстрирует «зеркальную» асимметрию, иногда с левым и правым вариантом в одной популяции. Сложность морфологии полового аппарата иллюстрирует работа К.-Д. Класса (Klass, 1997), в которой на основании изучения всего пяти видов богомоллов 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 богомоллов, 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 богомоллов, сведения об их *modus operandi* еще более скудны. Гениталии самцов асимметричны и лежат практически открыто между девятым и десятым сегментами брюшка. Гениталии самок, напротив, симметричны, а генитальная камера, куда открываются гонопор и проток сперматеки, закрыта, так как генитальная пластинка самки плотно обхватывает сильно укороченный яйцеклад. Последний используется самками богомоллов не для откладки яиц в субстрат, а для формирования белковой яйцевой капсулы (оотеки). Таким образом, для введения гениталий самца требуется раскрытие генитальной камеры самки. 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. В большинстве работ описывается сам процесс спаривания или косвенное влияние форм отдельных частей гениталий на репродуктивный успех самца, но не их фактическое участие в процессе. Как следствие, этот вопрос, как и связь морфологии и механизма работы гениталий с половым поведением, также остаются неизученными.

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 (Hosken, Stockley, 2004). Однако этому противоречат как результаты исследований, обнаруживших в признаках гениталий филогенетический сигнал (Yoshizawa, Johnson, 2009; Song, Bucheli, 2009 и др.), так и попытки смоделировать эволюцию гениталий отдельных таксонов, которые дали результаты, не соответствующие режиму быстрой дивергенции (Simmons, 2014). 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»; Gogochov, 2014, 2015). Поэтому сравнительно-морфологическое исследование гениталий и анализ их признаков у таксонов, виды которых имеют однообразный внешний облик, могут позволить также при совместном анализе признаков гениталий и внешней морфологии выявить истинные синапоморфии, ранее упускавшиеся из виду в пользу более заметных, но имеющих конвергентное происхождение признаков. Тем самым, таксономически надежные признаки строения гениталий могут стать мощным инструментом для выявления других надежных признаков в морфологии насекомых. 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.

Большинство видов богомолов в той или иной форме демонстрируют криптические признаки, включающие окраску, общую форму тела, модификации

строения различных его частей и поведение; известны также единичные примеры бейтсовской мимикрии. Традиционные системы богомоллов 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 богомоллы представлены ограниченным набором экоморф, имеющих однотипный облик. Хорошо известно, что классификации таких групп часто оказываются искусственными. По сути, по своему объему семейства богомоллов 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 богомоллов находится в состоянии активной перестройки. В последней на сегодняшний день ревизии отряда Mantodea (Schwarz, Roy, 2019) сделана попытка использовать признаки гениталий. Для ряда таксонов авторами были выдвинуты гипотезы о синапоморфиях в строении гениталий, диагностирующих соответствующие 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 богомоллов. 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 осложняется также путаницей в терминологии частей полового аппарата и слабым обоснованием гипотез о гомологии.

Все вышесказанное демонстрирует, что сравнительно-морфологическое исследование полового аппарата самцов богомоллов, 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**

**Целью** настоящей 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 семогенетический 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**

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 подробное изучение 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 богомолов, 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 использованием 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 богомолов 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, Малайзию, Доминиканскую Республику и Бразилию (2014–2017 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; статистическая обработка данных и интерпретация результатов. Подготовка ряда публикаций была выполнена совместно с соавторами. Личный вклад в каждую публикацию отражен в списке публикаций на стр. 12–13.

### **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 г.); Семинар SYNTHESYS+ (Брюссель, 2019 г.); XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 2022 г.).

### **Публикации автора по теме диссертации**

По результатам работы было опубликовано 12 статей. Из них 11 статей было опубликовано в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science:

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. **Щербаков, 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.

Также опубликована 1 статья в журнале, входящем 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.

### **Структура работы**

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.

В главе 1, «Обзор литературы», дается критический обзор исследований по теме диссертации и современного состояния знаний об её предмете, в заключении которого приводится обоснование необходимости нашего исследования.

В главе 2, «Морфология полового аппарата самцов Mantodea», в общем виде описывается морфология гениталий самцов богомолов, и объясняются принципы её номенклатуры.

В главе 3, «Функциональная морфология полового аппарата самцов Mantodea», обсуждаются функции главных элементов гениталий самцов и выдвигаются гипотезы об их возможной связи с половым поведением и половым отбором.

В главе 4, «Филогенетический анализ Mantodea по признакам полового аппарата самцов», выделяются пригодные для анализа признаки полового аппарата, проводится филогенетический анализ отряда на их основе и сравнение его результатов с реконструкциями на основе внешне-морфологических и молекулярно-генетических признаков, а также на основе полученных результатов предлагаются некоторые изменения в надвидовой систематике отряда.

В главе 5, «Некоторые тенденции эволюции полового аппарата самцов Mantodea», проводится анализ тенденций в эволюции гениталий самцов богомолов.

В Заключении диссертации излагаются итоги выполненного исследования, рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы.

Список литературы содержит 215 источников (из них 10 – на русском, 205 – на иностранных языках).

## ГЛАВА 1

### Обзор литературы

#### 1.1. Морфология, терминология и номенклатура полового аппарата самцов

##### Mantodea

Гениталии самцов являются одними из наиболее активно изучаемых анатомических образований у насекомых и животных в целом. По данным Шильтуйзена (Schilthuisen, 2013), ежегодно публикуется более ста работ, посвященных эволюции гениталий. В то же время, богомолы (отряд Mantodea) входят в число групп насекомых, которыми исторически занимались лишь немногие специалисты. Поэтому изученность их гениталий находится на достаточно низком уровне. За исключением ряда работ, которые рассмотрены ниже, основная доля статей использует признаки гениталий в альфа-таксономии. Это ревизии родов и описания отдельных видов, где приводятся рисунки и фотографии гениталий или отдельных их частей. Однако подобные описания не следуют единой терминологии и используют для диагностики (внутри группы заведомо небольшого ранга) лишь самые заметные признаки, такие как форма наиболее крупных выростов.

Первое тщательное исследование гениталий Mantodea было проведено Берлезе (Berlese, 1882), который изучил гениталии *Mantis religiosa* L., как наружные, так и внутренние, включая мышцы и нервы. Он изобразил отпрепарированные гениталии самца и дал самым крупным их частям названия по аналогии с другими модельными видами насекомых, но без явных предположений о гомологии. Берлезе не отделил склериты от мембран, а его рисунки не вполне согласуются как друг с другом, так и с реальным состоянием у *M. religiosa*. Кроме того, самая большая, вентромезальная доля гениталий, была описана Берлезе под двумя разными названиями (*praepenalis corpus* и *basipenalis*). Эти недостатки были замечены и Пейтуро (Peytoureau, 1895), который заново описал мужские гениталии *M. religiosa*. В отличие от Берлезе, он не дал структурам названия, употребляя в описании самые общие термины (например, «вырост»). Пейтуро был первым, кто разграничил склериты и мембраны у богомол. Он не только правильно описал общую форму и границы основных склеритов у *M. religiosa*, но и понял, что можно рассматривать все склериты как часть непрерывной

мембраны (которую он разделил на дорсальную и вентральную части только из соображений удобства). Поскольку Пейтуро, критикуя терминологию Берлезе, не ввел свою собственную, его результаты не использовались последующими авторами.

В своем учебнике по энтомологии Берлезе (Berlese, 1909) не использовал собственную терминологию 1882 года, но вместо этого попытался поместить каждый таксон в рамки своей общей гипотезы о гомологии и соответствующим образом назвать структуры во всех отрядах насекомых. Берлезе полагал, что мужские гениталии *Pterygota* состоят из трех основных областей: *periangio*, который он считал модифицированным 10-м стернитом; *perifallo*, комплекс, который непосредственно примыкает к семяизвергательному протоку, но не участвует в стенках протока; и, наконец, пенис, или *fallo*. Он дополнительно разделил *perifallo* на *ippofallo* – пару долей, расположенных исходно вентрально от генитального отверстия, и *epifallo* – часть, противоположную по положению *ippofallo*. У *M. religiosa* он распознал все эти части. К сожалению, с точки зрения точности эта его работа еще более грубая, чем предыдущая. Рисунки очень просты и содержат очевидные неточности. Например, *epifallo M. religiosa* изображен как имеющий большое переднее продолжение, которое повторяет форму вентро-мезального склерита, тогда как в действительности эта часть намного короче. Гипотезы о гомологии структур *M. religiosa* и отдельных представителей других высших таксонов были постулированы (как следует из названий Берлезе), но никак не обоснованы. Более того, как видно из его рисунков, реальные связи между различными частями гениталий *M. religiosa* и их разделение на склериты и мембраны не были им поняты. Тем не менее, названия, предложенные в этой работе, стали основой для более поздней терминологии Байера.

Внимание богомолам было уделено в монографиях Шопара (Chopard, 1920), Уокера (Walker, 1922) и Снодграсса (Snodgrass, 1937) – трёх наиболее выдающихся сравнительно-морфологических работах по терминалиям и гениталиям ортоптероидов первой половины XX века.

Как и Берлезе (Berlese, 1909), Шопар (Chopard, 1920) рассматривал морфологию терминалий и гениталий самцов и самок в рамках общей гипотезы о гомологии. Согласно последней, мужские гениталии ортоптероидов состоят из пяти основных частей, присутствующих у всех «Orthoptera» (sensu Chopard, соответствуют

современным Dictyoptera, Grylloblattodea, Phasmatodea, Ensifera и Caelifera), а именно пениса и четырех генитальных долей, латерально к нему прилежащих (*valves génitales*). Генитальные доли организованы в верхнюю и нижнюю пару. Кроме того, Шопар описал несколько структур, наличие которых ограничено конкретными отрядами. У богомолов он выделил фаллоидную апофизу (*apophyse phalloïde*), сильно склеротизированную часть около генитального отверстия. Подход Шопара заключался в подробном описании одного «типового» (не в номенклатурном смысле) вида из каждой группы (*M. religiosa* для Mantodea), а затем описании и изображении репрезентативной выборки видов группы и сравнении их с «типовым» видом. Хотя он первым сравнил гениталии различных Mantodea, пойдя дальше изучения одного лишь *M. religiosa*, его работа страдает от нескольких существенных недостатков, как в отношении морфологии, так и в терминологии. Так, в подробном описании *M. religiosa* не обозначены склериты как дискретные элементы с четкими границами, упоминаются лишь более и менее склеротизированные участки. Этот пробел осложняет интерпретацию описаний и рисунков других видов, которые, согласно тексту работы, прошли через «просветление» в растворе КОН. Рисунки представлены только контурами, указывающими на наиболее выраженные края и изгибы; сплошные линии часто накладываются друг на друга, что делает невозможным понимание взаимного расположения частей. В базальной части гениталий все линии резко обрываются. Все гениталии изображены только в дорсальном виде. По рисункам невозможно понять общую форму и пространственную протяженность отдельных частей. Кроме фаллоидной апофизы, степень склеротизации на рисунках никак не обозначена. Детальная терминология не разработана, и сравнительные заметки между видами полагаются на простые словесные описания формы и положения.

Уокер (Walker, 1922) описал гениталии трех видов семейства Mantidae (*Stagmomantis carolina* L., *S. floridensis* Davis и *M. religiosa*). Он рассматривал гениталии «Orthoptera» как одну пару парамерных лопастей, расположенных вокруг пениса, или эдеагуса (хотя он не был уверен, являются ли они гомологами парамеров и пениса у «Triplura»). Исходя из этого, он полагал, что гениталии Mantodea состоят только из парамеров, а эдеагус отсутствует. Уровень детализации терминологии Уокера сравним с терминологией Берлезе (Berlese, 1882), хотя, в отличие от Берлезе, он пошел дальше в гомологизации различных частей гениталий между Mantodea и Blattodea. Некоторые из

этих гипотез о гомологии были позже независимо подтверждены, в то время как другие были фальсифицированы (Klass, 1997). Уокер дал названия 9 более мелким структурам на «парамерах», которые не следовали какой-либо определенной номенклатуре. Из текста работы ясно, что Уокер не выделял никаких сочленений или мембранозных полос между склеритами и не разделял склериты и формативные элементы. Небольшая выборка таксонов и игнорирование мышц были другими недостатками работы. Терминология Уокера не прижилась в последующих работах.

Снодграсс (Snodgrass, 1937) обобщил ранние работы XX века, в том числе и собственные исследования. В отличие от Шопара и Уокера, он также рассмотрел внутренние гениталии и мускулатуру богомоллов, присвоив каждой мышце номер. Однако, как и его предшественники, он описывал внешнюю морфологию, не пытаясь создать подробную терминологию и оставив, таким образом, относительно немного названий и гипотез о гомологии для дальнейшего рассмотрения. Как и Уокер, Снодграсс предположил, что у ортоптероидных насекомых есть только две первичные генитальные лопасти, расположенные латерально от семяизвергательного протока. Однако он выделяет три лопасти у Blattodea и Mantodea, не уточняя гомологических отношений между ними и гипотетическими первичными лопастями. Именно Снодграсс ввел термин «фалломер» для обозначения крупных генитальных лопастей, независимо от того, первичные они или вторичные. По его мнению, во всех «Orthoptera», кроме Grylloblattodea и Dictyoptera, фалломеры сливаются, образуя фаллос. Из богомоллов он исследовал *Tenodera sinensis* Sauss., в гениталиях которого выделил левый, правый и вентральный фалломеры. Описывая каждый фалломер, Снодграсс использовал очень практичные прилагательные, описывающие позицию, такие как «вентральная стенка вентрального фалломера».

Годом раньше, чем работа Снодграсса увидела свет, Леверо (Leverault, 1936) опубликовал работу, в которой рассматривалась морфология *Stagmomantis carolina*. Он очень кратко описал мужские гениталии, разделив их на три доли, названные медиальной, левой и правой. Они соответствуют фалломерам Снодграсса. Описание не было подробным, а рисунки были довольно грубыми. Однако Леверо также отметил, что у нимфы *S. carolina* присутствуют все три доли, что подразумевает их первичную независимость (хотя точный возраст изучаемой нимфы не был указан).

В первой половине XX века гениталии начали использоваться в альфа-таксономии богомоллов. Шёстедт (Sjöstedt, 1912) описал *Danuria contorta*, упомянув в диагнозе различия в апикальной части гениталий самцов рода, видимой на неотпрепарированных экземплярах. Два года спустя Шопар (Chopard, 1914) последовал за Шёстедтом и призвал обратить внимание на гениталии самцов как потенциально полезную систему признаков у Mantodea. Он изобразил гениталии 12 известных и 3 новых видов, дав при этом формальные названия трем частям: *l'hypophalle*, *processus du périandre droit* и *penis*. Первые два названия не были использованы в его работе 1920 года, а пенис был переименован в *apophyse phalloïde* после того, как Шопар пришел к выводу, что он не гомологичен той части, которая была им названа так в других отрядах.

В конечном счете, именно вовлечение признаков гениталий в «конвейер» описания новых видов породило первую широко используемую систему терминологии для гениталий самцов Mantodea. Ею стала система немецкого мантидеолога Макса Байера. Впервые он использовал ее без какого-либо формального обоснования и объяснения в 1950 году при описании нескольких новых видов рода *Galepsus* Stål, 1876 (Beier, 1950). Уровень детализации рисунков был сравним с рисунками Шопара (Chopard, 1920). Байер не ссылался на предыдущие работы, однако влияние Берлезе (Berlese, 1909) вполне очевидно. Байер выделил четыре основные части в гениталиях самца: *правый* и *левый эпифаллусы*, *правый* и *левый гипофаллусы*, без выделения каких-либо непарных органов. Это упущение было исправлено Байером (Beier, 1953) в более поздней работе, в которой он назвал непарную часть *фаллосом* и распространил терминологию на другие роды отряда. В тексте этой работы употребление терминов не отличается последовательностью: иногда упоминаются некие дополнительные структуры («правый периандрум»), но они не описаны и не указаны на рисунках ни в одной публикации Байера. Другие же структуры описаны под разными названиями или просто перепутаны (например, «левый базальный склерит», по-разному используемый в тексте как альтернативный термин для левого эпифаллуса, либо левого гипофаллуса). В более поздней публикации (Beier, 1954) только левый дорсальный апикальный отросток назван «левым эпифаллусом», а склерит дорсальнее него – «левым базисклеритом». Также именно в этой работе мы впервые видим не простую дорсо-вентральную перспективу гениталий, а так называемое «расправленное» состояние, когда правый

фалломер и дорсальная часть левого фалломера широко отделены от большой вентромезальной доли (Beier, 1954: рис. 1D). Дальнейшая эволюция терминологии произошла в работе Байера (Beier, 1957), где левый базисклерит был назван просто базальным склеритом, термин «правый гипофаллус» был упразднен, левый гипофаллус был назван просто «гипофаллусом», и был введен новый термин «аподема», соответствующий большому и сильно склеротизованному вентральному «когтю» правого фалломера, присутствующему у видов, изученных Байером. Окончательная форма терминологии Байера была опубликована в монографии по богомолам в серии «Klassen und Ordnungen des Tierreichs» (Beier, 1964). В ней Байер отождествляет левый и правый эпифаллусы и гипофаллус с тремя фалломерами. Две структуры введены вновь: *базисклерит*, соответствующий большому переднему склериту правого фалломера, и *титиллятор*, соответствующий апикальному отростку левого фалломера. Термин «левый эпифаллус» теперь относился только к дорсальному склериту того же фалломера, а фаллос был переименован в «псевдофаллус». Именно эта форма терминологии была принята многими последующими авторами при описании видов.

Относительную популярность терминологии Байера во второй половине XX века можно объяснить тем, что она оставалась простой (во всем половом аппарате выделялось только семь частей!), но охватывала наиболее изменчивые области гениталий богомолов. Однако она унаследовала большинство недостатков более ранних терминологий. Ее можно охарактеризовать отсутствием четко определенных границ элементов, определений природы этих элементов и обоснования гипотез подразумеваемой гомологии. Поскольку границы и характер элементов не определены, система Байера не однозначна и не точна, особенно в отношении внутренних частей гениталий. Только наиболее заметные терминальные части могут быть сопоставлены друг с другом у части видов отряда. Байер рассматривал только гениталии, исключая структуры генитальной пластинки и терминалий. Выделенные структуры более или менее произвольны и имеют различную природу. Не рассматривалась Байером и мускулатура. Номенклатура не формализована, кроме префиксов «эпи-» и «гипо-» (от греч. «ἐπί» и «ὕπο»), обозначающих относительное дорсо-вентральное положение.

В тот же период времени, что и Байер, свою номенклатуру предложил Ла Грека (La Greca, 1955). Его работа посвящена сравнительной морфологии гениталий самцов 18

родов Mantodea (точное число изученных видов им не указано). Прежде всего, Ла Грека выступает за признание трех долей – вентрального, левого дорсального и правого дорсального фалломеров – в генитальном аппарате Mantodea, независимо от того, являются ли они «первичными», т.е. гомологичными эмбриональным зачаткам гениталий. В качестве основного аргумента он использует тот факт, что нимфы богомолов поздних возрастов всегда имеют три доли, и во время постэмбрионального развития первичные доли могут пройти сложный процесс слияния и деления, который различается у разных отрядов. Базальная склеротизированная часть на правой вентральной стороне гениталий, отмечает Ла Грека, не может быть полноценной долей, гомологичной ее предполагаемому левому аналогу, как утверждали Шопар (Chopard, 1920) и, первоначально, Байер (Beier, 1950, 1953, 1954). Эта часть является обычным склеритом правого фалломера, так как она плоская, а не содержит внутри полость, как должна была бы содержать настоящая генитальная лопасть. Таким образом, существует только один правый фалломер.

На каждом из фалломеров Ла Грека выделяет *выросты* и *склериты*, отличая и отграничивая последние от мембран. Всего им введено семнадцать названий и сопутствующих сокращений. Внутри изученной выборки терминология Ла Грека вполне однозначна. Различие между выростами и склеритами, которые они несут частично или полностью, обычно достаточно очевидно. Но существуют проблемы со структурами, природа которых недостаточно прояснена. Такова, например, *braccio mediale*, которая, насколько можно судить, считается Ла Грека частью склерита *corpo del fallomero (fd)*, в то время как существуют таксоны, у которых границы этой склеротизированной части как с задней мембраной, так и с основным телом большого дорсального склерита могут быть диффузными или прерывистыми. Другая проблема связана с *processo anteriore*, поскольку неясно, относится ли этот термин только к склеротизированной части или ко всей структуре. Как и Байер, Ла Грека рассматривает только фалломеры, исключая генитальную пластинку и терминалии. Мускулатура в работе 1955 года не рассматривается (однако существует исследование мускулатуры *M. religiosa* того же автора (La Greca, Rainone, 1949)). Среди покровных структур выделено лишь одно поле волосков (*as*) на правом фалломере. Хотя морфологическая работа Ла Грека гораздо более подробна, чем исследования Бейера или Шопара, она все же охватывает только самые крупные структуры гениталий, упуская более тонкие различия между родами,

например, в фаллоидной апофизе. Не все упомянутые структуры получили названия. Например, самый крупный склерит вентрального фалломера на вентральной поверхности последнего остался безымянным. Принципы формирования номенклатуры не декларируются. Названия либо унаследованы от более ранних авторов (*penis*, *apofisi phalloide*), либо отражают форму, положение или природу элемента (*lamina ventrale*, *lobo membranoso*). Все сокращения являются строчными, состоят из одной или двух букв, некоторые элементы имеют только сокращения, но не полные названия (*l*, *as*). В целом, номенклатура не упорядочена полностью, не прогностична и не может быть логично расширена. Тем не менее, важным аспектом работы является подразумеваемая фиксированность и равнозначность полных и кратких названий.

Помимо чистой морфологии, Ла Грека сделал несколько интересных таксономических наблюдений, которые заслуживают дальнейшего изучения. Он пришел к выводу, что не только форма, но и само наличие *processo distale* не имеет филогенетического значения, поскольку он может присутствовать или отсутствовать у разных видов одного рода (например, *Panurgica* Karsch, 1896). В отличие от Байера, Шопара и более поздних таксономистов, которые обращали свое внимание, в основном, на левый и вентральный фалломеры, Ла Грека утверждает, что вентральный фалломер наименее изменчив среди Mantodea, за ним следует левый, а затем правый фалломер, причем последний наиболее изменчив и потенциально несет наиболее полезные признаки. Он также однозначно признает по крайней мере два сочленения: одно между *lamina dorsale* левого дорсального фалломера и *processo articolare* вентрального фалломера, другое (*l*) - между *apofisi phalloide* и *lamina ventrale* левого дорсального фалломера. Он считает, что сочленение *l* позволяет фаллоидной апофизе ограниченно двигаться, что может быть важно во время копуляции.

Хотя терминологию Класса (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017) можно рассматривать как развитие подхода Ла Грека, её отличает четыре важнейших новшества. Во-первых, гипотеза о гомологии элементов и номенклатура этих элементов разрабатывались Классом для Dictyoptera в целом. Таким образом, номенклатура гениталий стала универсальной для тараканов и богомолов, что облегчило её распространение в таксономической среде. Во-вторых, Класс предложил четко разделять формативные элементы (такие, как выросты и карманы) и склериты, которые

они несут. Он первым заметил, что одни и те же выросты могут нести различные части склеритов или даже негомологичные склериты. В-третьих, Класс формализовал номенклатуру склеритов, что сделало его терминологию с легкостью расширяемой в случае открытия новых склеритов. В-четвертых, он полностью отказался от традиционных развернутых названий, предпочтя им фиксированные короткие буквенно-цифровые обозначения, не являющиеся аббревиатурами. Учитывая большое количество структур в половом аппарате богомолов, это сильно упрощает ориентацию в них и расширение терминологии при открытии новых элементов.

Работы Класса отличает скрупулезность. Помимо кутикулярных элементов, он подробно описал мускулатуру гениталий Dictyoptera, а также изучил их терминальные сегменты, рассматривая терминально-генитальный комплекс как единую структуру наивысшего порядка. Рисунки, выполненные Классом, изображают структуры в трехмерном виде, с многочисленными виртуальными разрезами, так что не возникает трудностей с пониманием пространственного взаимного расположения элементов. Всего им выделено у богомолов 30 формативных элементов, 5 главных склеритов и 20 мышц полового аппарата. Колоссальное внимание уделено обоснованию гомологии элементов по многим критериям. Как следствие, именно эта терминология взята нами за отправную точку.

Ключевым недостатком работ Класса является размер выборки. Несмотря на неопределимое фундаментальное значение этих работ, таксономический охват богомолов в них ничтожен. Полноценно было исследовано лишь 4 вида богомолов: *Mantoida schraderi* Rehn, 1951, *Chaeteessa caudata* Saussure, 1871, *Metallyticus violaceus* (Burmeister, 1838) и *Sphodromantis* sp., причем мышцы изучены лишь у *M. schraderi* и *Sphodromantis* sp. В тексте работы 1997 года также упоминается *M. religiosa*, а 2017 года – представитель рода *Tenodera*. Многие другие представители отряда сильно отличаются от этих таксонов по морфологии полового аппарата. Сверхмалая выборка ставит гипотезы о гомологии отдельных элементов на достаточно шаткое основание. Среди других недостатков терминологии – отсутствие типизации и определения формативных элементов, произвольность образования их названий, упущение из рассмотрения дериватов кутикулы (хет, волосков и т.д.).

Работа Шварца и Руа (Schwarz, Roy, 2019) является последним на сегодняшний день большим вкладом в понимании морфологии полового аппарата самцов богомолов. Прежде всего, это вклад в понимание её разнообразия: статья представляет собой атлас фотографий гениталий 201 вида богомолов в «расправленном» состоянии. Авторы оспаривают гипотезу о гомологии основного апикального выроста вентрального фалломера, выдвинутую Классом, уточняют содержание терминов «afa» и «loa» и вводят в оборот 5 новых названий. Сделана попытка использовать признаки гениталий для диагностики групп высокого ранга, о чем будет сказано ниже. К сожалению, методика «расправления» гениталий и создания постоянных препаратов обуславливает все недостатки данной работы с точки зрения морфологии. Большая часть морфологических структур полностью проигнорирована, поскольку либо они были уничтожены в процессе приготовления препаратов, либо их нельзя увидеть и описать с использованием постоянного препарата под покровным стеклом. Гомология выростов у разных таксонов не обоснована должным образом. Определения новым элементам не даны, мускулатура и дериваты кутикулы не изучались. Иногда, обозначая на фотографии выросты *loa* или *sdp*, стрелка указывает просто на край фалломера, что оставляет открытым вопрос, предполагали ли авторы редукцию выроста у соответствующих таксонов, либо вырост подвернулся при изготовлении препаратов, или же имела место ошибка. Низкое разрешение опубликованных фото также не позволяет увидеть на них структуры, не попавшие в поле зрения авторов.

Важным аспектом той или иной терминологической системы является возможность и широта её применения в практических целях. Результаты ранних морфологических исследований гениталий богомолов практически не имели применения в систематике и даже в самой морфологии. Причины лежат на поверхности. Прежде всего, за исключением работы Шопара, все исследованные виды имели практически одинаковый план строения гениталий, с очень небольшими вариациями. В трех из семи ранних публикаций изучался только *M. religiosa*. В свою очередь, Шопар не сопоставил генитальные структуры Mantodea в рамках отряда (за исключением *apophyse phalloïde*, границы которой не были четко определены). Номенклатура же была непоследовательной и в значительной мере неформальной. Терминология и номенклатура Байера в её финальной форме использовалась систематиками достаточно широко и вплоть до начала XXI века. Однако описанные выше её недостатки делают эту

терминология	однозначность	гомологии	объем	правила номенклатуры	распространение
Байер	неоднозначна, элементы не определены четким образом	неявно предполагаются, но не обоснованы	терминалии, мускулатура, покровные элементы не охвачены, выборка мала	не разработаны	широко использовалась в XX веке
Ла Грека	достаточно однозначна	неявно предполагаются, но не обоснованы	терминалии, мускулатура, покровные элементы не охвачены, выборка недостаточна	не разработаны	используется некоторыми авторами
Класс	однозначна	хорошо обоснованы	крайне малая выборка, покровные элементы не охвачены	разработаны лишь частично	названия отдельных элементов широко используются

**Таблица 1.1.** Сравнение основных существующих терминологий для гениталий и терминалий самцов Mantodea.

номенклатуру неудобной как для задач морфологии, так и для задач таксономии. В настоящее время в таксономических работах можно встретить номенклатуру Ла Грека, Класса (в том числе с модификациями Шварца и Руа) или оригинальные обозначения различных структур. Достоинства и недостатки основных номенклатур приведены в Таблице 1.1.

Таким образом, общепринятой терминологии, концепции гомологии и номенклатуры генитальных структур Mantodea не существует до сих пор. Существующие системы недостаточно детализированы, точны и расширяемы. В результате, разные авторы нередко обозначают негомологичные структуры разных видов одинаковыми терминами или, наоборот, называют разными терминами их гомологичные структуры. Это делает трудноосуществимыми любые попытки обобщить данные морфологических и таксономических работ с целью изучения функции и эволюции полового аппарата богомолов или использования его признаков в филогенетике. И, поскольку описания разных авторов используют разную терминологию, то, несмотря на активное использование признаков гениталий в ревизиях

рода и описаниях новых видов, построение определительных ключей для практического применения также затруднено.

Говоря о работах, посвященных морфологии гениталий богомолов, отдельно следует отметить открытие видов с «зеркальной» (Balderson, 1978; Anisyutkin, Gorochoy, 2005; Anisyutkin, 2005; Schwarz, Roy, 2019; Wu, 2021) и даже «флуктуирующей» (Balderson, 1978; Holwell et al., 2015; Lombardo et al., 2016) асимметрией полового аппарата самцов. «Зеркальная» асимметрия в данном случае означает зеркальное отражение морфологии мужских гениталий у данного вида относительно обычного для богомолов состояния, так что правый фалломер оказывается слева, а левый и вентральный – справа. «Флуктуирующая» асимметрия означает присутствие внутри вида обоих вариантов, с доминированием одного из них в отдельных популяциях, либо даже сопоставимой встречаемостью разных вариантов в одной и той же популяции. В настоящее время в литературе описано 10 видов с зеркальной асимметрией из родов *Ciulfina* Giglio-Tos, 1915, *Haania* Saussure, 1871, *Ligaria* Stål, 1877 и *Stenomantis* Saussure, 1871, а также 3 вида из рода *Ciulfina* и 1 вид из рода *Otomantis* Bolivar, 1890 с флуктуирующей асимметрией. Филогенетическое значение этого признака у богомолов не исследовано. Подобное явление обнаружено также у тараканов, где оно ограничено надсемейством *Blaberoidea* (Klass, 1997).

## 1.2. Классификация *Mantodea* и значение гениталий самцов для её построения

Начиная с Шопара (Chopard, 1920), богомолы объединяются в системе насекомых с современными тараканами (*Blattodea*, включая термитов – *Isoptera*) и несколькими вымершими семействами в надотряд тараканообразных (*Dictyoptera*). В настоящее время для надотряда описаны многочисленные аутапоморфии (Klass, Meier, 2006): перфорированный тенториум; характерная схема жилкования с чрезвычайно изогнутой  $CuP$ , которая отделяет выпуклый «клавус»; откладка яиц в яйцевой капсуле-оотеке характерного строения и химического состава, и другие. Монофилия богомолов хорошо обоснована. Аутапоморфии богомолов включают в себя хватательные передние ноги, снабженные бедренной кисточкой, слияние брюшных ганглиев 1–3 с заднегрудным, особенности строения провентрикулуса и химического состава оотеки (Wieland, 2013).

Подробные исторические сводки системы Mantodea были опубликованы Руа (Roy, 2014), а также Шварцем и Руа (Schwarz, Roy, 2019). Хотя семейство Mantidae было описано еще Латрейлем (Latreille, 1802), современная концепция богомолов оформилась позднее, когда Сервилль (Audinet-Serville, 1831) исключил из него палочников (Phasmatodea) и мантиспид (Neuroptera, Mantispidae). Первая надродовая классификация богомолов была предложена Бурмайстером (Burmeister, 1838). К этому моменту было описано 15 родов, которые он распределил между 4 семействами, включавшими роды со сравнительно длинной переднеспинкой, и 1 неформальной группой, включавшей роды с короткой переднеспинкой. Соссюр в серии работ (Saussure, 1869, 1870, 1871a, b, 1872) рассматривал богомолов как одно семейство Mantidae, но ввел 6 триб, которые разделил на подтрибы. Трибы были объединены им в две неформальные группы «Nudipedes» и «Loripedes». Шталь (Stål, 1873, 1877) раскритиковал систему Соссюра как «слишком искусственную». Он выделил 6 подсемейств богомолов и разработал детальные определительные ключи. Вуд-Мейсон (Wood-Mason, 1889) выделил внутри Mantidae две «грады», Promantodea и Eumantodea, первая из которых включала только подсемейство Amorphoscelidae, ранее выделенное Шталем. В том же году вышел каталог Вествуда (Westwood, 1889), где он разделил семейство на 16 подчиненных таксонов неясного ранга. Эти таксоны во многом совпадали по объему с трибами и подтрибами Соссюра. Последней крупной работой XIX века по макросистеме богомолов можно считать работу Брюннера де Ваттенвилля (Brunner de Wattenwyl, 1893), который модифицировал систему Шталя, подразделив Mantidae на 6 триб. Разными авторами были также опубликованы частные дополнения, которые иногда вводили новые трибы или группы родов (например, Saussure, 1892, 1899; Saussure, Zehntner, 1894). Характерной проблемой этого периода была изменчивость окончаний названий подчиненных таксонов внутри Mantodea. Также можно заметить, что к концу века общепринятым было трактование богомолов как семейства в составе Orthoptera.

Номенклатура Mantodea стабилизировалась с публикацией «Synonymic catalogue of Orthoptera» Кэрби (Kirby, 1904). В этом каталоге были приведены все таксоны и их синонимы богомолов мировой фауны, а семейство было разделено на восемь подсемейств. Тем не менее, эти подсемейства, с учетом накопившегося количества описанных родов, были слишком большими, а какое-либо обоснование системы

отсутствовало. Значительно более дробная система богомолов была введена в серии фундаментальных статей и монографий Жильо-Тоса (Giglio-Tos, 1911a, b, c, d, 1912, 1913, 1914a, b, 1915a, b, c, 1916, 1917a, b, 1919, 1921, 1927). Книга Жильо-Тоса – последняя на сегодняшний день публикация, содержащая определительные ключи до уровня видов для богомолов всего мира. Жильо-Тос критически проанализировал предлагавшиеся до него системы и предложил разделение Mantidae на 32 подсемейства и 110 групп, соответствовавших трибам. Эта система стала фундаментом классификации Mantodea до начала 1960-х.

Шопар (Chopard, 1920) объединил Mantidae и Blattidae в Dictyoptera. Гандлирш (Handlirsch, 1925, 1930) придал богомолам ранг отряда и предложил модифицированный вариант классификации Жильо-Тоса, впервые выделив и возведя подсемейство Chaeteessidae в ранг семейства, а также введя еще 4 новых подсемейства. С другой стороны, многие подсемейства Жильо-Тоса были слиты с подсемейством Mantinae, так что итоговое количество подсемейств внутри Mantidae стало 17. Шопар (Chopard, 1949) в своей монографии, посвященной богомолам, подразделил их на 12 семейств без выделения подсемейств и семейство Mantidae с 10 подсемействами.

Байер (Beier, 1934a, b, c; 1935a, b, c; 1937a, b, c) в рамках серии Genera Insectorum значительно переработал классификацию 9 подсемейств и их деление на трибы. Эти работы заложили основу для его макросистемы отряда (Beier, 1964), который он разделил на 8 семейств, в свою очередь делившихся на подсемейства и трибы. Эта система стала общепринятой на долгие годы и была модифицирована лишь в 2002 году (Roy, Ehrmann в Ehrmann, 2002), когда 7 подсемействам Байера был придан ранг семейств, итоговое число которых составило 15.

Все работы по макросистеме богомолов, начиная с XIX и до начала XXI вв. объединяют схожие черты. Всякий раз система постулировалась, но не обосновывалась каким-либо методом. Основанием для выделения надродовых группировок служили исключительно признаки внешней морфологии, главным образом форма тела, лопасти и выросты на различных его участках и в меньшей степени вооружение передних ног. Нетрудно заметить, что всё это морфологические структуры, в наибольшей степени подверженные давлению отбора. Такие важные органы, как жилкование крыльев, гениталии и метаторакальное циклопическое ухо (открытое в 1986 году: Yager, Ноу,

1986) не использовались для построения системы. Наконец, каждая из этих систем была типологической, не основанной на какой-либо филогении.

Первое филогенетическое исследование богомолов в масштабе всего отряда, при этом на основе не морфологических, а молекулярно-генетических данных, было выполнено Свенсоном и Уайтингом (Svenson, Whiting, 2004) с использованием 63 видов и 5 генов. За этой работой последовали более обстоятельные (Таблица 1.2; Yager, Svenson, 2008; Svenson, Whiting, 2009; Legendre et al., 2015) – так, работа 2009 года включала 179 родов, представителей всех семейств системы Руа и Эрманна, 5 митохондриальных и 4 ядерных маркера. Эти молекулярно-филогенетические работы свидетельствовали о монофилии всего 7 семейств, в то время как другие оказались парали или полифилетическими. Во многие из таких семейств предыдущие авторы объединяли богомолов одной эколого-морфологической формы, которая могла многократно и независимо возникать в неродственных филетических линиях. Вместе с тем, молекулярно-филогенетические исследования отряда, выполненные группой Свенсона, страдают рядом недостатков. Так, ряд семейств и таксонов более низкого ранга был представлен одним родом, и, следовательно, монофилия соответствующих надродовых группировок не могла быть проверена. Топология деревьев в различных работах заметным образом отличаются друг от друга, а их критическое сравнение не было проведено. Наконец, фундаментальной проблемой является невозможность локализации большей части материала, использованного для этих исследований (К. Anderson, личн. сообщ.). Это особенно важно ввиду вскрывшихся ошибок в определении экземпляров (в двух случаях – на уровне семейства) из той части материала, что остается доступной для сторонних исследователей (Milledge, 2014; Rivera, Svenson, 2016). Тем не менее, если верить большей части определений, то выдвинутые на основе анализа молекулярно-генетических данных гипотезы о филогении далеки от хаотических. Несмотря на присутствие нестабильных родов и неопределенность самых базальных и самых апикальных дивергенций, наблюдаются устойчивые группировки родов на «среднем» уровне ветвлений. Это позволило группе Свенсона сделать на основе «молекулярно-генетических» деревьев ревизии двух надсемейств: Hymenopoidea (Svenson et al., 2015) и Acanthopoidea (Rivera, Svenson, 2016), а также обнаружить свидетельства в пользу существования эндемичного для Карибского бассейна семейства Eraphroditidae (Svenson, Rodrigues, 2017).

работа	количество видов	количество маркеров
Yager, Svenson, 2008	158	7
Svenson, Whiting, 2009	288	9
Legendre et al., 2015	300	6
Svenson, Rodrigues, 2017	215	9

**Таблица 1.2.** Наиболее масштабные по охвату таксонов молекулярно-филогенетические исследования Mantodea.

Отдельным направлением в молекулярной филогенетике богомолов стала программа анализа митохондриальных геномов, последовательно реализуемая группой китайских ученых (Ye et al., 2016; Zhang et al., 2018; Shi et al., 2021; Xu et al., 2022; Lin et al., 2022, 2023; Liu et al., 2023; Ma et al., 2023). В противоположность прочим Dictyoptera, сохраняющим консервативную структуру митогенома, у различных представителей Mantodea были обнаружены транслокации и дубликации отдельных генов, а в семействе Mantidae – также значительные некодирующие регионы. Некоторые из этих особенностей митогенома, как полагают авторы, могут являться синапоморфиями отдельных апикальных клад, соответствующих по рангу семействам или подсемействам. При этом на полученных деревьях (построенных не с помощью кладистического анализа с упором на обнаруженные особенности митогеномов, а на основе конкатенированных выравниваний стандартными модельными методами) последовательность глубоких дивергенций остается крайне нестабильной от работы к работе, равно как и выборка таксонов. Очевидно, что о каких-то твердых выводах для филогении и системы тут пока говорить рано. К сожалению, проблема плохой документированности использованного материала и невозможности проверки определений (в ряде случаев явно ошибочных) актуальна и для этих работ.

Важным результатом молекулярно-генетических реконструкций стали свидетельства в пользу базального положения семейств Chaeteessidae и Mantoididae и однократного возникновения метаторакального уха и чувства слуха у богомолов. Это позволило впервые предложить две крупные, филогенетически обоснованные группировки – Artimantodea и Cernomantodea, соответственно. К Cernomantodea были отнесены все слышащие богомолы.

Работа Виланда (Wieland, 2013) включала в себя детальное описание и анализ внешней морфологии, новую терминологию для многих структур и филогенетический анализ отряда на основе признаков внешней морфологии, охватывавший 122 вида и подвида. Полученные филогенетические деревья оказались слабо разрешенными и по большей части не совпали ни с традиционными классификациями, ни с результатами молекулярно-филогенетических реконструкций.

Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) предложили самую современную, повсеместно используемую сегодня классификацию отряда (Приложение 3), включающую 16 надсемейств (10 из них монотипические), 29 семейств и 60 подсемейств, с делением последних на трибы и подтрибы и введением нескольких таксонов рангами ниже отряда и выше подсемейства. В частности, как один из важнейших таксонов были выделены Amerimantodea, ограниченные в своем распространении Новым Светом. Это все лишённые органа слуха богомолы, кроме трех базальных семейств (Mantoididae, Chaeteessidae и Metallyticidae). Авторы привлекли все имеющиеся на тот момент данные о внешней морфологии, кариологии и системах определения пола Mantodea и результаты молекулярно-филогенетических реконструкций. Они также описали множество новых признаков: гомологи выростов переднеспинки, областей окраски крыльев и других. Но, что наиболее важно, эта работа стала первой, где признаки гениталий самцов не просто были включены в филогенетический анализ (о вкладе авторов в понимание собственно морфологии гениталий было сказано выше), но эти признаки стали, по утверждению авторов, фундаментом классификации. По мнению Шварца и Руа, гениталии богомолы дают значительно менее гомопластичные и более надежные для целей систематики признаки, по сравнению с внешней морфологией, именно на высоких таксономических уровнях. Насколько это утверждение нашло отражение в системе? Шварц и Руа представляют свою классификацию как кладистическую (из системы можно восстановить кладограмму, хотя в самой статье она не приведена), где клады обоснованы синапоморфиями. Система была построена в ручном режиме, без привлечения каких-либо алгоритмов. Трансформационные ряды признаков выводились авторами в режиме «синтеза данных». Филогения, заложенная в основу классификации, в значительной мере повторяет молекулярно-филогенетические реконструкции (главным образом, Svenson, Whiting, 2009). Девять семейств и 30 подсемейств не поддержаны никакими апоморфиями. Многие другие семейства и

подсемейства основаны на неуникальных, высоко гомопластичных, по мнению самих авторов, апоморфиях, которые часто не описывают всех членов клады. Нередко предполагаемые Шварцем и Руа семагенетические реконструкции включают многократную редукцию и возникновение *de novo* одной и той же структуры вдоль филогенетической линии. Особенно это касается признаков гениталий. В большинстве случаев клады поддержаны единственной синапоморфией, и из-за выбранной авторами методики ручного подбора синапоморфий, конкурирующие гипотезы на основе тех же данных невозможно не только сравнить, но даже выдвинуть. Не вполне понятна и выборка таксонов, которые авторы смогли изучить непосредственно.

Таким образом, за последнее десятилетие появились первые гипотезы о филогении богомолов и основанная на них система, что является громадным шагом вперед по сравнению с постулативными классификациями XIX и XX века. Тем не менее, результаты филогенетических анализов часто противоречат друг другу, а система остается недостаточно обоснованной. Монофилия многих семейств, не говоря уже о таксонах более низкого ранга, нуждается в проверке.

Вопрос, раскрыт ли полностью в контексте решения этой задачи потенциал гениталий, и разумно ли вообще использовать их признаки для построения филогении и классификации, является весьма актуальным. Действительно, в современной систематике насекомых признаки гениталий часто используются при описании и для диагностики видов и родов, но гораздо реже – для решения вопросов надродовой систематики и построения филогенетических деревьев (Горохов, 1984, 1986a, b, 1995a, b; Klass, 1997; Belousov, 1998; Yang, Chang, 2000; Aspöck et al., 2001; Hebsgaard et al., 2004; Пономаренко, 2004; Hünefeld, Kristensen, 2010; Douglas, 2011; Lawrence et al., 2011; Tarasov, Genier, 2015; Arzanov, Grebennikov, 2017; и др.). В контексте этого вопроса Горохов (Gorochov, 2014, 2015) предложил новое определение «первичных» и «вторичных» половых признаков. К первым он отнес половые признаки, стабильные внутри вида. Для объяснения наличия отличий в состояниях первичных половых признаков (в том числе, признаков полового аппарата) на уровне рода и выше, Горохов выдвинул гипотезу «генитальных часов». Согласно этой гипотезе, в то время как темп эволюции адаптивных признаков варьируется во времени в очень широких пределах (будучи напрямую связанным с уровнем экологической конкуренции), эволюция

признаков полового аппарата подобна генетическому дрейфу, поскольку гениталии не настолько подвержены действию естественного отбора. Если темп их эволюции постоянен, это позволяет связывать масштаб различий между гениталиями таксонов с давностью дивергенции этих таксонов и делает признаки гениталий подходящими для целей надвидовой систематики. При этом постоянство темпа эволюции не гарантирует отсутствие гомоплазии, что было показано и Гороховым (Gorochov, 2014, 2015), обнаружившим многократное возникновение одних и тех же типов гениталий в разных ветвях длинноусых прямокрылых (*Ensifera*).

Чисто механически построение дерева возможно на основе любого, сколь угодно гомопластичного набора признаков, и полученное дерево само по себе еще ничего не говорит о надежности признаков гениталий (и любых других) как основы для его построения. В этой связи полезно рассмотреть работы, где проведено сравнение вклада в реконструкцию филогенеза какой-либо группы признаков гениталий и других комплексов признаков. В подобных работах используется один из двух подходов: 1) построение двух реконструкций филогенеза независимо по признакам гениталий и по альтернативному комплексу признаков и последующее их сравнение; 2) вычисление стандартных парсимониальных индексов CI (consistency index, Kluge, Farris, 1969) и RI (retention index, Farris, 1989), отражающих уровни гомоплазии и синапоморфии, отдельно для наборов признаков гениталий и альтернативного комплекса признаков.

Йошизава и Джонсон (Yoshizawa, Johnson, 2009) обнаружили совпадение гипотез о филогенезе Psocodea, выдвинутых на основании анализа, с одной стороны, строения гениталий, с другой стороны, последовательностей 18S рРНК. Обе эти гипотезы указали на полифилию Phthiraptera в противоположность классическим представлениям об их монофилии, основанных на внешне-морфологических апоморфиях. Однако, морфологическая матрица, использованная авторами, была очень мала и состояла всего лишь из 11 признаков.

Похожий результат был получен Тарасовым и Солодовниковым (Tarasov, Solodovnikov, 2011) для навозных жуков рода *Serrophorus* (Coleoptera: Scarabeidae), где «генитальная» реконструкция филогенеза совпала с реконструкцией на основе наиболее полного на тот момент набора отсеквенированных последовательностей ДНК (но не с

более ранними молекулярными реконструкциями и не с традиционными представлениями, основанными на внешне-морфологических признаках).

Сонг и Марино-Перез (Song, Marino-Perez, 2013) оценили филогенетический сигнал гениталий Acridomorpha (Orthoptera) путем сравнения CI и RI признаков гениталий на двух деревьях, построенных, соответственно, на основе признаков гениталий и по митогеномным последовательностям. В обоих случаях индексы показали наличие сигнала (их значение было в среднем 0.46–0.68), однако, топология «генитального» дерева отличалась от топологии «молекулярного». Индивидуальные индексы признаков заметно отличались друг от друга. Авторы сделали вывод, что гениталии саранчовых представляют из себя комплекс эволюционирующих с разной скоростью признаков, полезных для реконструкции филогенеза, но не свободных от гомоплазии. Непосредственное сравнение филогенетического сигнала гениталий с таковым митогеномных данных авторы не провели.

Палацино-Родригез с соавторами (Palacino-Rodriguez et al., 2013) получили качественно иной результат при реконструкции филогенеза рода *Erythemis* (Odonata). Авторы провели ряд кладистических анализов матриц признаков внешней морфологии, гениталий, окраски и всех признаков вместе, фиксируя лишь уникальные синапоморфии (RI=1.0). В результате, уникальные синапоморфии были обнаружены лишь среди признаков внешней морфологии и окраски, но не среди признаков гениталий. Этот результат противоположен результатам остальных исследований. Однако заметим, что из 131 признака, выделенных авторами, всего лишь 15 касались гениталий, в то время как для описания окраски было выделено 67 признаков.

Наконец, единственный имеющийся метаанализ (Song, Bucheli, 2009) статистически сравнил значения RI и CI генитальных признаков и признаков внешней морфологии в 41 таксоне насекомых рангом от рода до отряда (83% в ранге подсемейства и ниже). Оценка проводилась в рамках единственной кладограммы для каждого таксона, основанной на совместном анализе генитальных и негенитальных признаков. Результаты наиболее общего анализа показали, что признаки гениталий статистически «поставляют» больше синапоморфий и меньше гомоплазий, чем признаки внешней морфологии, однако CI и RI признаков гениталий и признаков

внешней морфологии, заведомо не находящихся под действием полового отбора, были одинаковы.

Таким образом, имеющиеся противоречивые данные по другим группам не позволяют обобщить эффективность использования признаков гениталий в макрофилогенетике и распространить это обобщение на богомолов, а сколько-нибудь сопоставимый анализ для них самих отсутствует. Дженсен с коллегами (Jensen et al., 2009) в исследовании эволюции гениталий рода *Tenodera* обнаружили низкое разрешение кладограммы, построенной только по признакам гениталий, в то время как кладограммы по молекулярно-генетическим и комбинированным данным были полностью разрешенными. В единственной имеющейся работе, где признаки гениталий богомолов использовались для построения системы отряда (Schwarz, Roy, 2019), они использовались в комплексе с остальными признаками. Из-за отсутствия опубликованного полного списка признаков и их состояний, невозможно сравнить индексы использованных признаков. Количество синапоморфий клад, выделенных на основе признаков гениталий, не превышает таковое, выделенное на основе признаков внешней морфологии, а уровень гомоплазии в них сопоставим. Вполне возможно, что это вызвано недостаточно подробным описанием морфологии, плохо проработанными гипотезами о гомологии и другими факторами.

Подводя итог, можно отметить, что надвидовая систематика Mantodea все еще находится в процессе становления. Имеющиеся работы содержат взаимно противоречивые гипотезы о филогении отряда. Для многих выделяемых в современной классификации надродовых групп не описано надежных синапоморфий, что затрудняет диагностику новых таксонов и вообще ставит под сомнение монофилию этих групп. Использование признаков гениталий в надродовой систематике богомолов пока что весьма ограниченное, неравномерное и в значительной мере произвольное. Тем не менее, уже полученные результаты и немногочисленная литература об эффективности использования гениталий в макросистематике других групп насекомых указывают на актуальность задачи использования признаков гениталий в филогенетике Mantodea и сравнения их эффективности с другими комплексами признаков.

### 1.3. Функциональная морфология и представления об эволюции гениталий богомолов

Сложность устройства полового аппарата самцов богомолов порождает многочисленные вопросы о функции тех или иных элементов в процессе копуляции. Однако таковые очень трудно установить с уверенностью на основании изучения только их морфологии.

Хотя общая репродуктивная биология Mantodea привлекала исследователей на протяжении веков, функциональной морфологии гениталий уделялось очень мало внимания. В большинстве имеющихся работ описывается только внешние проявления процесса копуляции. Богомолы спариваются в «ложной позе «самец сверху»» (классификация поз по Huber et al., 2007). Согласно описаниям копуляции, обзор которых дан Максвеллом (Maxwell, 1999), она начинается с того, что самец забирается на самку и изгибает вершинные сегменты брюшка в форме буквы S. У некоторых видов этому может предшествовать ритуал ухаживания (Maxwell, 1999; Govorov, 2019), пальпация самцом брюшка самки кончиком своего брюшка и/или постукивание тела самки антеннами или передними ногами (у *Hymenopus* Serville, 1831: Delfosse et al., 2007). Ввиду закрытости половой камеры самки, для введения гениталий самца необходимо, чтобы генитальная пластинка самки была опущена. Некоторые авторы полагают, что кооперация самки для этого необходима (Roeder, 1935; Quesnel, 1967; Schauff, Jones, 1978; Liske and Davis, 1987; Maxwell, 1999). Вся программа движений гениталий и терминальных придатков контролируется исключительно последним брюшным ганглием у обоих полов, что было экспериментально показано Рёдером (Roeder, 1935). Вне копуляции эта программа просто подавляется сигналом подглоточного ганглия. Как следствие, обезглавленные особи успешно копулируют (в том числе и в случае полового каннибализма). Продолжительность копуляции контролируется самцами, а не самками (по крайней мере, у *Ciulfina*: Holwell, 2008). Сперматофор непосредственно наблюдался у таких отдаленно родственных групп, как Acanthopidae (*Acontista* Saussure, 1872: Quesnel, 1967), Nanomantidae (*Ciulfina*: Holwell, 2007), Amelidae (*Ameles* Burmeister, 1838: Gerhardt, 1914) и Mantidae (*Mantis*: Gerhardt, 1914; Berg et al., 2011; *Tenodera*: Liske and Davis, 1987; Hashimoto et al., 2016; *Hierodula* Burmeister, 1838: Mirzaee et al., 2022). Поэтому можно полагать, что у всех Mantodea

оплодотворение сперматофорное. После копуляции у ряда видов наблюдалось выталкивание или поедание сперматофора самкой (Quesnel, 1967; Maxwell, 1999; Holwell, 2007; Berg et al., 2011; Mirzaee et al., 2022). В большинстве описаний копуляции движениям гениталий самца не уделено никакого внимания. Лишь в некоторых из них встречаются упоминание «присоединения» самца с помощью неких «claspers», однако невозможно понять, какие генитальные и/или терминальные структуры имеются в виду.

Содержательная интерпретация реконструкций эволюции генитальной морфологии возможна лишь при понимании того, какую роль в копуляции и оплодотворении играет тот или иной элемент. При этом очевидно, что морфологическое разнообразие гениталий (в первую очередь, гениталий самцов) должно в той или иной мере влиять и на их функциональное разнообразие. Всевозможные механизмы захвата и удержания самок во время копуляции (Wulff et al., 2015), средства преодоления её «защиты», появившиеся в ходе «гонки вооружений» (Yassin, Orgogozo, 2013), травмирующее осеменение (Crudgington, Siva-Jothy, 2000) – вот лишь некоторые яркие примеры. В настоящее время признается три фактора, влияющих на эволюцию гениталий: конкуренция между самцами, выбор самки, и конфликт полов, когда факторы, повышающие приспособленность одного пола, наносят ущерб приспособленности другого (Eberhard, 2010). Из этих трех факторов, выбор самки может воплощаться в бесконечном многообразии стратегий (Eberhard, 2011). Маловероятно, что в каждом конкретном случае действует только один из этих факторов, и строгое их разграничение часто невозможно. В этой ситуации элементы гениталий самца потенциально могут играть одну из пяти ролей во время копуляции (Wulff, Lehmann, 2016; Crudgington, Siva-Jothy, 2000): (1) заякоривание, (2) стимуляция самки, (3) перенос спермы, (4) удаление спермы соперника, (5) намеренное повреждение гениталий самки. Один и тот же элемент может выполнять различные функции на разных стадиях копуляции (Wulff et al., 2017), и эти функции могут отличаться у разных видов (Wulff, Lehmann, 2020). Чтобы сузить спектр возможных интерпретаций, важно принять во внимание тип брачной системы у изучаемого таксона. Брачные системы богомолов изучены слабо. Из того, что все же известно, складывается картина некоторого разнообразия в трех основных аспектах: моно/полиандрия, моно/полигиния и присутствие полового каннибализма *во время* копуляции. Хотя самке достаточно единственного успешного спаривания, чтобы оплодотворить все свои яйца до самой

смерти (Maxwell, 1999), у большинства (но не у всех) изученных видов и самец, и самка могут спариваться несколько раз в течение жизни (Maxwell, 1999; Holwell et al., 2007; Barry et al., 2009, 2011; Berg et al. 2011; Vanitha et al., 2016; Christensen, Brown, 2018; Jayaweera et al., 2019). Яркой иллюстрацией того, насколько конкурентной может быть полиандрическая система для самцов, являются свидетельства множественного отцовства одной оотеки (Umbers et al., 2011; Watanabe et al., 2011; Nagata et al., 2022), а также преимущества спермы второго по счету партнера (Maxwell, 1999; Barry et al., 2011), обнаруженные у некоторых видов. Теория предсказывает появление мощного выбора самки (female choice) в подобных брачных системах (Puurtinen, Fromhage, 2017). При наличии полового каннибализма самец дополнительно рискует спариться только один раз в жизни. Поэтому для него становится крайне важным успешное завершение копуляции несмотря ни на что, равно как и гарантия его исключительного отцовства у первой же самки, с которой он спаривается, независимо от того, девственна она или нет. Можно ожидать, что это приведет к отбору на способность гениталий самца как можно надежнее удерживать самку, стимулировать её гениталии и удалять из её генитальной камеры сперматофоры конкурентов. В частности, самцу были бы выгодны множественные точки закоривания, поскольку это увеличивает шанс, что в случае каннибализма вершинные сегменты его брюшка все еще будут прикреплены к самке и завершат процесс оплодотворения. Вдобавок, увеличение продолжительности копуляции привело бы к увеличению продолжительности охраны самки (mate guarding) и копулятивного ухаживания и, возможно, к росту количества переданной спермы (однако см. Holwell et al., 2010; Weggelaar et al., 2019, где продолжительность копуляции не коррелирует с количеством переданной спермы).

Только две работы непосредственно исследовали механику копуляции у Mantodea. Холуэлл с коллегами (Holwell et al., 2015) использовали микротомографию для изучения копулирующих пар *Ciulfina baldersoni* Holwell et al., 2007. Шесть пар были умерщвлены в процессе копуляции с помощью углекислого газа и зафиксированы в 70% этаноле. Сканирование проводилось в парах этанола. В статье представлен скриншот виртуального среза трехмерной реконструкции одной из пар и словесное описание с использованием частично оригинальной терминологии для структур гениталий. Авторы отметили, что правый и вентральный фалломеры, по-видимому, служат для раздвигания стенок генитальной камеры самки и фиксирования гениталий самца. Яйцеклад

фиксируется между «склеротизованным выростом и лопастью вентрального фалломера», а апикальный вырост левого фалломера поддерживает сперматофор, который отложен у изображенной пары глубоко в генитальной камере самки. Из-за низкого разрешения скриншота, представленного в статье, большая часть деталей на нём неразличима, а оригинальный массив данных, к сожалению, был утерян (G. Holwell, личн. сообщ.).

Для *Tenodera aridifolia* (Houttuyn in Stoll, 1813) Хасимото и коллеги (Hashimoto et al., 2016) использовали комбинацию ампутирования дистальных выростов гениталий, чтобы оценить их влияние на успех копуляции, и покрытия апикального отростка левого фалломера флуоресцентными гранулами для определения области, где он взаимодействует с гениталиями самки. Они предположили, что апикальный вырост левого фалломера участвует в опускании генитальной пластинки самки, в то время как дистальный вырост вентрального фалломера – в передаче сперматофора. Свою гипотезу они проиллюстрировали 3D-моделью взаимодействия гениталий самца и самки.

В дополнение к этим двум исследованиям функциональной морфологии, Холуэлл и коллеги (Holwell et al., 2010) попытались измерить корреляцию между успехом переноса спермы и формой гениталий самцов у *Ciulfina klassi* Holwell et al., 2007. Они математически описали форму выростов левого и правого фалломера с помощью геометрической морфометрии. Результаты подтвердили, что именно форма, а не размер элементов гениталий влияет на успешность трансфера спермы. Интересно, что на количество переданных самке сперматозоидов не оказали существенного влияния ни продолжительность копуляции (несмотря на то, что она контролируется самцом), ни время прикрепления сперматофора после копуляции, но на него повлияла общая продолжительность того и другого периода вместе. На время копуляции повлияли относительные показатели кривизны левого фалломера, на общую продолжительность и количество переданных сперматозоидов – относительные показатели кривизны левого и правого фалломеров. Самцы *C. klassi* с определенными относительными положениями выростов левого фалломера, изгибом апикального выроста и положением выростов правого фалломера передают самке больше сперматозоидов за более короткое время. Однако из-за природы методики Холуэлла и коллег, расшифровка механизмов

причинно-следственной связи между формой элементов и количественными характеристиками копуляции по их данным невозможна.

Наконец, в работе, посвященной эволюции гениталий самцов в роде *Tenodera*, Дженсен с коллегами (Jensen et al., 2009) рассматривали повреждающую функцию для фаллоидной апофизы у *Tenodera* из-за наличия на ней шипов. Эта интерпретация была навеяна наблюдениями за зерновками (Crudginton, Siva-Jothy, 2000) и пауками-каннибалами (Miller, 2007). Повреждение гениталий самки может повысить успешность самца за счет снижения риска конкуренции спермы и увеличения доли яйцекладок, осуществляемых сразу после спаривания. Авторы предположили, что склеротизованные и покрытые шипами гениталии могут быстро возникать в ответ на половой каннибализм, и самцы могут испытывать сильное давление отбора, направленное на эволюцию морфологии, эффективной для повреждения самок, чтобы сместить баланс приспособленности за счет адаптивной жертвы самцов.

В этой же работе на основе реконструкции филогенеза рода, сделанного по молекулярно-генетическим данным, был построен сценарий эволюции гениталий самцов *Tenodera*. По сравнению с внешними группами, было отмечено загибание «титиллятора» левого фалломера и удлинение «псевдофаллуса» относительно правого фалломера. Внутри рода один из передних выростов, «акутолобус», дважды независимо приобрел форму заостренного плоского крючка. Достаточно динамичная эволюция наблюдалась и у других элементов, в то же время сохранялись немногие элементы, консервативные по форме (такие, как дистальный вырост «гипофаллуса»). Авторы поддержали гипотезу о быстрой эволюции гениталий богомоллов, вызванной давлением полового отбора в каннибалистической брачной системе.

Из сегогенетических реконструкций признаков гениталий самцов богомоллов, предложенных Шварцем и Руа (Schwarz, Roy, 2019) следует многократное появление и возникновение одних и тех же архетипических (если и не полностью гомологичных друг другу) состояний выростов левого и вентрального фалломеров. Самый склеротизованный вырост левого фалломера, фаллоидная апофиза, имеет, по мнению авторов, четкую тенденцию к раздвоению и расхождению двух вершин вдоль края фалломера вперед и назад. Авторы изобразили схему этого сегогенеза. Напротив, в случае двух дистальных выростов вентрального фалломера в разных филетических

линиях наблюдается тенденция к редукции одного из них, так что единственный вырост у многих таксонов интерпретируется Шварцем и Руа как результат редукции второго. В отношении функции, авторы выдвигают предположения об участии дистальных выростов и фаллоидной апофизы в удержании самки при копуляции, а последней – и в передаче сперматофора. Редукция, таким образом, интерпретируется как результат снижения давления полового отбора или снижения агрессивности самок. Шварц и Руа отмечают сравнительную однородность правого фалломера у богомолов, свидетельствующую, по их мнению, об отсутствии давления отбора на него. Единственным исключением они называют подсемейство *Tarachodinae*, где морфология правого фалломера разнообразна, а копуляция протекает в довольно агрессивной манере. В большинстве других таксонов лишь части, участвующие в передаче сперматофора, подвержены наиболее мощному отбору.

Подводя итог, сведения о функции генитальных элементов самцов богомолов и представления о тенденциях в их эволюции до сих пор остаются чрезвычайно фрагментарными и спекулятивными.

#### **1.4. Заключение к Главе 1.**

Как следует из имеющейся литературы, в настоящее время является актуальной задача детального сравнительно-морфологического изучения строения полового аппарата самцов *Mantodea* и разработка точной терминологии его элементов, пригодной для применения в отношении любого представителя отряда. Это позволит оценить потенциал использования признаков строения гениталий в систематике богомолов и задействовать их в филогенетическом анализе группы. В свою очередь, установление функций отдельных элементов полового аппарата во время копуляции прояснит важный аспект биологии *Mantodea* и позволит предложить эволюционную интерпретацию возможных синапоморфий в строении гениталий надвидовых таксонов. Таким образом, поставленные в настоящей работе цели и задачи представляются весьма актуальными.

## 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 (MNHW, 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). Материал перечислен в Приложении 1.

Для уточнения гомологии ряда элементов нами также были изучены мышцы гениталий у представителей 8 семейств: *Chaeteessa* spp. (Chaeteessidae), *Mantoida cf. luteola* (Mantoididae), *Thrinaconyx* sp. (Thespidae), *Musonia remota* (Thespidae), *Angela* sp. (Angelidae), *Macromantis hyalina* (Photinaidae), *Iris polystictica* (Eremiaphilidae), *Severinia turcomaniae* (Toxoderidae), *Mantis religiosa*, *Hierodula transcaucasica* (Mantidae). Данный материал и параметры его сканирования отдельно перечислены в Приложении 2.

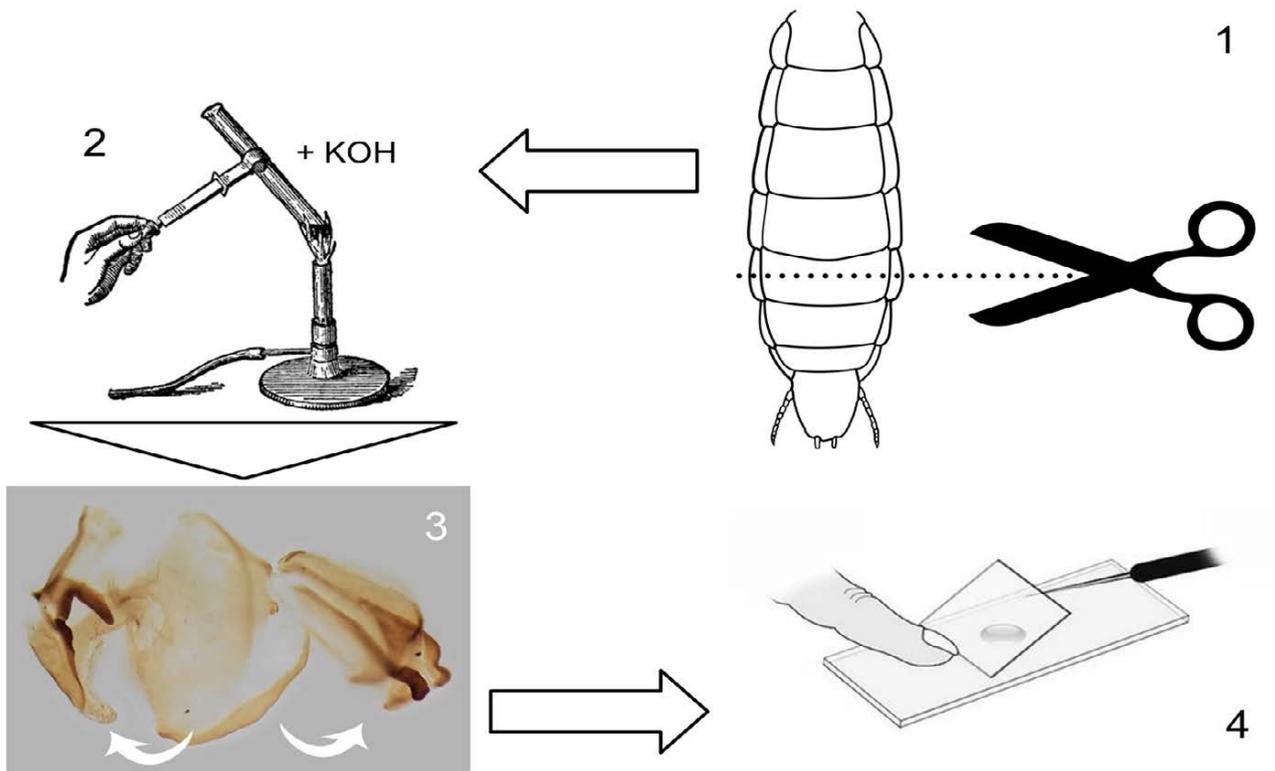
В тексте данной и последующих глав используется классификация Шварца и Руа (Schwarz, Roy, 2019), за исключением семейств Acanthopidae, Acontistidae и Stenophyllidae, система которых дана по Ривере и Свенсону (Rivera, Svenson, 2016). Используемая классификация изложена в Приложении 3.

#### 2.2. Методика препарирования гениталий и терминалий

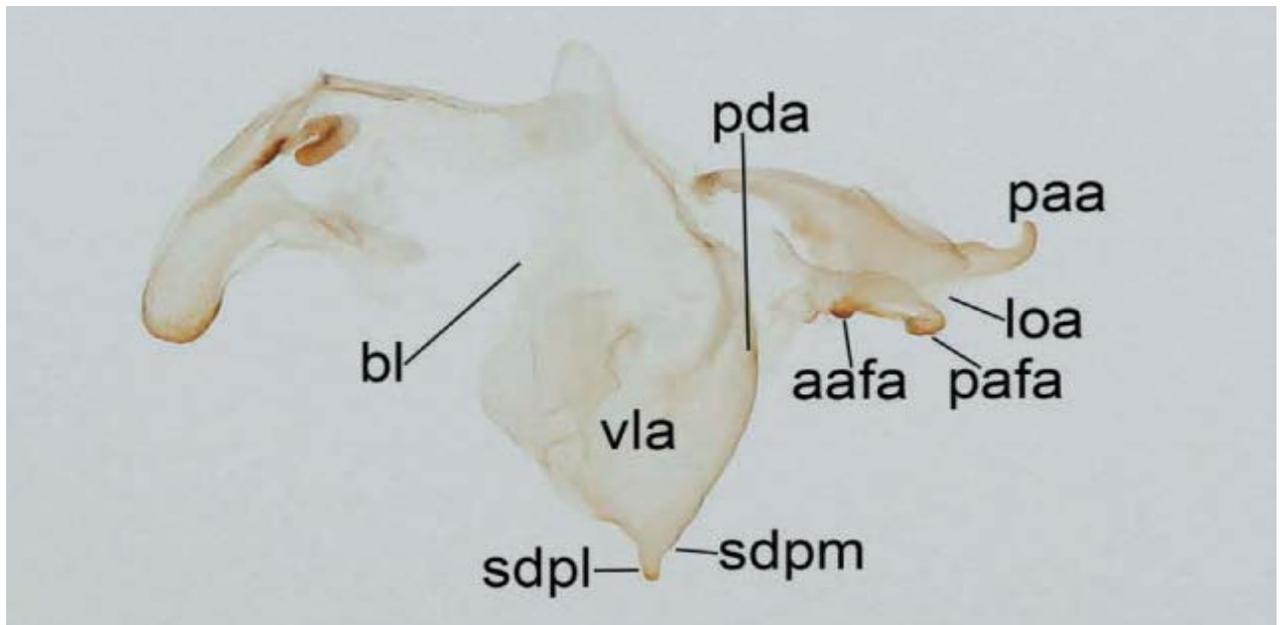
Традиционно при препарировании гениталий самцов богомоллов (Beier, 1954; Bazyluk, 1960; Kaltenbach, 1996, 1998; Schwarz, Roy, 2019) у насекомого удаляется

значительная часть брюшка – начиная с 8-го сегмента или еще раньше, иногда удаляют все брюшко целиком (Рисунок 2.1). Затем брюшко вываривается в растворе КОН. Нередко это делается по единому протоколу для крупных и мелких видов, с более или же менее склеротизованными гениталиями, что в последнем случае приводит к повреждению более тонких соединительных мембран. После промывки в растворе уксусной кислоты и/или воде гениталии отделяются от остального брюшка и разделяются на отдельные фалломеры (т.н. «расправка»), при этом уничтожаются все элементы, находящиеся на мембране, соединяющей фалломеры. На финальном этапе гениталии фиксируются в «расправленном» состоянии в канадском бальзаме, эупарале или другом фиксаторе под покровным стеклом, превращаясь в постоянный препарат. При его изготовлении гениталии искусственно расплющиваются, форма отдельных частей искажается, и теряется всякая информация о трехмерной структуре и взаимном положении элементов (Рисунок 2.2). В зависимости от использовавшегося фиксатора, в постоянных препаратах гениталии постепенно теряют окраску и могут становиться вовсе неразличимыми спустя всего лишь 30–40 лет. Большинство исследованных нами постоянных препаратов гениталий самцов богомолов в европейских музеях оказались совершенно непригодными для настоящего исследования. Таким образом, традиционную методику препарирования гениталий самцов богомолов нельзя признать адекватной.

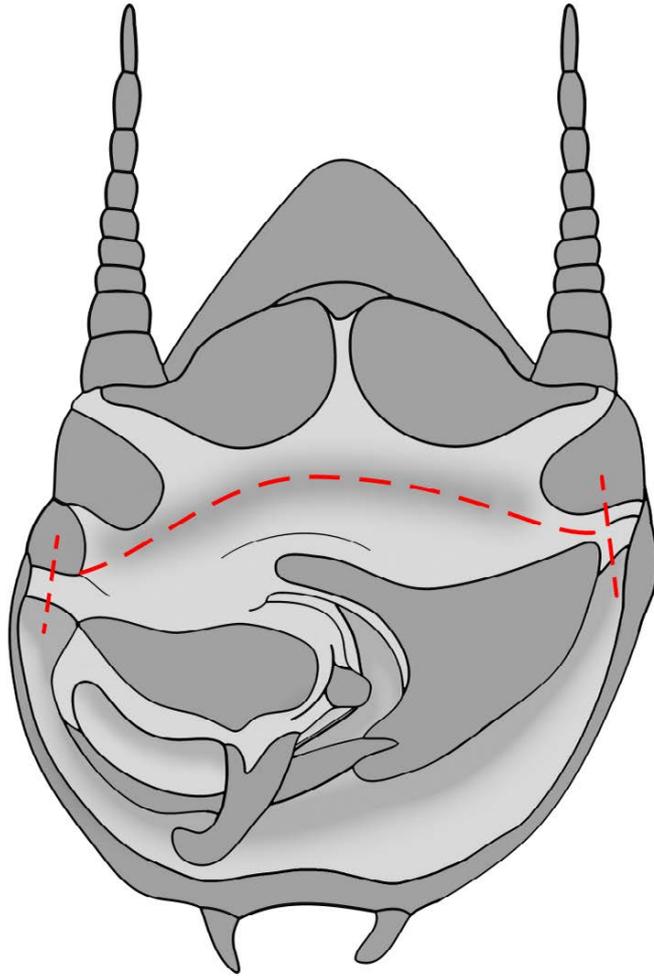
Для изучения основных морфологических структур гениталий, за исключением мышц, применялся следующий подход. Сухие экземпляры размачивались во влажной камере до нужной кондиции, спиртовые экземпляры предварительной подготовке не подвергались. Достаточно крупный размер всех представителей отряда и современные микрохирургические инструменты (такие как офтальмологические микроножницы) позволяют аккуратно разделять структуры, не вызывая излишних повреждений, в первую очередь, прегенитальных сегментов. С помощью микроножниц и препаровальных игл разрезались межсегментные мембраны и отделялась вершина брюшка (9-й кокостернит, 10-й тергит и всё, что лежит между ними). Плевральная мембрана, соединяющая терминалии (сегменты 10–11) с одной стороны с 9-м кокостернитом и гениталиями с другой, перерезалась (Рисунок 2.3), после чего обе получившиеся части погружались в 10% водный раствор КОН комнатной температуры



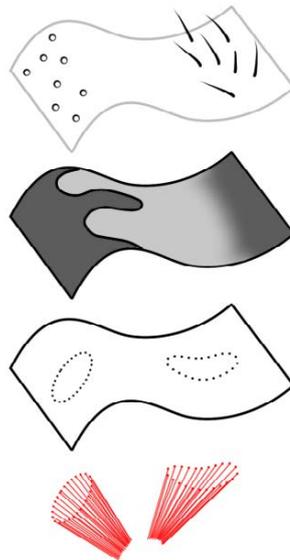
**Рисунок 2.1.** Традиционная методика препарирования и фиксации гениталий Mantodea.



**Рисунок 2.2.** Пример препарата, приготовленного по традиционной методике. Источник: Schwarz, Roy, 2019.



**Рисунок 2.3.** Первый этап разделения полового аппарата, генитальной пластинки и терминалий. Пунктиром показаны линии разреза.



**Рисунок 2.4.** Схема «разложения» морфологии на слои рассмотрения: покровные элементы, склериты, формативные элементы и мускулатура.

до растворения мышц, жирового тела и трахей (обычно в течение 3–24 ч, в зависимости от размера). Каждый час осуществлялся контроль образца для предотвращения чрезмерной выдержки. Далее образцы промывались в течение 24 ч в дистиллированной воде, затем сутки – в 70% растворе этанола, после чего помещались в глицерин. При необходимости остатки мягких тканей аккуратно удалялись из внутренних полостей гениталий и терминалий микропинцетом и препаровальными иглами. 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 длительного хранения препараты гениталий подкальвались к соответствующим экземплярам в микропробирках с глицерином. Предлагаемая методика позволяет сохранить все формативные элементы гениталий, склериты и покровы в их исходном положении и форме на неопределенно долгое время. Хранение в глицерине в непосредственной связи с самими экземплярами (а не в отдельном хранилище препаратов) делает препараты всегда доступными для изучения в трех измерениях и манипуляции, а также исключает их путаницу или утрату.

Изучение препаратов гениталий велось в отраженном и проходящем свете с использованием стереомикроскопа МБС-10. Для определения границ склеритов использовалась как их пигментация, так и механическое воздействие на поверхность гениталий препаровальной иглой. Фотографирование осуществлялось в глицерине в отраженном и проходящем свете на различных стек-установках, снабженных зеркальными камерами Canon. Сборка стеков осуществлялась в программе Zerene Stacker 1.04. Полученные фото служили основой для рисунков, которые изготавливались в программе Adobe Photoshop CS5.

Изучение мышц проводилось с помощью компьютерной томографии. У заспиртованного экземпляра отделялась вершина брюшка, начиная с 8-го сегмента. Образец подвергался спиртовой проводке, посуточно в 80%, 95% и 100% этаноле. Далее образец погружался в гексаметилдисилазан на 1 ч, после чего высушивался под вытяжкой. Готовый образец наклеивался срезом на шкантик и сканировался в

микротомографах Neoscan N80 (Палеонтологический институт РАН) либо SkyScan 1272 (МГУ им. М.В. Ломоносова) с параметрами, указанными в Приложении 2. Фильтры не использовались. Реконструкция проводилась в программе NRecon 1.6.10. Полученные стеки разрешением 2752 на 2752 на 1725 вокселей визуализировались и окрашивались в программе CTVOx 3.3.0.

### 2.3. Принципы терминологии и установления гомологии

Как следует из сравнительного обзора терминологических систем гениталий богомолов, представленного в Главе 1, система К.-Д. Класса (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017) является наиболее перспективной для дальнейшей разработки. В своей оригинальной формулировке система К.-Д. Класса отдельно описывает формативные элементы (всевозможные инвагинации и эвагинации кутикулы гениталий) и склериты, которые располагаются на поверхности формативных элементов. В настоящей работе впервые даны определения типам элементов гениталий, а их номенклатура стандартизована.

Наружные гениталии богомолов являются по большей части непрерывной с остальным телом поверхностью, образуемой кутикулой. Эта поверхность

(а) обладает сложной формой, например, локально выпячиваясь в выросты или впячиваясь в карманы;

(б) имеет резко различную степень склеротизации, т.е. отдельные явно ограниченными её участки являются склеритами;

(в) несет на себе различные покровные элементы, такие как щетинки, шипики, микроскульптуру и т.д.;

(г) подвижна, что обеспечивается системой мышц, прикрепленных к ней изнутри.

Соответственно этому, структура гениталий может быть разложена на четыре слоя рассмотрения, которые соответствуют четырем перечисленным совокупностям (Рисунок 2.4):

**1. Формативные элементы** – это формы, которые принимают разные области кутикулы, образующей половой аппарат.

**2. Склериты** – это более или менее четко ограниченные участки утолщенной, жесткой кутикулы, разделенные гибкой, прозрачной на препаратах мембранозной кутикулой. Склериты потенциально могут разрастаться и сокращаться в ходе эволюции гениталий, меняя свое распространение на поверхности тех или иных формативных элементов. Идентифицированы и гомологизированы могут быть не только склериты, но и локальные мембранозные участки – по их положению среди склеротизованных областей и/или на определенных формативных элементах.

**3. Покровные элементы** – это разнообразные производные кутикулы (микрорельеф, шипики, микротрихии, сенсиллы и т.д.).

#### **4. Мускулатура.**

Элементы каждого слоя названы по определенным правилам, сохраняя преемственность с номенклатурой К.-Д. Класса. Основной её особенностью являются краткие буквенно-цифровые названия (например, **pda**, **L1B**, **r3**). Многие из них произошли от старых аббревиатур, однако в рамках системы эти краткие названия являются именно точными названиями, а не аббревиатурами, и никак не «расшифровываются». Класс (в Brannoch et al., 2017) подробно расписывает преимущество кратких названий над традиционными (краткость описаний, точное соответствие названий между текстом и иллюстрациями, возможность употребления единой номенклатуры для всех отрядов насекомых и др.). Тем не менее, для удобства для каждой структуры здесь предложены также развернутые «обиходные» названия, которые выделены курсивом. Как минимум при первом употреблении основного названия перед ним указывается тип элемента, а само оно выделяется жирным шрифтом.

Для формативных элементов, склеритов и покровных элементов к названию могут в случае необходимости добавляться постфиксы положения:

–**d** для дорсальной части,

–**v** для вентральной части,

- l** для левого края/парного элемента,
- r** для правого края/парного элемента,
- a** для переднего края/положения,
- p** для заднего края/положения,
- o** для отверстий в формативном слое.

Знак «+» обозначает гипотезу слияния двух элементов. Например, **afa+loa** – это единый элемент, который предполагается результатом слияния элементов **afa** и **loa**, и частично гомологичен каждому из них. Знак «-» обозначает точку контакта элементов одного слоя (соприкосновение, сочленение, переход – в зависимости от слоя рассмотрения). Две точки «..» после названия обозначают предполагаемую редукцию (только на иллюстрациях). Различный стиль написания названий объектов разных слоев позволяет использовать сокращенную запись взаимного пересечения элементов с помощью скобок. Например, **L1(afa)** означает часть склерита **L1**, которая лежит на формативном элементе **afa**, а **afa(L1&L2)** обозначает те части формативного элемента **afa**, которые несут склериты **L1** и **L2**, в их совокупности. Более специфические аспекты номенклатуры каждого из слоев будут перечислены ниже.

Чтобы избежать идентичных названий для любых двух структур различной природы, в ходе нашей работы был скомпилирован список всех кратких названий и обозначений для *всей* морфологии Dictyoptera, фигурирующих в литературе.

На иллюстрациях сплошные линии обозначают сгиб поверхности, а линии крупных точек – виртуальные разрезы. Широкие прямые и изогнутые стрелки указывают направление входа в карман, узкие стрелки указывают на элемент. Если название элемента не снабжено стрелкой, то на рисунке оно находится непосредственно на элементе. На иллюстрациях общей морфологии поверхности сделаны полупрозрачными. Мембраны закрашены серым цветом, цвета склеритов постоянны: **L1** – синий, **L2** – зеленый, **L4** – коричневый, **R1** – красный, **R3** – голубой (кроме Рисунков 2.6, 2.7, 2.14, 2.22). На всех иллюстрациях показан вид сверху, если не указано иное.

При установлении гомологии использованы классические критерии Ремане (Remane, 1956): положения, специального качества и переходных форм. 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

Предметом настоящей работы являются структуры брюшка самца богомола, начиная со кокостернита 9 сегмента и заканчивая 11 сегментом. Целью данной главы является дать описание морфологии и терминологии этих структур в самом общем виде, что позволило бы выявлять те или иные структуры (или констатировать их отсутствие) у произвольного таксона Mantodea. Порядок рассмотрения элементов следующий. Вначале описываются формативные элементы кокостернита 9, терминалий и, наконец, гениталий. Элементы описываются от вентральной стороны к дорсальной, от левой стороны к правой и от переднему концу к заднему. Все ориентации даются относительно оси тела богомола. После формативных элементов даются описания склеритов, мускулатуры и покровных элементов. Звездочкой «\*» отмечены новые названия, в ином случае приводится работа, где был введен соответствующий термин.

### 2.4.1. Формативные элементы

Названия формативных элементов начинаются с двух строчных латинских букв. Окончания подобраны таким образом, чтобы, с одной стороны, указывать на тип элемента, а с другой, максимально сохранить преемственность с предыдущей номенклатурой. В случае серийно гомологичных элементов к названию прибавляется цифра, обозначающая сегмент брюшка.

Строгая типология формативных элементов предлагается здесь впервые. Можно выделить следующие типы: *плоскость*, *складка*, *карман*, *бороздка*, *киль*, *вырост*, *проток*, *отверстие*.

*Плоскость* – это горизонтально ориентированная область поверхности гениталий, ограниченная другими формативными элементами. Названия плоскостей оканчиваются на **-s**, от английского «surface».

*Складка* – это протяженный узкий сгиб поверхности гениталий, выпуклый наружу, обычно разделяющий две плоскости. Названия складок оканчиваются на **-a**, от немецкого «auswärts».

*Карман* – это глубокая инвагинация поверхности гениталий. Названия карманов оканчиваются на **-e**, от немецкого «einwärts».

*Бороздка* (неглубокая протяженная инвагинация, впячивающаяся вовнутрь тела) и *киль* (невысокая протяженная эвагинация, выпячивающаяся наружу) являются элементами, нередко переходящими либо в складку, либо в карман. Частным случаем килей можно считать узкие продольные утолщения склеритов, проявляющиеся как формативные элементы. Названия бороздок и килей оканчиваются на **-ge**, от английского «groove», либо **-we**, от немецкого «Wulst».

*Вырост* – это компактная эвагинация поверхности гениталий, длина которой сопоставима с шириной, с четко выраженными основанием и вершиной. *Фалломеры* являются выростами наивысшего порядка, составляющими фундаментальный план строения гениталий Dictyoptera. Названия выростов, как и названия складок, оканчиваются на **-a**, за рядом исключений, сделанных ради стабильности номенклатуры (**vph**, **lph**, **rph**, **sdp** и производные). Лопасть является частным случаем выроста, который выделяется уплощенным поперечным сечением. Это не более чем удобный обиходный, а не формальный термин.

*Проток* – это трубка, идущая изнутри тела и оканчивающаяся на поверхности *отверстием*. Названия протоков оканчиваются на **-d** (от английского «duct»), к которому прибавляется постфикс **-o** для обозначения отверстия этого протока.

Элементы могут быть связаны иерархией (например, карман внутри кармана, вырост на складке или другом выросте).

Брюшко самца богомола состоит из 11 сегментов, девять из которых представляют из себя дорсальную и вентральную поверхность, соединенные складками,

а последние два представлены только дорсальной частью. Сегменты с 9 по 11 модифицированы: 9 сегмент является генитальным, 10 и 11 терминальными, причем 11 сегмент редуцирован до небольшой супраанальной лопасти. Дорсальные и вентральные поверхности сегментов склеротизованы. Дорсальный склерит называется тергитом **TG**, вентральный обычно фигурирует в литературе под названием стернита. Однако у *Pterygota* на каждом прегенитальном сегменте этот склерит является результатом слияния примитивного стернита и кокситов, поэтому корректно называть его кокостернитом **CS** (Brannoch et al., 2017). На тергите и стерните может присутствовать антекоста, обозначающая границу первичной сегментации. Находящиеся спереди от нее акротергит и акростернит относятся к предыдущему первичному сегменту. На практике, однако, удобно обозначать сегментарную принадлежность согласно вторичной сегментации и относить элементы перед антекостой к сегменту, находящемуся позади неё. Также ради корректности здесь используются термины «интертергальная» и «интеркокостерральная» вместо «интерсегментальная» для мембран, соединяющих тергиты и кокостерниты разных вторичных сегментов.

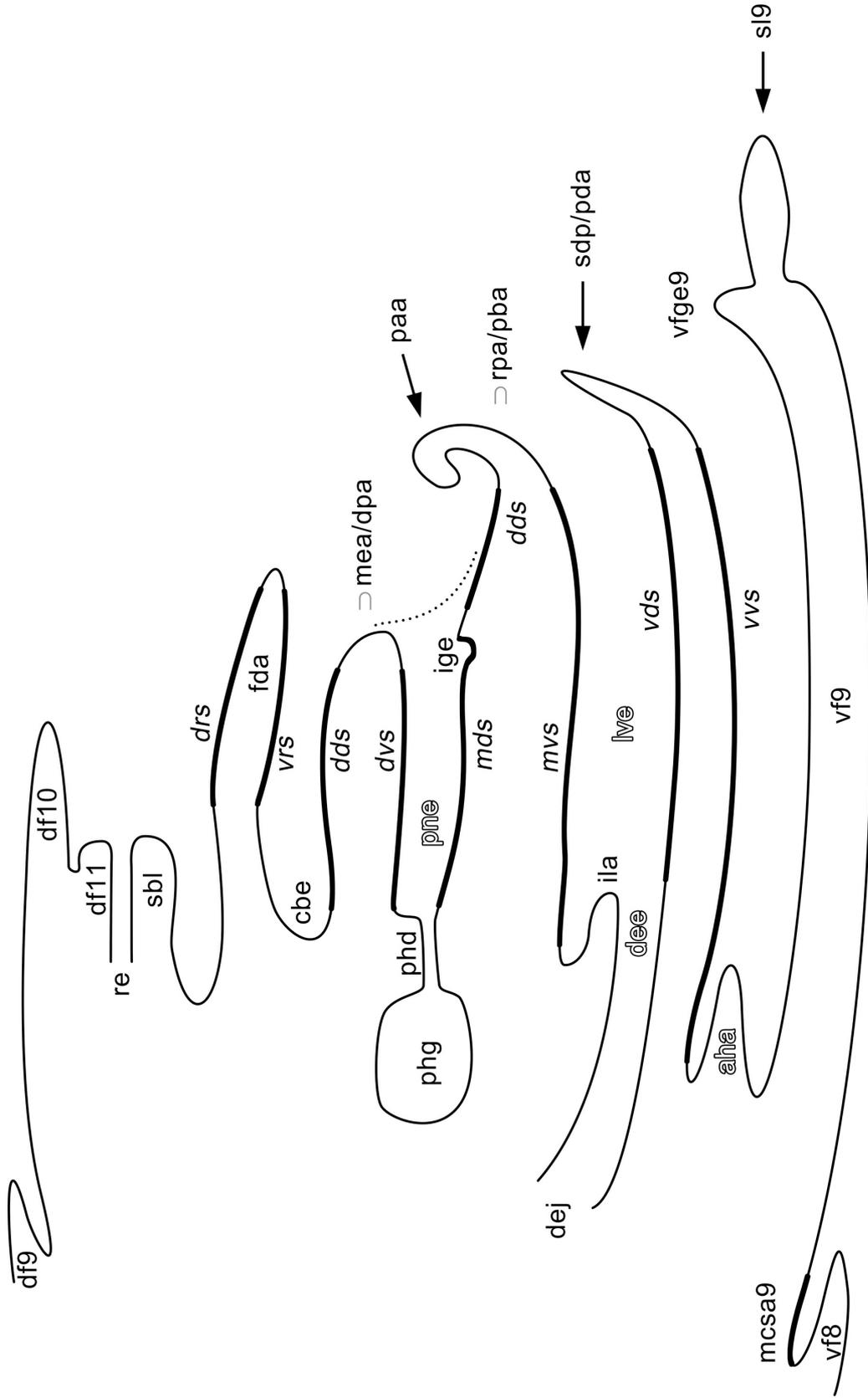
Алфавитный список всех формативных элементов с определениями дан в Глоссарии (Приложение 4).

#### 2.4.1.1. Сегмент 9

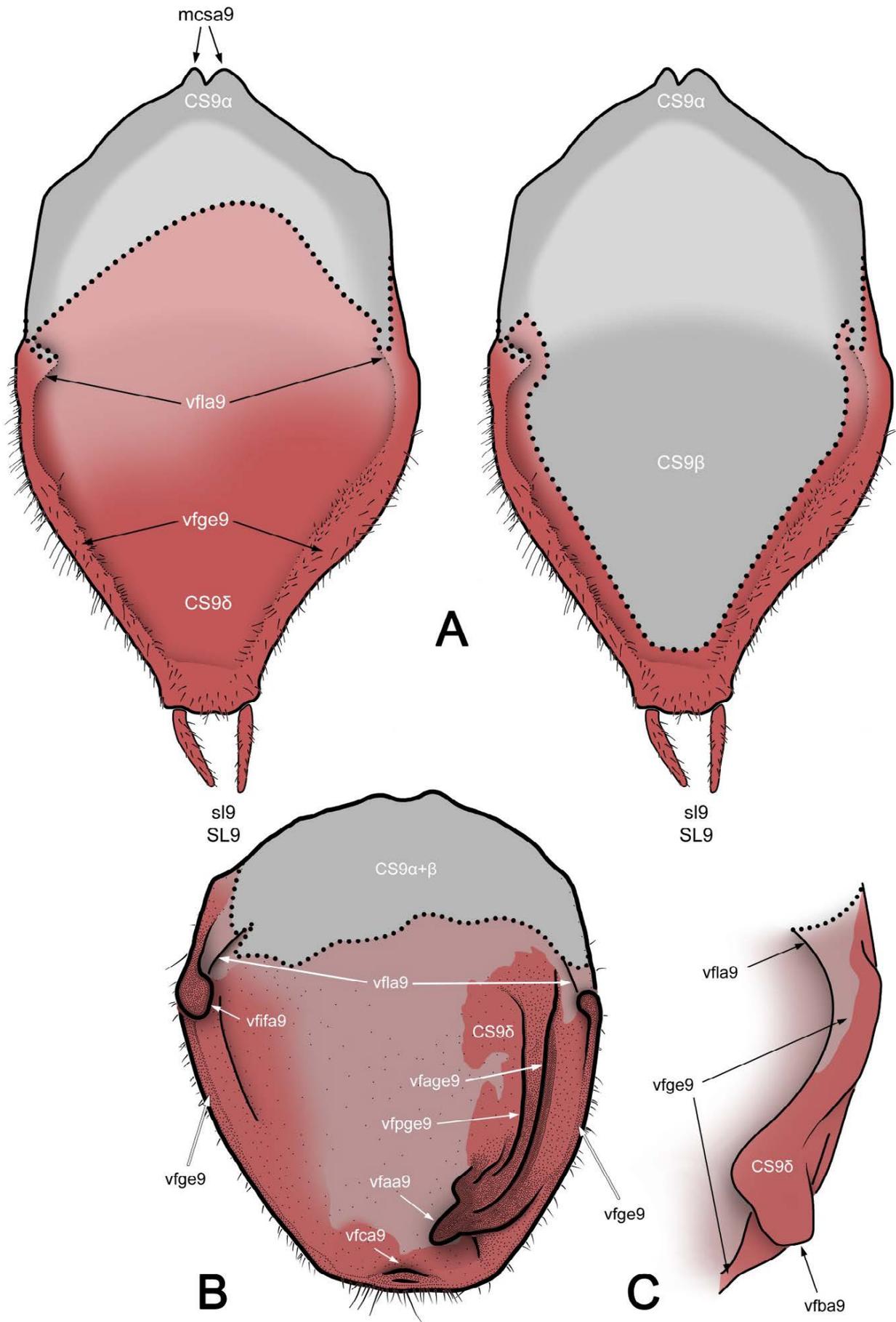
К.-Д. Класс (в Brannoch et al., 2017) предостерегает от употребления традиционных терминов, таких как «генитальная» или «субгенитальная пластинка», поскольку названные так структуры могут быть негомологичны как между полами, так и между разными таксонами. В таксономической литературе генитальной пластинкой самца *Mantodea* именуется структура на вентральной стороне брюшка (в данном случае 9 его сегмента), связывающая гениталии с 8 сегментом и образующая лопасть, на которой они лежат. В терминологии Класса нет названия для всей этой структуры. Между тем, она легко отделяется при препарации, а её полная форма не вполне совпадает с формой кокостернита **CS9** (Brannoch et al., 2017), который занимает лишь её часть. Классом выделено два формативных элемента вентральной стороны 9 сегмента – медиокостерральные аподемы **mcsa9** и вентральная складка **vf9** (Brannoch et al.,

2017). Первые локализованы на акростеральной части 9 сегмента, а под второй подразумевается лопасть, передняя граница которой не определена (сзади, в строгом морфологическом смысле, она ограничена фалломерами). Для практического удобства вентральная складка **vf9** здесь переопределена как лопасть (вырост), спереди ограниченная интеркокостеральной мембраной 8 сегмента (но включая медиококостеральные аподемы **mcsa9**), а сзади соединяющаяся через сгиб с фалломерами (Рисунки 2.5, 2.6). Таким образом, это вся вентральная сторона 9 сегмента, соответствующая классическому пониманию «генитальной пластинки». Пара медиококостеральных аподем **mcsa9** (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.6, А) обязана своим существованием выростам кокостернита **CS9**, к которым крепятся мощные мышцы **s1** и **s2** (Klass, 1997), идущие к фалломерам. По сути это дорсальные стенки парных карманов в интеркокостеральной складке 8 сегмента.

На дорсальной стенке генитальной пластинки богомолов имеется ряд хорошо заметных структур. С парапроктами **sbl** (см. раздел 2.4.1.2), а также с левым и правым фалломерами генитальную пластинку соединяют короткие по протяженности парные соединительные складки **vfla9\*** слева и справа (Рисунок 2.6). Левая из складок может нести склеротизованный вырост **vfifa9\***, направленный назад (Рисунок 2.6, В). Симметричный вырост на правой складке имеется лишь у представителей рода *Chaeteessa* (семейство Chaeteessidae). Параллельно краям генитальной пластинки идут латеральные кили **vfge9\*** (Рисунок 2.5, 2.6). Эти кили сильно сглажены, и резкая граница между ними и боковой складкой отсутствует. В строении и даже в самом наличии латеральных килей существует асимметрия. У многих богомолов они отсутствуют, у других может присутствовать лишь **vfge9-r**, который является продолжением складки **vfla9-r** (в отличие от кили **vfge9-l**, который начинается медиальнее складки **vfla9-l**). Кили также могут соединяться посередине, окаймляя центральную часть генитальной пластинки. У некоторых видов рода *Hierodula* (семейство Mantidae) кили покрыты мелкими артикулированными шипиками (Shcherbakov, Anisyutkin, 2018).



**Рисунок 2.5.** Продольная схема 9-11 сегментов брюшка самца богомола. Курсивом и жирными линиями обозначены плоскости, белый шрифт в черной окантовке обозначает карманы. Линия из точек обозначает непрерывность плоскости **dds** вне входа в карман **pne**.



**Рисунок 2.6.** Генитальные пластинки *vf9* *Mekongomantis quinquespinosa* (A), *Astylasula sarawaca* (B) и *Gonyrpeta punctata* (C, показан участок правого края).

Прочие структуры дорсальной стенки генитальной пластинки тяготеют к правой стороне. Так, ряд родов подсемейства Охупилинае (семейство Нуменоподидеае) характеризуются двумя мощными киями в этой области. *Передний дорсальный киль* **vfage9\*** (Рисунок 2.6, В) расположен в правой средней части. Он идет под острым углом к килю **vfge9-r** и сливается с ним. *Задний дорсальный киль* **vfpe9\*** расположен медиальнее кия **vfage9** и обычно позади него. Он может как оканчиваться свободно на генитальной пластинке, так и вливаться в киль **vfage9**. В обоих случаях киль оканчивается *заднекилевым выростом* **vfaa9\*** (Рисунок 2.6, В). Этот вырост может иметь сложное строение, включая в себя вершины кия **vfpe9** и участок **vfage9+vfge9-r**. С другой стороны, киль **vfge9-r** несет ряд выростов, не гомологичных между разными таксонами. Так, представители рода *Gonypeta* (семейство Гонупетидеае) характеризуются *латеральным выростом* **vfba9\*** (Рисунок 2.6, С). Этот вырост расположен примерно на середине длины кия **vfge9-r** или чуть дистальнее, но далеко не доходя до оснований стилусов. Он направлен назад, а его вершина закруглена. *Игловидный вырост* **vfa9\***, характерный для представителей трибы Теспини (семейство Теспидеае), расположен в конце второй трети **vfge9-r**, но также далеко не доходя до оснований стилусов. Этот вырост очень тонкий, с направленной вверх заостренной вершиной. Большая часть родов семейства Емпусидеае обладают *надстилевым выростом* **vfsp9\***. Этот вырост расположен на киле **vfge9-r** над основанием правого стилуса (Wieland, 2013; Brannoch et al., 2017; «stylus-associated process of ventral fold 9»). Вырост имеет несколько различное строение у родов *Empusa* и *Gongylus*. У *Empusa* киль **vfge9-r** проходит через вершину выроста, у *Gongylus* этот киль проходит гораздо медиальнее вершины. Гомология этих двух типов выростов будет протестирована нами в ходе филогенетического анализа. Представители рода *Astyliasula* (семейство Нуменоподидеае) имеют *апикальный дорсальный вырост* **vfca9\*** (Рисунок 2.6, В). Это вырост вдоль линии кия **vfage9**, направленный дорсально. Наконец, на дорсальной стенке генитальной пластинки у ряда родов семейств Емпусидеае и Нуменоподидеае имеется *медиальный вырост* **vfma9\***. Этот вырост расположен медиальнее кия **vfage9** и ориентирован более или менее параллельно ему, а сзади может переходить в киль **vfage9**.

Генитальная пластинка богомолов снабжена *стилусами* **sl9** (Brannoch et al., 2017). Это парные выросты, основание которых лежит в углублениях. Чаще всего они расположены на задней складке генитальной пластинки, но могут отходить от

последней и на вентральной стороне. Углубления, из которых торчат стилусы, в ряде случаев находятся не на самой задней складке генитальной пластинки, а на *стилонесущих выростах slba9\**, являющихся ее продолжением. Нередко при наличии выростов **slba9** задняя складка резко и даже угловато вогнута вперед между ними. У других же таксонов она, напротив, может вытягиваться в *задний вырост генитальной пластинки vfra9\**.

#### 2.4.1.2. Сегменты 10–11

Данные сегменты мы называем терминальными, или терминалиями. Дорсальная складка **df10** десятого сегмента (Brannoch et al., 2017) переопределяется так же, как и вентральная складка девятого (Рисунок 2.5, 2.7). Как и в случае с лопастью **vf9**, передняя граница лопасти (выроста) **df10** здесь проводится по сгибу интертергальной мембраны 9 сегмента, а задняя – по сгибу, ведущему к следующим за **df10** и более вентральным выростам (**df11**, **ce** и **sbl**). Медиальная часть задней складки лопасти **df10** между *церками ce* (Brannoch et al., 2017) часто бывает сильно вытянута назад, с резким сгибом в дорсовентральной проекции сразу за основаниями церков. Термин «анальная пластика» **dfme10** (Brannoch et al., 2017) употребляется здесь по отношению именно к этой части. Анальная пластинка может иметь центральный *продольный киль mdca10*, иногда вырастающий в листовидный вырост. Киль может заходить и на переднюю часть лопасти **df10**. От лопасти **df10** мембрана идет к *дорсальной лопасти 11 сегмента df11* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.7), расположенной сразу над анальным отверстием, и к расположенным по бокам от него *парапроктам sbl* (Klass, 1997; Рисунок 2.5, 2.7). Это парные выросты, соединяющиеся латерально с лопастью **df10**, дорсально – с церками **ce** и лопастями **df10** и **df11**, вентрально – с фалломерами и генитальной пластинкой **vf9**. В отличие от К.-Д. Класса, здесь обиходное название «парапрокты» употребляется по отношению к формативным элементам (а именно, «субанальным лопастям» по Классу), а не к несомым ими склеритам (**PP**). На наш взгляд, это соответствует практике употребления этого названия в литературе по разным группам насекомых. Каждый парапрокт обладает выраженной *вершиной sbla\** (Рисунок 2.7).

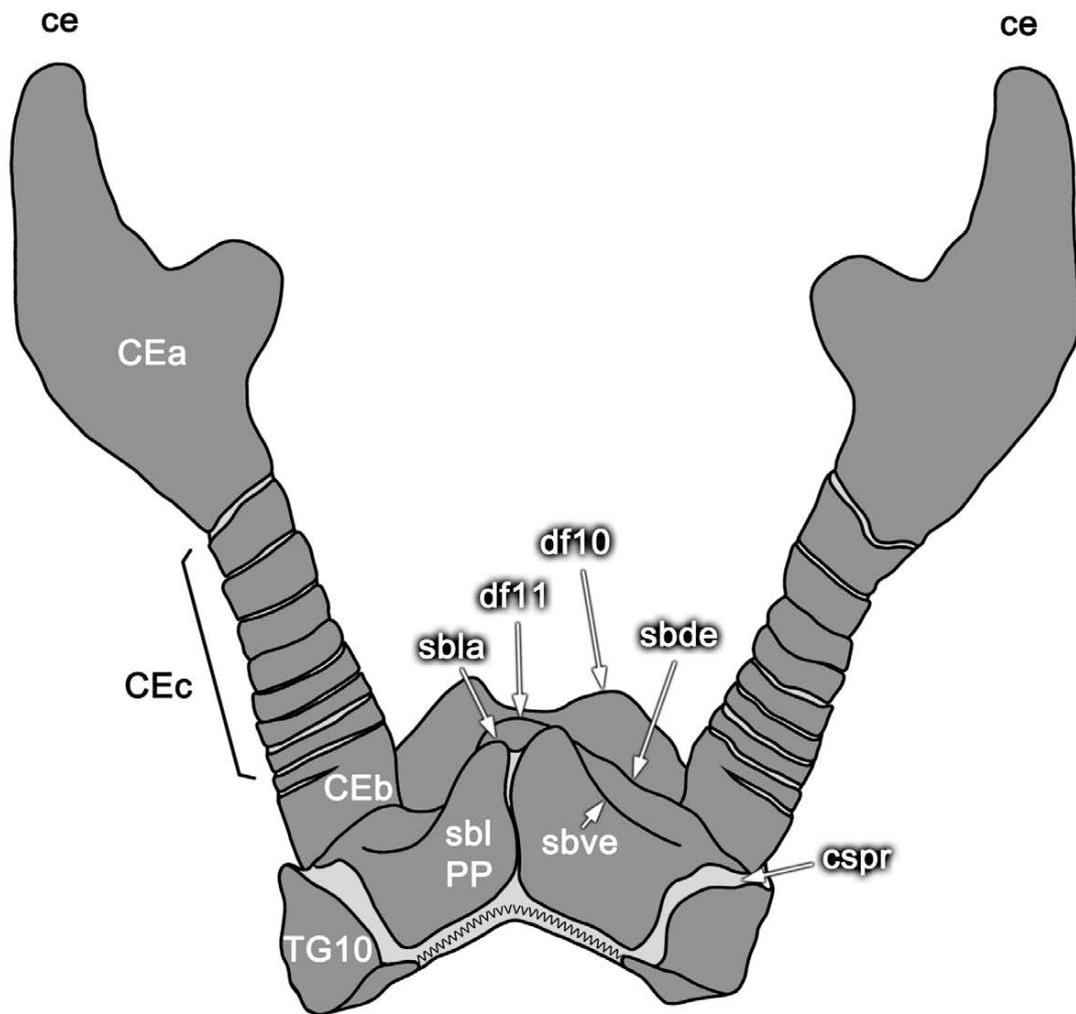


Рисунок 2.7. Сегменты 10-11 самца *Acanthops falcataria*, вид снизу.

На каждом парапрокте имеется два кия: *вентральный sbve\**, идущий от церков к середине тела, и *дорсальный sbde\**, идущий от середины тела к вершине парапрокта (Рисунок 2.7). К.-Д. Класс (в Brannoch et al., 2017) выделил на парапроктах также «кили» **cspr**, идущие к церкам. В действительности, эти структуры являются не киями, а несколько извилистыми латеральными бороздками, совпадающими с сочленением склеритов **TG10π-PP**, где выпуклость есть с обеих сторон этого сочленения (Рисунок 2.7, **cspr**). См. также примечание о склерите **TG11** в разделе 2.4.2.2.

### 2.4.1.3. Гениталии

Общий план строения гениталий самца будет рассмотрен, главным образом, на примере *Dracomantis mirofraternus* (семейство Mantidae, Рисунок 2.8, А). Гонопор и окружающие его гениталии расположены между генитальной пластинкой, относящейся к 9 сегменту, и парапроктами, относящимися, согласно наиболее распространенному представлению, к 10 сегменту. Сегментарная принадлежность самого полового аппарата неясна. Несмотря на многочисленные спекуляции в литературе (Глава 1), надежных свидетельств гомологии каких-либо генитальных элементов Dictyoptera с таковыми других отрядов насекомых до сих пор не найдено, что оправдывает необходимость специфической для этой группы терминологии. В гениталиях можно выделить три наиболее крупных формативных элемента – *фалломера* (Рисунок 2.8, В). Гонопор открывается на дорсальной стенке вентрального фалломера, а сверху его закрывают левый и правый. *Правый фалломер rph* является наиболее дорсальным из трех. Сверху он соединяется с парапроктами **sbl**, а снизу соединяется, в порядке слева направо, с вентральным фалломером и генитальной пластинкой **vf9**. *Левый фалломер lph* соединяется сверху с парапроктами и субгенитальной пластинкой (а именно **vfla9**) слева и с правым фалломером впереди и справа, а снизу и сзади соединяется с вентральным фалломером. *Вентральный фалломер vph*, как следует из названия, является наиболее вентральным из трех фалломеров. Слева вверху он переходит в левый фалломер, слева внизу соединяется с правым фалломером, а справа внизу соединяется с генитальной пластинкой.

Вопрос гомологии фалломеров друг другу остается открытым. Класс (Klass, 1997) придерживается мнения, что левый и вентральный фалломер составляют единый левый комплекс, который противопоставлен правому фалломеру. На то, что это действительно так, указывает ряд свидетельств. Со стороны генитальной пластинки к гениталиям подходит три пары мышц, которые симметрично присоединяются к вентральному и правому фалломеру (Klass, 1997). Кроме того, нам удалось обнаружить aberrantный экземпляр *Dystacta alticeps* (семейство Chroicopteridae), у которого вместо правого фалломера присутствуют «отзеркаленные» левый и вентральный фалломеры. Подобный же экземпляр *Rhombodera latipronotum* (семейство Mantidae) был недавно обнаружен Ву (Wu, 2021), а среди такаранов о таких aberrациях сообщает Класс (Klass, 1997). С другой стороны, существуют свидетельства присутствия у нимф богомолов, начиная с достаточно раннего возраста, трех зачаточных лопастей гениталий (Leverault, 1936; Klass, 1997). У богомолов левый и вентральный фалломеры разделены огромным карманом **lve** и имеют каждый свои границы справа, сзади, а у большинства богомолов – также слева. В процессе копуляции их функции также различны (Глава 3). Поэтому мы полагаем разумным сохранить как употребление термина «**левый комплекс**», так и традиционное разделение на три фалломера – с точки зрения морфологического описания эти подходы не противоречат друг другу.

Большую часть **вентрального фалломера vph** составляет *главная лопасть вентрального фалломера vla* (Klass, 1997), расположенная справа (Рисунок 2.9, В). Дорсальная стенка этой лопасти продолжается как вентральная стенка *эякулятивного кармана dee* (Brannoch et al., 2017, Рисунок 2.5, 2.11, А, В) и *эякулятивного протока dej* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.9, А), который открывается в карман **dee**. Дорсальную стенку этого кармана слева составляет *межкарманная складка ila\** (Рисунок 2.5, 2.11, В), а справа – *генитальные папиллы goa* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.9, А, 2.11, В). Складка **ila** – это узкая лопасть, разделяющая спереди карман **dee** и *вентральный карман lve* (Klass, 1997; Рисунок 2.5, 2.11, С). У многих таксонов эта складка может отсутствовать (и в этом случае карманы **dee** и **lve** слиты воедино) или быть смещена в сторону от гонопора. Генитальные папиллы **goa** представляют собой мембранозные лопасти, окружающие гонопор, либо окаймляющие правый и дорсальный края кармана **dee** при наличии последнего. Чаще всего, **goa** в той или иной степени соединяют левый и вентральный фалломеры. Гомологизация отдельных генитальных

папилл в большинстве случаев затруднена. По краям лопасть **vla** может нести выросты. *Базальная лопасть bla\** это самый передний из выростов (Рисунок 2.9, А, 2.34, А, 2.43, Е, F, 2.44, 2.45). Она расположена выше **goa** и заходит в *центральную инвагинацию cbe* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.15, А), протяженный сгиб мембраны, соединяющей вентральный и правый фалломеры. Лопасть **bla** всегда несет часть склерита **L4 (L4β)**, см. раздел 2.4.2.3). *Дорсолатеральная лопасть dlma\** это узкая лопасть вдоль правого края лопасти **vla**, образуемая ее дорсальной стенкой и ясно обособленная от складки правого края вентрального фалломера. *Антеролатеральная лопасть lma\** на правом крае **vla** (Рисунок 2.35, В, 2.43, D, G) расположена поблизости от папилл **goa**, но позади лопасти **bla** и вентральнее инвагинации **cbe**, в которую она никогда не вкладывается. Эта лопасть направлена вперед и может быть как мембранозной, так и несущей часть склерита **L4 (L4σ)**. В задней части **vla** может нести *постеролатеральную лопасть pma\** (мембранозную или несущая часть склерита **L4 (L4μ)**), а также часто – поле точек **pma**) (Рисунок 2.38, В, 2.44, В, С, D), а также *главный, sdp, медиальный, sdpm, и левый, tda\**, *вторичные дистальные выросты* (Рисунок 2.5, 2.31, В, 2.38, А, 2.42, 2.43, С, Е, F, 2.44, 2.45). Вторичные дистальные выросты имеют разнообразную форму, но они всегда несут части склерита **L4 (L4σ и L4δ)**. Слева от лопасти **vla** вентральный фалломер также может иметь *первичный дистальный вырост pda* (только в семействе Mantoididae в составе **pda+paа**, Рисунок 2.23, А, 2.27, А, 2.43, А, В) и *придаточную лопасть pla*, несущую снизу склерит **L4 (L4π)** (Рисунок 2.38, А, 2.39, 2.42, 2.43, D, F, G, 2.44, В, С, D, 2.45, А, В, D). Гомология всех перечисленных выростов устанавливается в разделе 2.5.1.

Вентральная стенка вентрального фалломера, продолжаясь, соединяет его слева с левым фалломером, а справа с правым. Спереди и вдоль левого края по ней идет *утолщение левого комплекса swe* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.9, А). Это сгиб склеротизованной поверхности, нередко сопровождающееся её утолщением. Областью начала **swe** можно считать участок непосредственно возле переднего края вентрального фалломера. В дальнейшем слева **swe** может идти параллельно левому краю левого комплекса, может переходить на левый фалломер, а справа может распространяться на лопасть **bla** или идти вдоль правого края вентрального фалломера. Сверху вентральный фалломер резко ограничен от левого фалломера большим *вентральным карманом Ive* (Рисунок 2.5, 2.11, С). На вентральном фалломере можно выделить две плоскости. *Вентральная стенка вентрального фалломера vvs\** (Рисунок 2.5, 2.9, А) ограничена

краями фалломера, а слева также утолщением **swe**. *Дорсальная стенка вентрального фалломера vds\** (Рисунок 2.5, 2.9, В) является также и вентральной стенкой карманов **lve** и **dee**. Эта плоскость ограничена передними стенками этих карманов, краями фалломера и мембранозными участками, соединяющими его с двумя другими фалломерами.

**Левый фалломер lph** спереди соединяется с парапроктами, правым и вентральным фалломером, а его правый и задний края свободны. В составе фалломера можно выделить два кармана. *Центральный карман pne* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.12, А) является наиболее дорсальным из всех карманов левого комплекса. Вход в него, варьирующийся у разных таксонов от небольшого отверстия до очень широкой щели, открывается направо и назад. В свою очередь, в передней стенке кармана открывается *проток phd\* придаточной железы phg* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.9, А). Вдоль задней стенки кармана **pne** пролегает *бороздка центрального кармана ige\** – важная с точки зрения гомологизации элементов структура (Рисунок 2.5, 2.12, В). Поперечный профиль этой бороздки обычно ориентирован своим изгибом вниз, но бороздка может поворачиваться так, что он становится ориентированным назад или налево. Слева внизу у многих таксонов на левом фалломере имеется *лево-вентральный карман lde\** (Рисунок 2.11, D). По сути, это узкая дорсальная инвагинация дорсальной стенки кармана **lve**, открывающаяся налево. Край ее вентральной стенки частично несет склерит **L2**. Наиболее задняя часть кармана **lde** в ряде таксонов поворачивается по часовой стрелке почти на 180°, резко углубляется и открывается уже не налево, в карман **lve**, а наверх и направо. Этой структуре уместно присвоить отдельное название **dwe\*** (*углубление кармана lde*, Рисунок 2.38).

Интересным элементом является *аподема левого фалломера lae\** (Рисунок 2.12, В, 2.38, В). Она берет свое начало на дорсальной стенке кармана **lve**, которая несет склерит **L2** (регион **L2α**). Поверхность, где сходятся левая и дорсальная стенки кармана инвагинируется вверх в полость левого фалломера, и правая сторона этой инвагинации представляет собой, по сути, пластинчатый склеротизованный киль – это и есть аподема **lae**. На этой стенке может иметься и короткое поперечное утолщение. У ряда таксонов аподема **lae** утолщается сзади и продолжается дальше назад. Начиная примерно от переднего конца кармана **lde** аподема полностью уходит в полость левого фалломера и

идет вдоль вентральной стенки кармана **lde** до углубления **dwe**, соединяясь со стенками последнего. У изученных в плане мускулатуры видов **lae** служит местом прикрепления мышц **l5** и **l4**.

Левой границей левого фалломера удобно положить *левую складку* **lpa\*** (Рисунок 2.12, С). Это резкий дорсальный край, который, как правило, несёт часть склерита **L4**. Складка **lpa** может нести пару выростов – *латеральную* **ldla\*** и *медиальную* **mdla\*** *дорсальные лопасти* (Рисунок 2.43, D). Латеральная дорсальная лопасть расположена на резком повороте **lpa** на левой стороне гениталий. Она всегда имеет одну вершину. Напротив, лопасть **mdla** может иметь две и более вершины, расположена вблизи от выроста **paa** (Brannoch et al., 2017) и сливается с ним (у *Macromysonia* (семейство Thespidae) слияние настолько полное, что одна из вершин **mdla** находится правее **paa**). Справа складка **lpa** исчезает в дорсальной стенке выроста **paa** (см. ниже), или в стенке кармана **lde**, либо же переходит в складки, расположенные правее. Вершину левого фалломера составляет *задняя складка* **rpa\*** (Рисунок 2.12, D), которая у большинства богомолов несёт *апикальный вырост* **paa** (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.9, А). В типичном случае это наиболее дистальный и наиболее крупный вырост левого фалломера, всегда несущий исключительно склерит **L2**, однако у ряда таксонов он редуцирован частично или полностью (Рисунок 2.14, А). У некоторых видов, у которых вырост **paa** развит, он имеет дополнительные вершины: левую (Рисунок 3.1, А) либо правую (главная вершина легко гомологизируется по форме и направлению). На всем своем протяжении складка **rpa** занимает вентральное положение относительно других складок левого фалломера. Слева складка **rpa** либо переходит в левую стенку левого комплекса (семейства Mantoididae и Chaeteessidae), либо доходит до входа в карман **lve**, после чего продолжается внутри узкой дорсальной инвагинации, не доходящей до задней стенки **lve**. Справа же, в самом типичном случае, складку **rpa** можно выделить вплоть до бороздки **ige**, на которой она переходит в *правую складку* **pba** (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.12, В). Складка **pba** идет вдоль правой границы левого фалломера и обычно несёт основные правые выросты левого фалломера. Границей между складками **rpa** и **pba** служит задний край входа в карман **pne** и бороздка **ige**.

Наряду со складками **rpa** и **pba**, на правой стенке левого фалломера присутствуют и другие складки, картина взаимодействия которых достаточно сложна (Рисунок 2.13,

2.46). Исходным состоянием, по-видимому, является наличие одной складки над входом в карман **pne**. При этом эта складка не соединена ни со складкой **lpa**, ни со складкой **gra**, и начинается на дорсальной стенке левого фалломера значительно дистальнее бороздки **ige**. Такова ситуация в семействах Mantoididae, Thespidae, Angelidae, Liturgusidae, Coptopterygidae и части Photinaidae – группах, считающихся базальными (у Chaeteessidae вход в карман **pne** чрезвычайно мал по диаметру и, по сути, весь находится в пределах складки **pba**). Развитие второй складки, расположенной выше первой, связано с дорсальной склеротизацией левого фалломера. На это указывает тот факт, что у всех без исключения изученных нами таксонов, у которых подобная складка имеется, она либо совпадает с краем склерита **L4B**, либо идет параллельно ему на некотором расстоянии. В задней своей части эта вторая складка может заканчиваться свободно на дорсальной стенке левого фалломера, либо же соединяться со складкой **gra** или складкой **lpa**. В дальнейшем вторая складка может разрастаться вправо, наползая на первую, которая в итоге исчезает в плоскости **dvs** (см. ниже). При таком сценарии в таксонах с единственной складкой определить гомологию этой складки с одной из двух упомянутых, в общем случае, невозможно. Поэтому для единственной складки, нависающей над карманом **pne**, предлагается название **dpa/mea\***, или *надкарманная складка\** (со звездочкой после обиходного названия). Если же имеется явно две отдельные складки, то для складки непосредственно над входом в карман **pne** предлагается название **dpa\***, или *надкарманная складка* (без звездочки после обиходного названия), а для складки, расположенной целиком на дорсальной стенке левого фалломера и следующей за дорсальной склеротизацией, предлагается название **mea**, или *дорсо-мезальная складка* (Brannoch et al., 2017). Написание «**dpa/mea**» (а не «**dpa+mea**») позволяет избежать необоснованного толкования структуры с точки зрения ее гомологии.

Складка **gra**, помимо выроста **раа**, может нести широкую, плоскую, как правило, мембранозную *мезальную лопасть левого фалломера* **laa\*** (Рисунок 2.9, А, 2.50, А, В, С). Складки **dpa/mea** и **dpa** могут нести *склеротизованную*, **ssa\*** (Рисунок 2.23, 2.27), и *мембранозную*, **saa\*** (Рисунок 2.47, С), *надкарманные лопасти*, нависающие над входом в **pne**. Складка **pba** может нести следующие выросты. *Фаллоидная апофиза* **afa** (Klass, 1997) это основной склеротизованный вырост на **pba**, несущий склерит **L1** (Рисунок 2.9, А, 2.34, А, В, 2.42, 2.46, В, С, D, Е, 2.47, 2.48, 2.49, 2.50). Она может разделяться на

*переднюю (aafa) и заднюю (pafa) вершины (Schwarz, Roy, 2019; Рисунок 2.38, А, 2.47, В). Прилежащая лопасть левого фалломера loa (Klass, 1997) представляет собой, как правило, мембранозный вырост, расположенный вентральнее и/или позади afa или pafa, всегда непосредственно связанный с передней стенкой бороздки ige и нередко её продолжающий (Рисунок 2.9, А, 2.34, В, С, 2.38, А, 2.47, А, 2.48, 2.49). Редко loa несет часть склерита L1 (Рисунок 2.50, А, В, С). Жгутик fla\* – это длинный, тонкий и заостренный вырост, или несколько таких, несущий изолированный склерит (Рисунок 2.50, В). Спереди от выроста afa могут находиться выросты различной природы. Передний вырост коптоптеригидного типа abca\* несет на себе часть склерита L2 (Рисунок 2.35, В, 2.46, В, 2.47, С). Передний вырост риветинного типа abra\* также несет на себе снизу часть склерита L2, а сверху мембранозен и покрыт полем волосков goa (Рисунок 2.48, С). Передний вырост гетерогенного типа abha\* склеротизован полностью или только на вершине (Рисунок 2.48, D, 2.49). Передний вырост макромантинного типа abma\* мембранозен (Рисунок 2.34, А). Сходство в строении негомологичных выростов между отдельными таксонами, особенно выростов aafa, abca и abha (ранее смешивавшихся в литературе), может быть чрезвычайно высоким, что делает трудной точную формулировку признаков, по которым их можно отличить друг от друга во всех случаях. Гомология всех перечисленных выростов устанавливается в разделе 2.5.2. В наиболее спорных случаях при описании новых таксонов необходимо использовать нейтральное название, не нагруженное гипотезами о гомологии. Таким названием может быть *передний вырост* (без уточнения типа) **aba\***.*

В левом фалломере естественным образом выделяются четыре плоскости. *Вентральная стенка левого фалломера mvs\** (Рисунок 2.5, 2.10, А) является также и дорсальной стенкой кармана lve. Она ограничена слева и спереди стенками кармана lve, сзади складкой gra, справа складкой pba. *Срединная стенка левого фалломера mds\** (Рисунок 2.5, 2.10, В) является той же плоскостью, на которой находится вентральная стенка кармана pne, но простирается дальше неё вправо. Эта плоскость ограничена слева, спереди и отчасти справа стенками кармана pne, сзади бороздкой ige, спереди и справа складкой pba. Пределы *дорсальной стенки центрального кармана dvs\** (Рисунок 2.5, 2.10, С) не нуждаются в пояснениях. Наконец, *дорсальная стенка левого фалломера dds\** (Рисунок 2.5, 2.10, D) ограничена слева общим левым краем левого комплекса и складкой lpa; спереди складкой, после которой мембрана идет к парапроктам, а также

складкой между левым комплексом и правым фалломером; сзади складками **lpa** и **gra**; справа складками **mea**, **dpa** и **dpa/mea**.

Описание морфологии **правого фалломера rph** удобнее всего начать с области его соединения с генитальной пластинкой и вентральным фалломером. Передний сгиб вентральной стенки правого фалломера образует *переднюю бороздку age* (Рисунок 2.15, А, В). Вентральная стенка бороздки переходит в дорсальную стенку генитальной пластинки. Дно бороздки со стороны полости гениталий может нести один или несколько килей. В правой части переднего сгиба это очень небольшой *продольный киль are* (Brannoch et al., 2017). Частично на нем расположен и перпендикулярен ему *поперечный киль pae* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.15, А, В). В левой же части дно **age** может вырастать в большую, пластинчатую *вершинную аподему ane\** (Рисунок 2.15, А, В). Все эти кили являются местами отхождения и/или прикрепления мускулатуры.

Мембрана, соединяющая вентральный и правый фалломеры, в общем случае резко изгибается, и весь левый комплекс как бы вкладывается в «выемку», создаваемую дорсальными и вентральными частями правого фалломера. Эта глубокая инвагинация мембраны в полость гениталий называется *центральная инвагинация cbe* (Klass, 1997; Рисунок 2.15, А). Вентральная стенка правого фалломера вентро-дорсально загибается в левой своей части. Этот сгиб назовем *вентральной складкой вентрального фалломера vma\** (Рисунок 2.21, А, В). Идущая вперед от **vma** мембрана соединяется с **vvs**, слева напрямую, справа проходя через **cbe**. Что касается мембраны, соединяющей фалломеры с дорсальной стенкой генитальной пластинки, то её участок, отходящий от правого фалломера переходит в участок, отходящий от вентрального фалломера. Но у ряда семейств, таких как Mantidae, Numenopodidae и Galinthiadidae, имеется более сложная морфология, когда **vma** является не просто сгибом, а передней стенкой открывающегося назад кармана – *полости аподемы правого фалломера aha* (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.5, 2.16, А, 2.21, А). Это небольшая полость, в которую вкладывается задняя дистальная часть аподемы **ane**. Класс относит **aha** к генитальной пластинке **vf9**, однако дорсальная стенка **aha** образована мембраной, идущей от складки **vma** к инвагинации **cbe**, а её вентральная стенка является частью вентрального фалломера. Поэтому вся полость **aha** относится к вентральному фалломеру.

В семействах Galinthiidae и Mantidae имеет место дальнейшее усложнение строения этого участка. На вентральной стенке правого фалломера может находиться открывающийся вправо передний карман **ape\*** (Рисунок 2.16, В, 2.21, А). Дорсальная стенка этого очень небольшого кармана является вентральной стенкой фалломера, а вентральная стенка **ape** загибается и переходит в вентральную стенку **aha**. К.-Д. Класс на схеме (Brannoch et al., 2017: Fig. 11, В) изобразил карман **ape** продолжением бороздки **age**, не выделяя его в качестве отдельного элемента. Однако в действительности таковым продолжением этот карман не является: бороздка **age** продолжается в виде переднего мембранозного сгиба на вентральную стенку полости **aha**, а не внутрь рассматриваемого кармана. Также **ape** никогда не «распространяется» на всю аподему **ane**, как показано на схеме Класса. Объемный карман **ape** и плоскую аподему **ane** необходимо отличать друг от друга.

Правее складки **vma** вентральная стенка правого фалломера образует еще несколько складок. Передней из них является *вентральный зубец* **pva** (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.15, В, 2.21, А, В). Предыдущие авторы полагали **pva** выростом, но, в действительности это достаточно протяженная складка, несущая часть склерита **R1** (регионы **R1π-φ**, см. раздел 2.4.2.3). У этой складки есть две достаточно четкие грани – дорсальная и вентральная, между которыми находится склеротизованная «подошва». Слева в складку **pva** может бесшовно переходить складка **vma**. А справа сама **pva** может бесшовно переходить в складку **pia** (см. ниже) либо быть отделена от нее поперечной *прилежащей бороздкой* **mge\*** (Рисунок 2.22). *Вентральная пластинка* **pia** (Brannoch et al., 2017; Рисунок 2.15, В, 2.21, А, В), как и **pva**, часто упоминается как вырост, но также является складкой, если сохранять максимальную преемственность названия с существующими описаниями. Как складка, **pia** также несет часть склерита **R1** (регионы **R1δ** и **R1ι**). И складка **pva**, и складка **pia** могут нести выросты (Рисунок 2.22). *Базальная вершина вентрального зубца* **bpva\*** располагается на **pva** вблизи от границы с **pia**. *Средняя вершина* **mpva\*** представляет собой, как правило, проходящее поперек «подошвы» **pva** ребро, находящееся на некотором расстоянии как от границы **pva** и **pia**, так и от следующего выроста. *Главная вершина* **apva\*** является самым левым из склеротизированных выростов. Она присутствует всегда. *Латеральная вершина* **lpva\*** является расширением **pva** влево от **apva**, несущим поле волосков **lpva** (Рисунок 2.17, В). Аналогичным образом, на вентральной пластинке могут располагаться её *передняя*

*вершина* **bpia\*** – вблизи от границы с **pva** и непосредственно ассоциированная с бороздкой **mge**; *средняя вершина* **mpia\***, которая обычно совпадает с окончанием региона **R1λ**; и, наконец, *задняя вершина* **apia\*** – наиболее задний вырост на **pia**, направленный назад и совпадающий с окончанием региона **R1ι**.

Справа от складки **pia** на вентральной стенке правого фалломера располагается *леволатеральная бороздка* **lge** (Brannoch et al., 2017) (Рисунок 2.22). Эта бороздка чаще всего доходит до начала бороздки **age**, которая продолжает её вперед, но две бороздки могут и не быть связаны друг с другом. К.-Д. Класс, судя по его схемам (Brannoch et al., 2017: Fig. 11, C, D), включает в состав **lge** бороздку, разграничивающую **pia** и **pva**, однако эта бороздка (**mge** в нашей терминологии) чаще всего обособлена от основного хода бороздки **lge**.

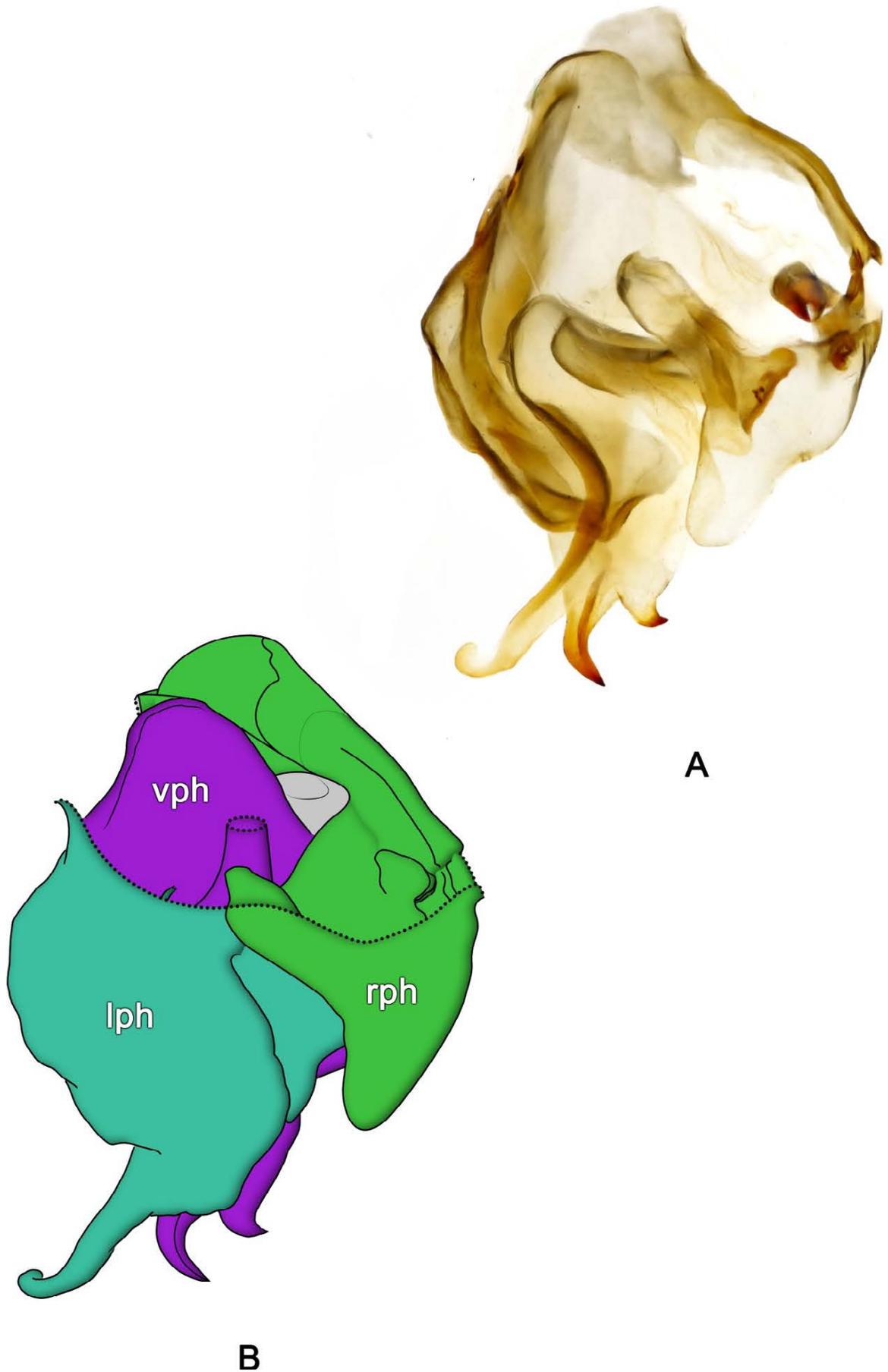
Описанные элементы позволяют разграничить поверхность правого фалломера на четыре плоскости (Рисунок 2.5, 2.15). *Антеровентральная стенка правого фалломера* **ars\*** ограничена спереди и справа бороздкой **age**, сзади и справа бороздкой **mge**, сзади и слева складками **vma** и **pva**. *Латеровентральная стенка* **lrs\*** ограничена спереди мембраной, соединяющей гениталии с генитальной пластинкой, началом бороздки **age**, передней/левой стенкой бороздки **lge** (включительно) и складкой **pva**; слева – складкой **pia** и карманом **fve**; справа и сзади – краями правого фалломера. *Постеровентральная стенка* **vrs\*** ограничена спереди и слева центральной инвагианцией **cbe**, спереди и справа складками **vma**, **pva** и **pia**, слева интерфейсом между правым фалломером и левым комплексом, слева и сзади краями правого фалломера. Наконец, *дорсальная стенка* **drs\*** ограничена спереди сгибом мембраны, идущей к парапроктам и генитальной пластинке, слева краем фалломера и интерфейсом с левым комплексом, сзади и справа – краями фалломера. Плоскости **vrs** и **drs** позволяют формально определить охватываемую ими часть правого фалломера как *главную лопасть правого фалломера* **fdα** (Klass, 1997). Этот элемент правого фалломера является наиболее крупным и заметным, но до сих пор не имел четкого определения. Далее мы опишем структуры лопасти **fdα**.

На плоскости **vrs** могут быть карманы и подчиненные складки. *Основной карман правого фалломера* **fve** расположен дорсальнее складок **pia** и **pva**, проходя под ними и открываясь налево и назад (Рисунок 2.21, А, 2.22). *Дорсальный карман* **rve\*** это

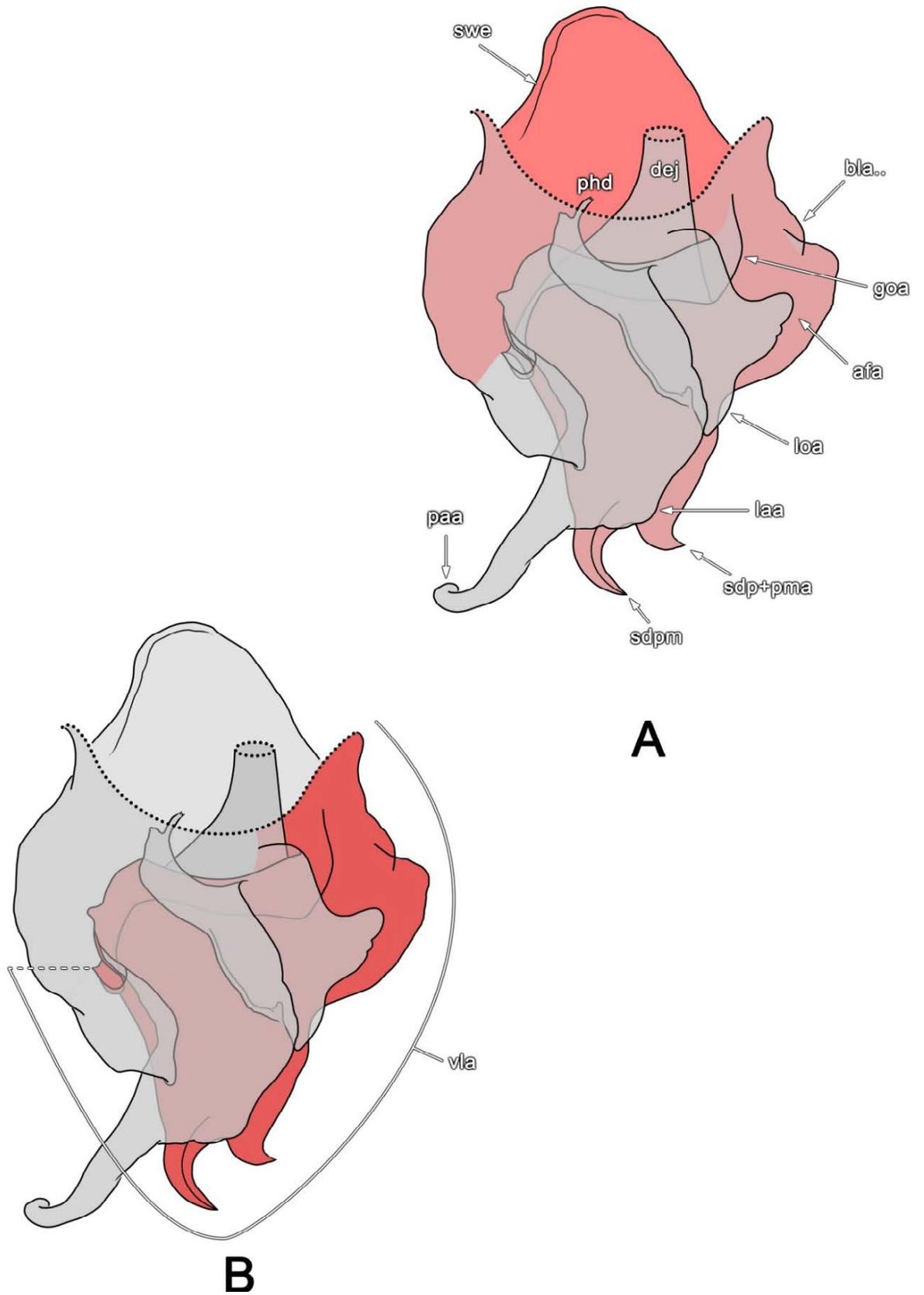
щелевидный продольный карман левее кармана **fve**, имеющийся у некоторых представителей семейства Rivetiniidae (Рисунок 2.17, С, D). *Центральная складка cva\** является продольной складкой посередине плоскости **vrs** (Рисунок 2.17, А, С).

Вдоль *передней части левого края* лопасти **fda** можно выделить складку **bma\***. Выделение именно передней части этого края в качестве отдельного элемента вызвано популярностью в таксономических работах обозначения «bm» (La Greca, 1955). В разных работах это обозначение может относиться к формативному элементу (т.е., собственно, краю фалломера и/или прилегающим складкам) или же к части склерита **R1**, что вносит путаницу. С формативной точки зрения, два признака помогают разграничить левый край вершины лопасти **fda** и складку **bma**. Во-первых, левый край **fda** образует отчетливый сгиб, нередко будучи мембранозным в месте этого сгиба. Во-вторых, на **drs** левее этого сгиба распространяется регион **R1β**. На складке **bma** может присутствовать *мезальный вырост правого фалломера maa* (Brannoch et al., 2017).

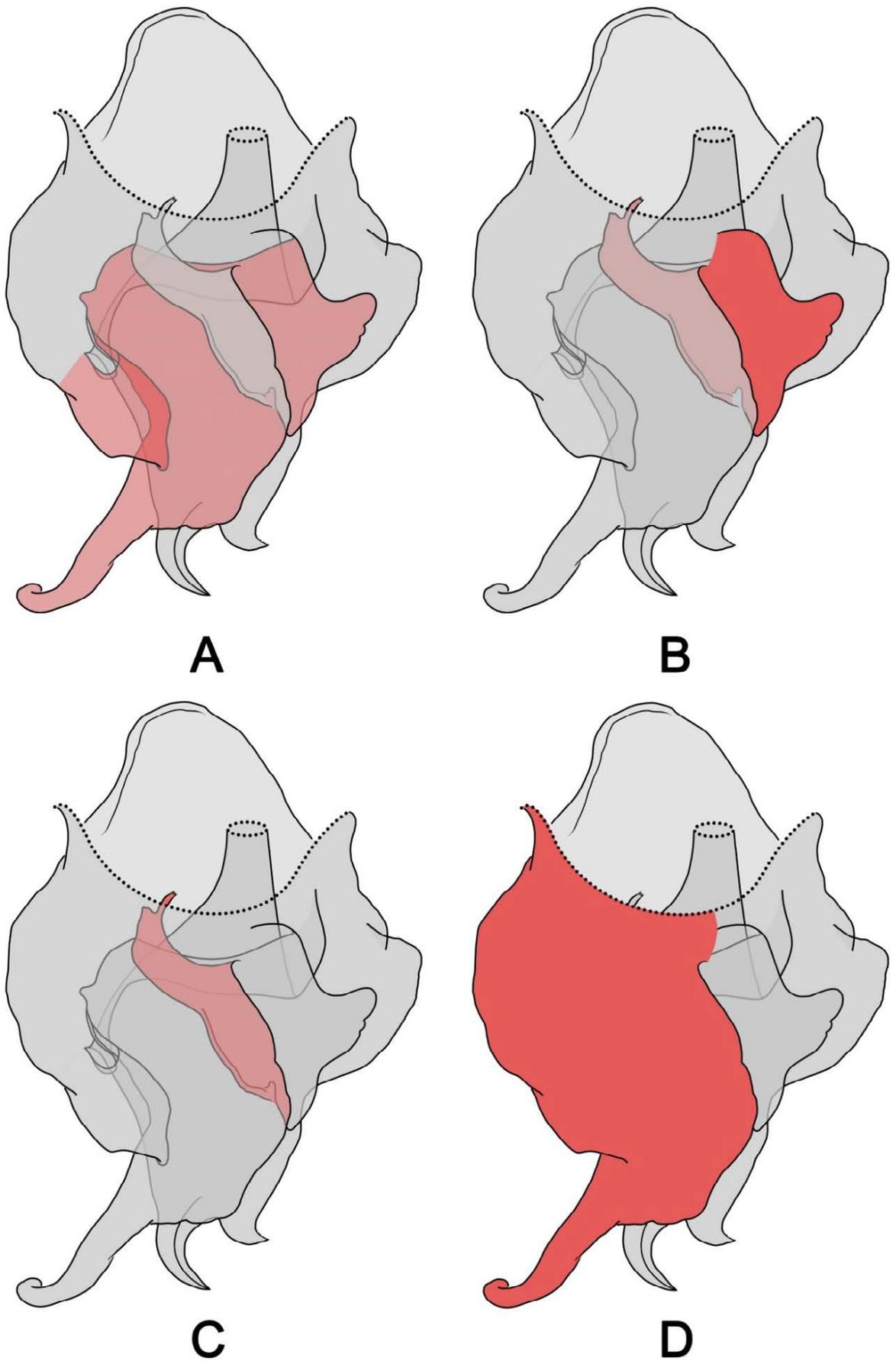
На вершине лопасти **fda** могут присутствовать *апикальный вырост правого фалломера rma\**, расположенный на самой вершине, а также, в дополнение к нему, *латероапикальный вырост rla\**, находящийся чуть левее на левом крае вершины лопасти **fda**.



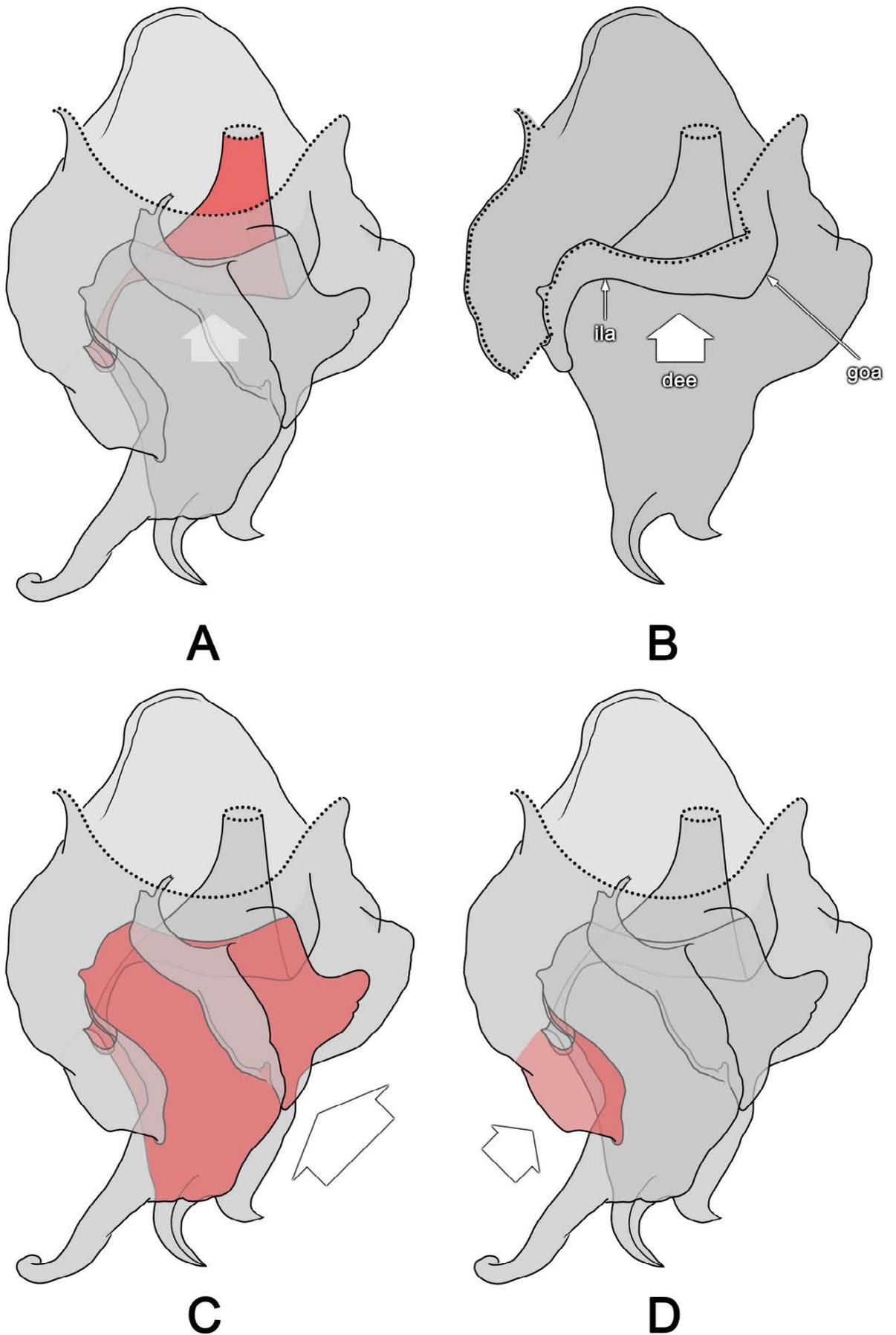
**В**  
**Рисунок 2.8.** Гениталии *Dracomantis mirofraternus*. А – фото препарата. В – подразделение на фалломеры



**Рисунок 2.9.** Левый комплекс *Dracomantis mirofraternus*. **A** – красным выделена плоскость **vvs**. **B** – красным выделена плоскость **vds**.



**Рисунок 2.10.** Левый комплекс *Dracomantis mirofraternus*. **A** – красным выделена плоскость *mvs*. **B** – плоскость *mds*. **C** – плоскость *dvs*. **D** – плоскость *dds*.



**Рисунок 2.11.** Левый комплекс *Dracomantis mirofraternus*. **A** – красным выделен карман **dee**. **B** – удалены **dds, dvs, mds, mvs**. **C** – карман **Ive**. **D** – карман **Ide**.

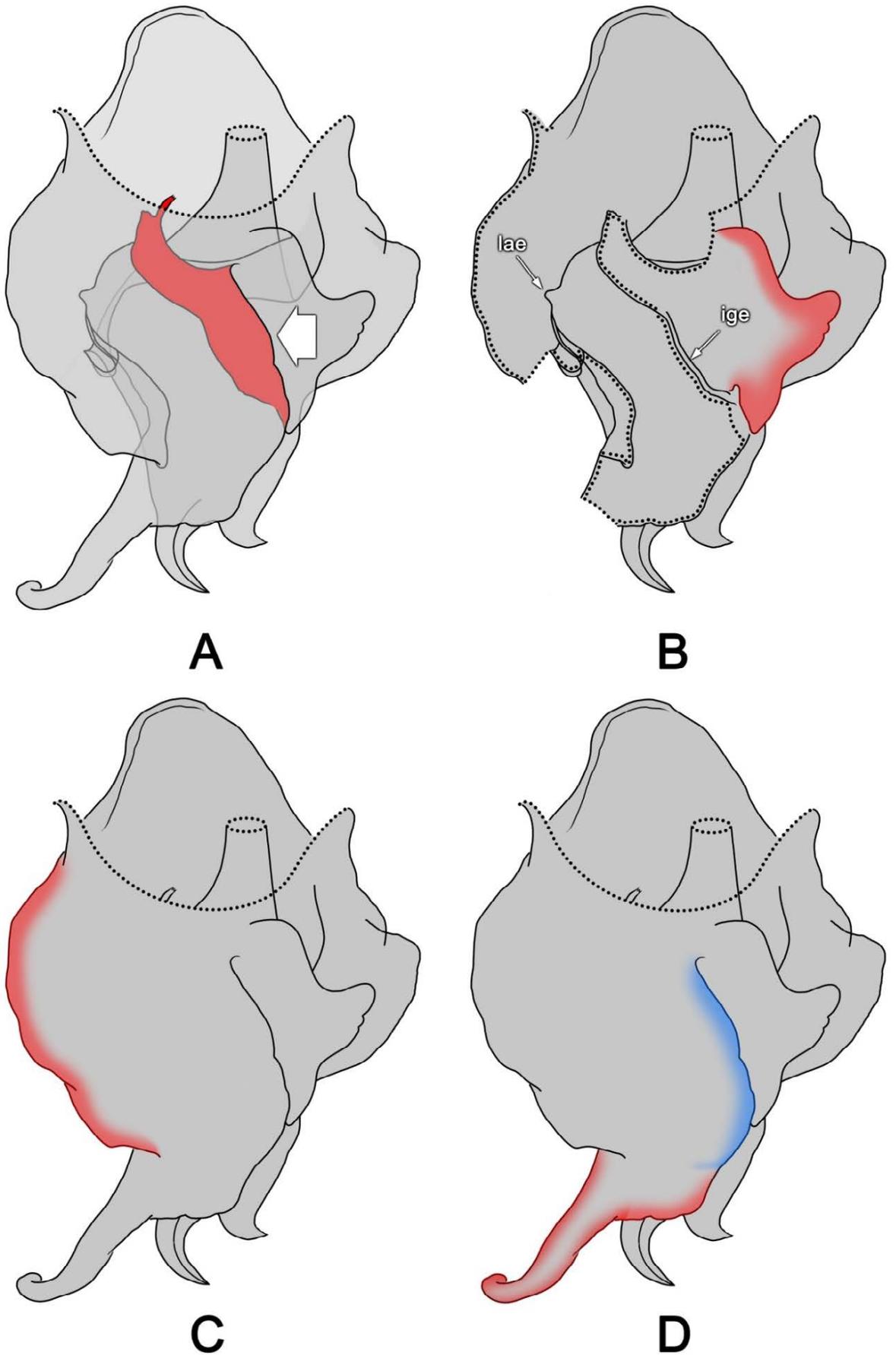
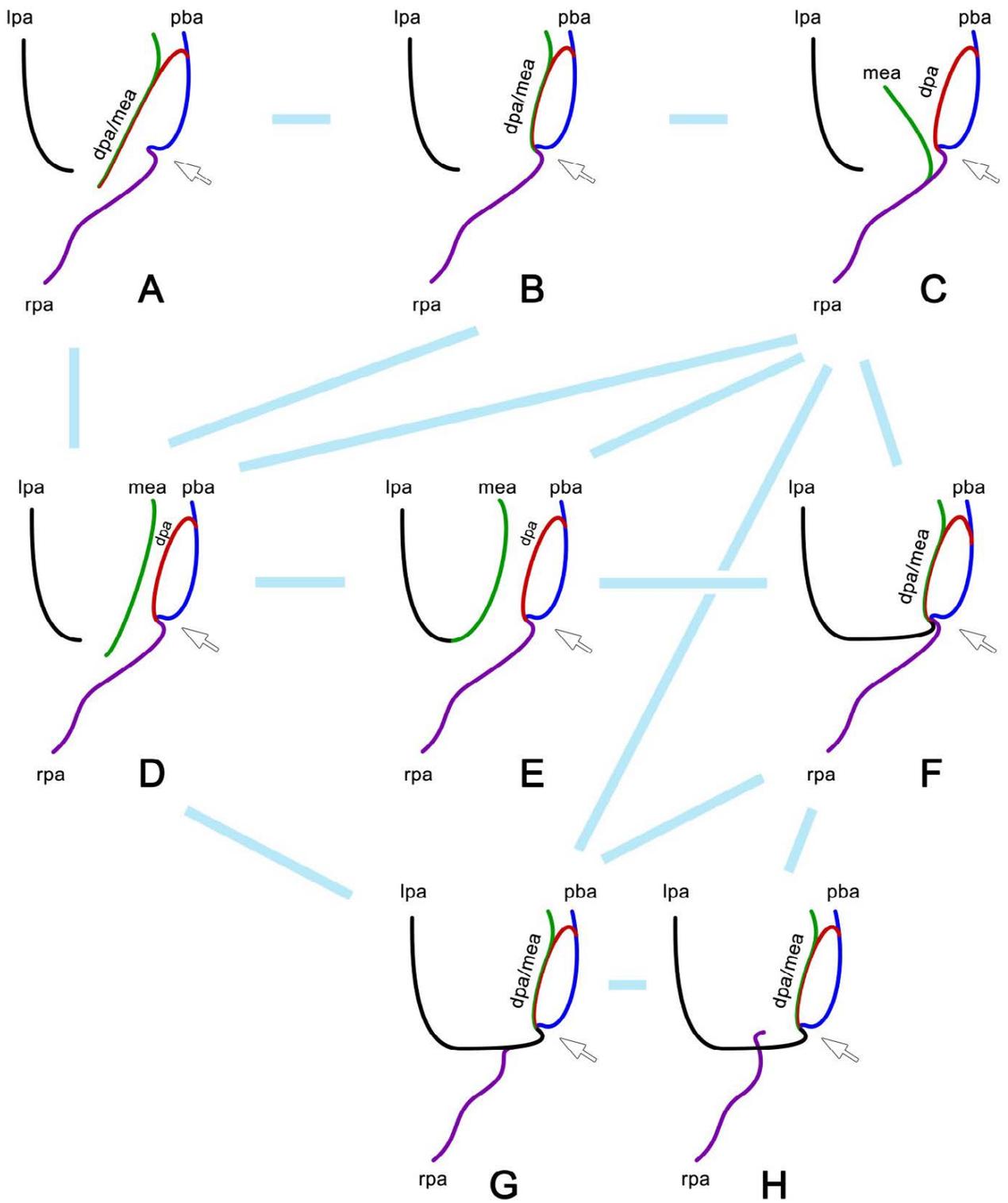
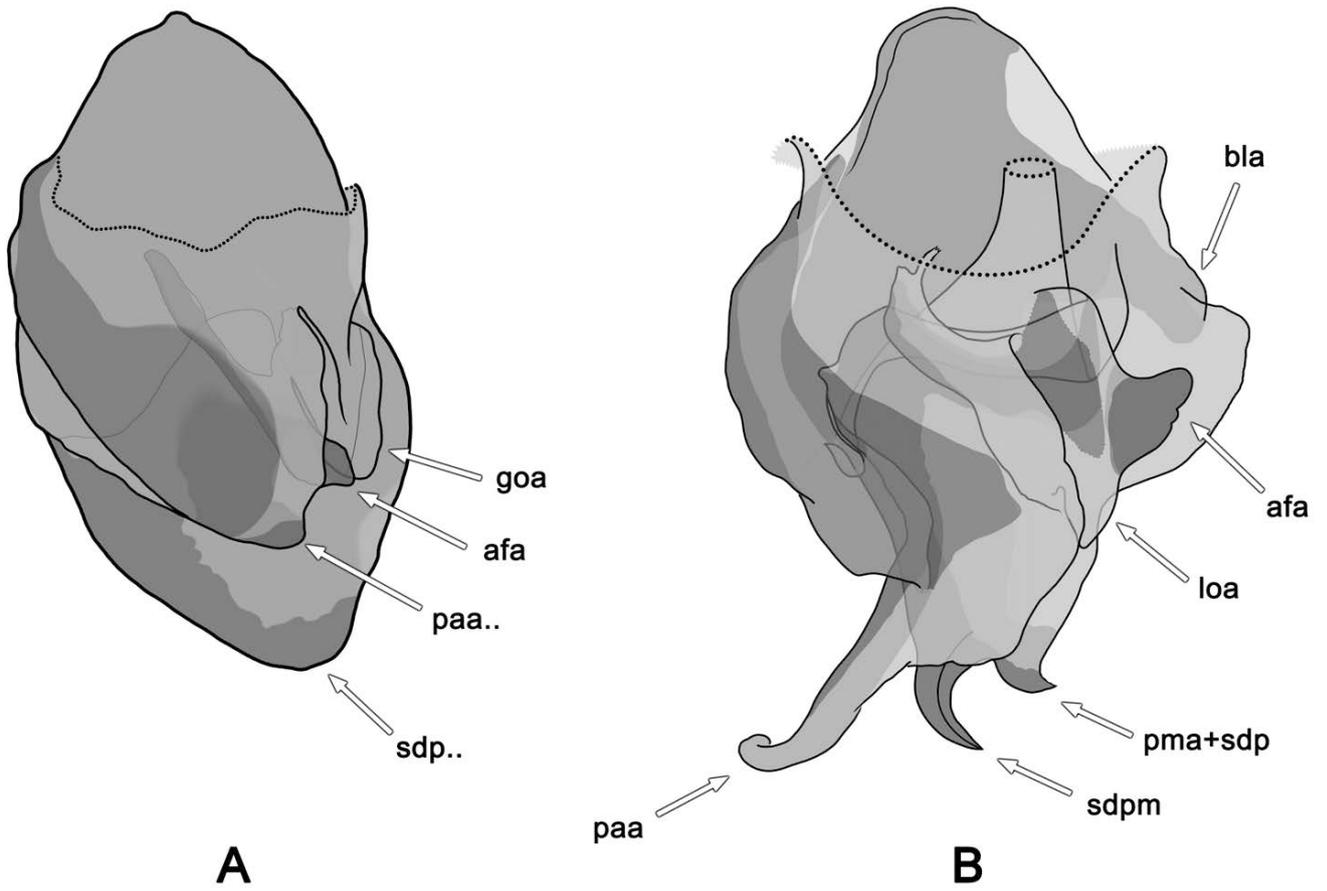


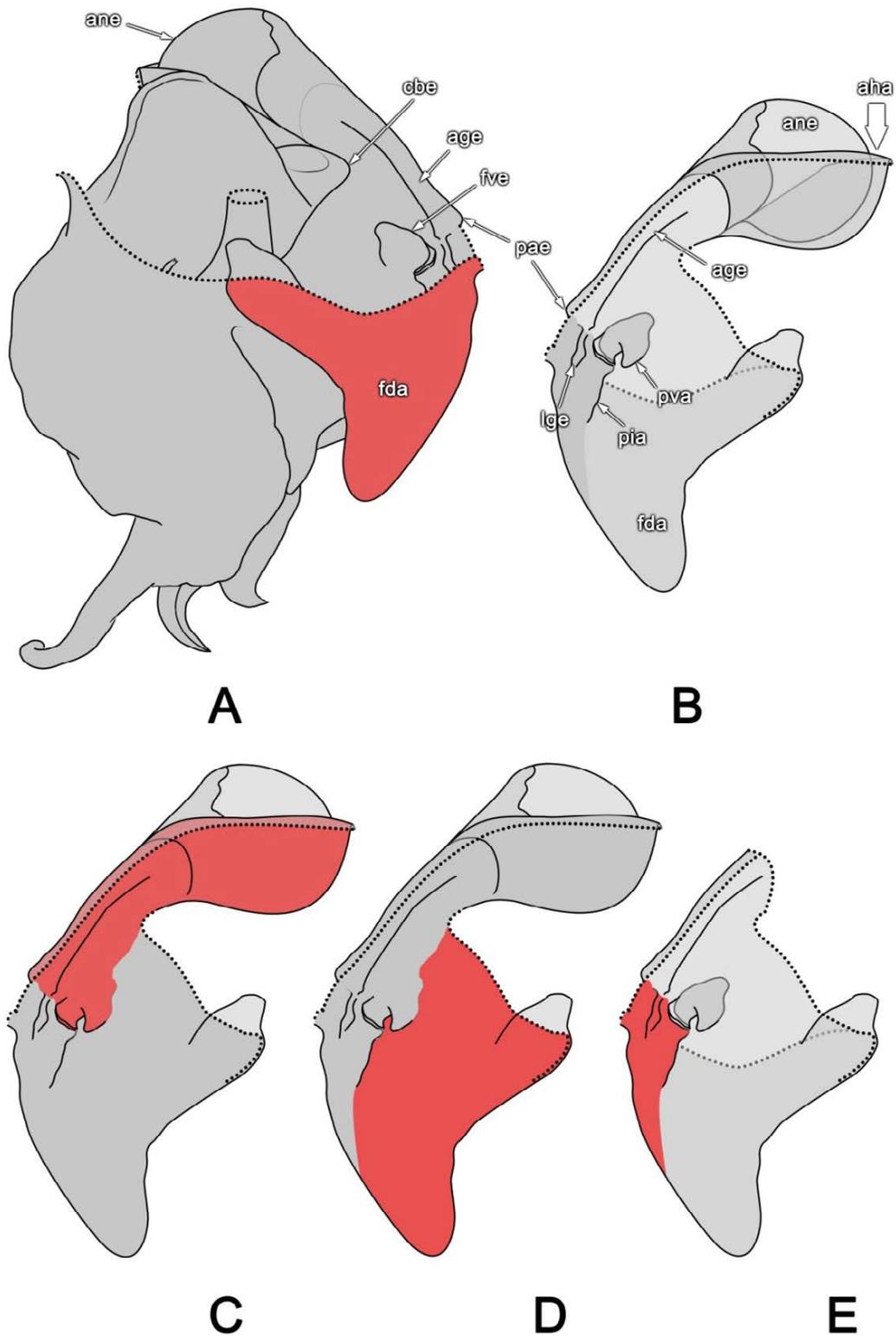
Рисунок 2.12. Левый комплекс *Dracomantis mirofraternus*. А – красным выделен карман *rpe*. В – складка *rpa*. С – складка *lpa*. D – складки *rpa* (красным) и *mea* (синим).



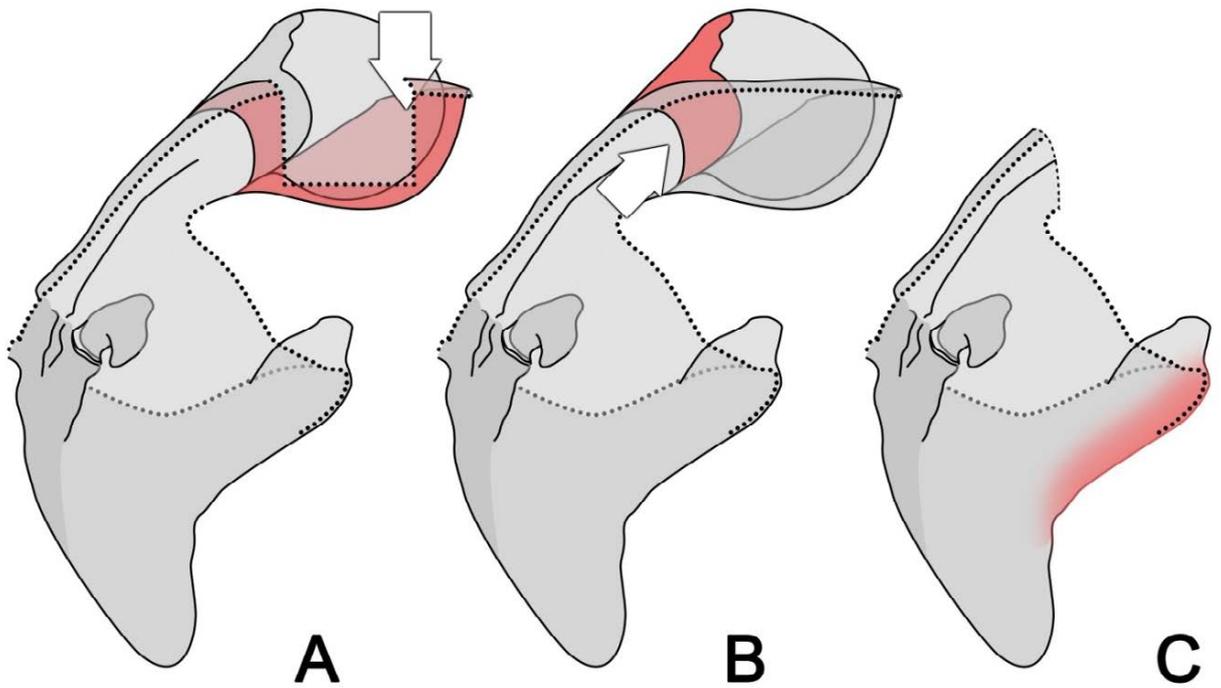
**Рисунок 2.13.** Схема складок левого фалломера и реконструкция их возможного сегогенеза. Стрелка указывает на окончание бороздки **ige**.



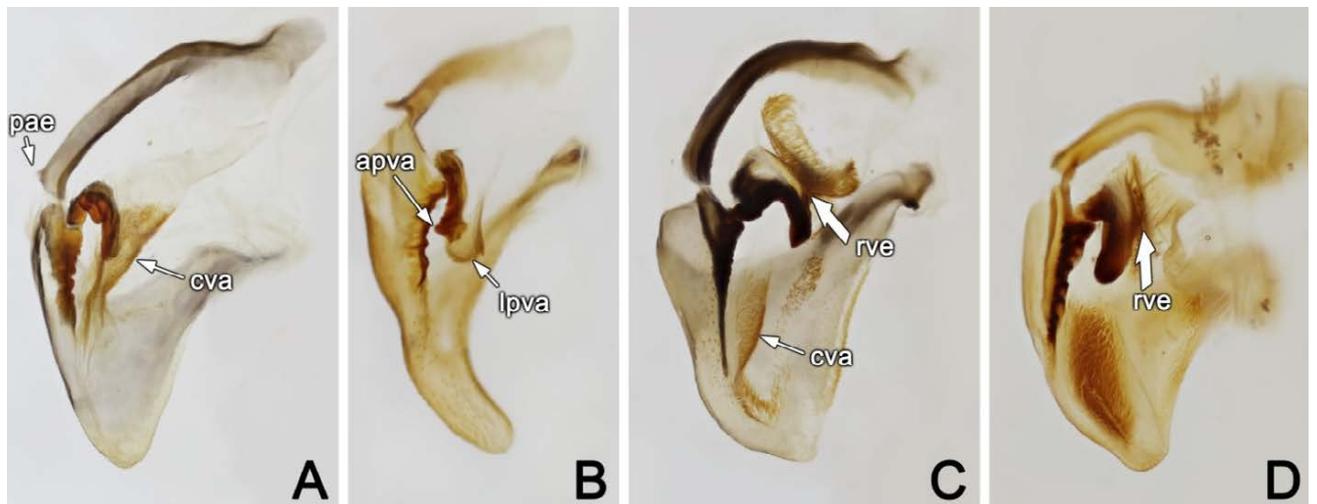
**Рисунок 2.14.** Примеры левых комплексов с редуцированным (*Parapsychomantis vietnamensis*, **A**) и развитым (*Dracomantis mirofraternus*, **B**) выростом **paa**.



**Рисунок 2.15.** Гениталии *Dracomantis mirofraternus*. **A** – красным цветом выделена плоскость **drs**. **B** – морфология правого фалломера, вид снизу. **C** – выделена плоскость **ars**. **D** – плоскость **vrs**. **E** – плоскость **lrs**.



**Рисунок 2.16.** Правый фалломер *Dracomantis mirofraternus*, вид снизу. **A** – красным выделен карман **aha**. **B** – карман **are**. **C** – складка **bma**.



**Рисунок 2.17.** Правые фалломеры, вид снизу. **A** – *Photinella*. **B** – *Ameles*. **C** – *Rivetina*. **D** – *Deiphobe*.

### 2.4.2. Склериты

В системе К.-Д. Класса (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017) склериты делятся на *главные* и *дочерние*. Главные склериты строго гомологичны между Mantodea и Blattodea. Предполагается, что у их общего предка они не были разделены и лишь затем разделились различным образом на дочерние. Название каждого склерита начинается с прописной латинской буквы и состоит из двух-трех символов. Первый обозначает расположение склерита. Для гениталий это **L** – левый комплекс, **R** – правый фалломер. Цифра, следующая за буквой, является номером главного склерита. Главные склериты гениталий нумеруются в произвольном порядке, а нумерация сегментарных склеритов обозначает порядковый номер сегмента. Главные склериты с одинаковым названием гомологичны как целое вне зависимости от картины их деления на дочерние, если таковое присутствует. Название дочернего склерита есть название главного с заглавной буквой в качестве третьего символа. Во избежание путаницы, буквы I, O, Q, а также L на левой стороне и R на правой не используются в третьей позиции. Дочерним склеритам присваивается одинаковое название, только если установлена их полная гомология. Например, склерит **L1B** расположен на области левого комплекса («**L**»), является частью главного склерита **L1** («**1**»), а именно, его дочерним склеритом «**B**». Подразумевается, что склериты **L1B** у разных таксонов, где они выделены, гомологичны, т.е. отделились от главного склерита **L1** в ходе эволюции одинаковым образом. Если есть свидетельства, что разделение произошло отличным образом (например, линия сочленения проходит по разным формативным элементам), то этот дочерний склерит у данного таксона должен называться иначе (например, **L1D**). При наличии дочерних склеритов каждая часть главного склерита получает трехсимвольное название, но при этом остается возможность говорить и о главном склерите в целом как совокупности дочерних (например, говорим об **L1**, подразумевая **L1A** и **L1B** вместе).

Параллельно с номенклатурой дочерних склеритов Класс ввел номенклатуру *регионов склеритов* (далее – просто регионов). Главный склерит может быть подразделен на области, каждая из которых может занимать определенное положение, распространяться на определенный формативный элемент, обладать определенной формой или уровнем склеротизации, или нести точки прикрепления определенных мышц. В разных таксонах один и тот же четко выделяемый по таким характеристикам

регион может быть либо частью неразделенного главного склерита, либо находиться на его дочернем склерите. Процессы формирования регионов и процессы разделения и слияния дочерних склеритов могут быть независимы друг от друга, поэтому для регионов нужна своя номенклатура. Названия регионов образуются сходно с названиями дочерних склеритов – добавлением третьей буквы после названия главного склерита. Исходно Класс (Klass, 1997) использовал строчные латинские буквы, однако впоследствии стал употреблять греческие. В последней ревизии его терминологии применительно к богомолам (Brannoch et al., 2017) употребляются и те, и другие – латинские в гениталиях самцов, греческие – в остальной морфологии. Это создает некоторую путаницу. Важно, что предложенное Классом деление склеритов на регионы охватывает огромные по площади их области, насколько эти области удалось гомологизировать в масштабе всех Dictyoptera. Нами была выявлена необходимость гораздо более локальной номенклатуры для богомолов, которая отражала бы связь склеритов с формативными элементами именно в этом отряде. Поэтому в данной работе были выделены меньшие по площади регионы, обозначаемые греческими буквами (например, **L4β**). Все такие регионы склеритов определены впервые. Что касается регионов генитальных склеритов, выделенных Классом (Klass, 1997), то мы коснемся их только при обсуждении гомологии регионов склерита **L4** в разделе 2.5.1.

Сочленением называется область сильного сближения склеритов на одной плоскости или складке, когда края склеритов разделены лишь узкой полоской мембраны. У богомолов сочленения могут иметь разнообразную морфологию, от частичного слияния склеритов на одной поверхности до «шарнирного» соединения между ними (например, Рисунок 2.20). Сочленения обозначаются написанием соответствующих склеритов через дефис, например, **L1A-L1B**. Если существует несколько сочленений между одними и теми же склеритами, то в этом случае нами используются скобки и постфикс, указывающий на положение: **(L4A-L4B)-a**, **(L4A-L4B)-p**.

Ниже даются определения всех склеритов с указанием дочерних склеритов и регионов. Также приводится список сочленений для каждой области гениталий и терминалий.

### 2.4.2.1. Сегмент 9

**CS9** – кокостернит 9 сегмента (Brannoch et al., 2017). Расположен на генитальной пластинке **vf9** (Рисунок 2.6)

Регионы:

**CS9 $\alpha$ \*** – вдоль переднего края **vf9**, включая аподемы **mcsa9**. Степень склеротизации резко варьирует в разных таксонах от слабой (делая регион неразграниченным с **CS9 $\beta$** ) до умеренной, и до крайне мощной, с сильным утолщением.

**CS9 $\beta$ \*** – основная часть вентральной стенки **vf9**. Более склеротизован, чем **CS9 $\alpha$** , либо отграничен от него менее пигментированным «окном», степень склеротизации которого варьируется от слабой до почти отсутствующей.

**CS9 $\delta$**  – дорсальная стенка **vf9** (Brannoch et al., 2017). Может представлять из себя обособленную лопасть справа, либо распространяться на большую часть дорсальной стенки.

**SL9** – склериты стилусов (Brannoch et al., 2017). Парные склериты стилусов **sl9** (Рисунок 2.6).

Сочленения сегмента 9: **CS9-SL9**.

### 2.4.2.2. Сегменты 10-11

**TG10** – тергит 10 сегмента (Brannoch et al., 2017). Расположен на дорсальной и отчасти вентральной стенках дорсальной лопасти **df10** (Рисунок 2.7). Может быть поделен вдоль середины пополам мембранозной полоской.

Регионы:

**TG10к** – вся дорсальная сторона лопасти **df10** (Brannoch et al., 2017).

**TG10π** – от бокового края лопасти **df10** до латерального края бороздки **cspr**, вдоль которой проходит сочленение **TG10π-PP** (Brannoch et al., 2017).

**TG10υ** – небольшая часть вентральной стенки лопасти **df10** вблизи середины её задней складки (Brannoch et al., 2017).

**TG10ι** – небольшая полоска склеротизации, идущая от региона **TG10к** по вентральной стенке лопасти **df10** к церкам и являющаяся частью сочленения **TG10ι-CE** (Brannoch et al., 2017).

**TGm11** – *эпипрокт* (Brannoch et al., 2017). Склерит на дорсальной лопасти 11 сегмента.

**CE** – *церкомеры* (Brannoch et al., 2017). Совокупность цилиндрических, следующих друг за другом без наложения склеритов, склеротизирующих церки (Рисунок 2.7).

Дочерние склериты:

Точное число церкомеров на церке варьируется между таксонами, возрастами, полами и даже экземплярами. Форма церкомеров постепенно меняется от *базального* церкомера (**CEb**, Brannoch et al., 2017) к *апикальному* (**CEa**, Brannoch et al., 2017), который может сильно отличаться по форме от предшествующих *колумнарных* церкомеров (**CEc**, Scherger, Aguiar, 2022). Базальный церкомер **CEb** может состоять из не полностью разделившихся колумнарных, а его наиболее базальная часть может отделяться со стороны склерита парапрокта **PP**, образуя дуговидный склерит **CEm\***. На дорсальной поверхности базального церкомера **CEb** может быть углубление и/или выступ, связанные с сочленением **TG10ι-CE**.

**PP** – склериты парапроктов (Brannoch et al., 2017). Парные склериты, на парапроктах **sbl** (Рисунок 2.7).

Регионы:

**PP $\alpha$ \*** – дорсальная стенка **sbl**, вершины **sbla**, кили **sbde** и **sbve** (при их наличии) и вентральная стенка **sbl** вдоль заднего сгиба, максимум до сочленения **PP-CE**.

**PP $\beta$ \*** – вентральная стенка спереди и латеральнее от **PP $\alpha$** . По расположению этот регион похож на выделяемый Классом (Klass, 1997) у тараканов склерит **Pv** и, вероятно, является его гомологом, будучи более склеротизованным и имея более четкие границы, чем **PP $\alpha$**  (даже на неразделенном **PP**). Однако нет ясных аргументов в пользу интерпретации его как отдельного склерита с независимым происхождением, а не части некогда единого и недифференцированного склерита **PP**. Аргументом же в пользу последнего служит то, что именно этот регион формирует сочленения **PP-CE** и **TG10 $\pi$ -PP** у богомолов, в то время как у тараканов (в интерпретации Класса) это всегда склерит **PP**, а не **Pv**.

**PP $\gamma$ \*** – часть **PP $\beta$** , дифференцирующаяся при наличии бороздки **cspr**. Это наиболее латеральная часть **PP $\beta$** , идущая в том числе вдоль сочленения **PP-CE** и занимающая медиальную сторону бороздки **cspr**. Класс (Brannoch et al., 2017) полагает, что это рудимент тергита 11 сегмента, «TG11». Есть два аргумента против такой интерпретации. Во-первых, эта склеротизация, как и бороздка **cspr**, отсутствует у таксонов, считающихся наиболее базальными. Во-вторых, у таксонов, где эта склеротизация имеется, нами не обнаружено никаких следов сочленения **PP-«TG11»**. Таким образом, нет оснований считать эту склеротизацию рудиментом тергита, а не разросшейся частью склерита **PP**.

Дочерние склериты:

**PPA\*** и **PPB\*** – склерит **PPA** включает регион **PP $\alpha$**  и область региона **PP $\beta$**  вдоль сочленения **PP-CE**. Склерит **PPB** включает оставшуюся часть региона **PP $\beta$** . Таким образом, эти дочерние склериты соответствуют склеритам **PP** и **Pv** в смысле Класса (Klass, 1997).

**PPC\*** и **PPD\*** – склерит **PPC** включает регион **PPα**. Склерит **PPD** включает в себя регионы **PPβ** и **PPγ**.

Сочленения сегментов 10-11: **TG10ι-CE**, **TG10π-PP**, **PP-CE**.

### 2.4.2.3. Склериты левого комплекса

**L1** – расположен целиком в пределах левого фалломера (Klass, 1997; Рисунок 2.18, 2.46). Занимает карман **pne**, лежит на плоскости **mds** и складке **pba**, иногда также на плоскостях **mvs** и **dds**.

Дочерние склериты:

**L1A** и **L1B** – сочленение проходит по плоскости **mds** перед входом в карман **pne** (Klass, 1997).

**L1C\*** и **L1D\*** – сочленение проходит по плоскости **dvs**, **L1D** расположен на выросте **ssa**.

**L1E\*** и **L1F\*** – сочленение окружает вырост **fla**. **L1F** расположен на выросте **fla**.

**L2** – расположен целиком в пределах левого фалломера (Klass, 1997; Рисунок 2.18, 2.19, 2.46). Основная часть расположена вентральнее склерита **L1**, лежит на плоскости **mvs** и складке **gra**, включая вырост **раа**.

Регионы (Рисунок 2.19):

**L2α** – левая ветвь склерита, занимающая левую часть дорсальной стенки кармана **lve**.

**L2β** – правая ветвь склерита, ведущая к сочленению **L1-L2**, которое может распространяться на **pba**.

**L2 $\gamma$**  – задняя ветвь склерита, распространяющаяся на **гра** и **раа**.

На дочерние склериты не подразделяется.

**L4** – лежит на вентральной и дорсальной стенке вентрального фалломера и на дорсальной стенке левого фалломера (Klass, 1997; Рисунок 2.18, 2.43, 2.44, 2.45). Образует две ветви (см. раздел 2.5.1).

Регионы левой ветви:

**L4 $\alpha$**  – часть склерита слева от утолщения **swe**.

**L4 $\gamma$**  – часть склерита справа от утолщения **swe**.

Регионы правой ветви (Рисунок 2.44, 2.45):

**L4 $\beta$**  – передняя ветвь по правой стороне лопасти **vla**. Распространяется на лопасть **bla**.

**L4 $\pi$**  – лежит на вентральной стороне лопасти **pla**.

**L4 $\sigma$**  – пролегает вдоль задней складки вентрального фалломера. В ряде таксонов продолжается вперед вдоль правого края вентрального фалломера.

**L4 $\delta$**  – расположена вдоль задней складки на плоскости **vds**. В ряде таксонов продолжается вперед вдоль правого края вентрального фалломера.

**L4 $\mu$**  – среднее ответвление по правой стороне лопасти **vla**.

Дочерние склериты:

**L4A** и **L4B** – сочленение лежит на левой или на вентральной стенке левого комплекса.

**L5** – небольшой склерит на **vds** позади **goa** (Klass, 1997). Только у *Metallyticidae*.

Сочленения левого комплекса: **L1-L2 $\beta$** , **L1-L4[B]**, **L2-L4[B]**, **L4A-L4B**.

Сочленение **L4A-L4B** имеет наиболее разнообразное строение (Рисунок 2.20). В самом общем случае морфологическое разнообразие этого сочленения можно разделить на два типа: копланарные и не копланарные морфологии. При копланарных морфологиях (типы 1-4) край склерита **L4A** и край склерита **L4B** в районе сочленения расположены на одной и той же выпуклой поверхности. **Тип 1** характеризуется непрерывностью утолщения **swe**, по которому проходит само сочленение. Позади сочленения склериты некоторое время идут параллельно, после чего сливаются через узкий мостик. В прочих типах сочленения этот мостик отсутствует. Типы 2 и 3 похожи на тип 1 тем, что **swe(L4B)** является прямым продолжением **swe(L4A)**. При **типе 2** контакт между склеритами компактен – по сути, склерит **L4B** в месте контакта занимает только **swe**. При **типе 3** контакт очень протяженный, края склеритов долго не расходятся. Тип 4 характеризуется загибанием края **L4B**, так что ход **swe** прерывается. При не копланарных морфологиях (типы 5-8) имеет место заворачивание поверхности и выемка на **L4A**, так что при определенном угле зрения прилегающей к сочленению край склерита **L4B** «налегает» на **L4A**. При **типе 5** выемка очень неглубокая, её длина значительно больше глубины, так что край склерита **L4B** практически с ней не связан. При **типе 6** край **L4B** не достигает выемки и зоны заворачивания, дистанция между склеритами при этом очень значительна. **Тип 7** можно назвать «шарнирным» соединением: выемка на **L4A** хорошо обозначена, удалена от его края, а иногда этот участок даже смещен на дорсальную стенку левого комплекса. Узкий край **L4B** резко загнут, подобно крючку, и вкладывается в эту выемку. При **типе 8** край **L4B**, напротив, широкий, а выемка расположена вплотную к краю **L4A**.

#### 2.4.2.4. Склериты правого фалломера

**R1** – задний из двух склеритов правого фалломера (Klass, 1997). Занимает большую часть **drs**, **lrs**. Также **R1** занимает складки **pia** и **pva**.

Регионы:

Дорсальная сторона:

**R1 $\alpha$**  – центральная часть дорсальной стенки, заходящая через правый край фалломера на вентральную сторону.

**R1 $\beta$**  – левая ветвь, отходящая от центральной части дорсальной стенки и тянущаяся вдоль **bma**.

**R1 $\gamma$**  – задняя часть дорсальной стенки.

Вентральная сторона:

**R1 $\delta$**  – основная склеротизация **pia**: очень толстая, пигментированная, несущая микроскульптуру. Занимает как минимум переднюю часть **pia**, в некоторых таксонах доходит вплоть до **apia**.

**R1 $\iota$**  – задняя часть **pia**. Сходна по характеру поверхности с **R1 $\delta$** .

**R1 $\lambda$**  – лежит на бороздке **lge** и прилегающей к ней области. Граница с другими регионами достаточно резкая, отличается очень ровной и гладкой поверхностью.

**R1 $\nu$**  – занимает часть **lrs** справа от **pia** и других регионов вентральной стороны. Поверхность ничем не выделяется и не отличается от соседней области **R1 $\alpha$** , которая может быть отделена сочленением **R1A-R1B**.

**R1 $\pi$**  – занимает «подошву» складки **pva**.

**R1 $\sigma$**  – узкая полоска склеротизации на **ars** вентральнее вентральной грани **pva**. Бесшовно переходит в **R1 $\phi$** .

**R1 $\tau$**  – занимает вентральную стенку кармана **fve**.

**R1φ** – опоясывающая склеротизация **арва**.

Дочерние склериты:

**R1A** и **R1B** – сочленение проходит слева от lge по границе регионов **R1α** и **R1ν**.

**R1A**, **R1C** и **R1D** – сочленения проходят по границе регионов **R1ν** и **R1ι**, **R1λ** (**R1A-R1C**) и по границе регионов **R1δ** и **R1π** (**R1C-R1D**)

**R1E** и **R1D** – сочленение проходит по границе регионов **R1δ** и **R1π**

**R3** – передний из двух склеритов правого фалломера. Занимает большую часть **ars**.

Регионы:

**R3α** – лежит на аподеме **ane**. Поверхность с концентрическими круговыми волнами.

**R3β** – занимает основную часть **ars** от **age** и **ape** до складки **vma**, иногда переходит через последнюю. В отличие от **R3α** поверхность гладкая, толщина региона сильно меньше, чем у **R3λ**, а от **R3γ** он отграничен входом в **аре**.

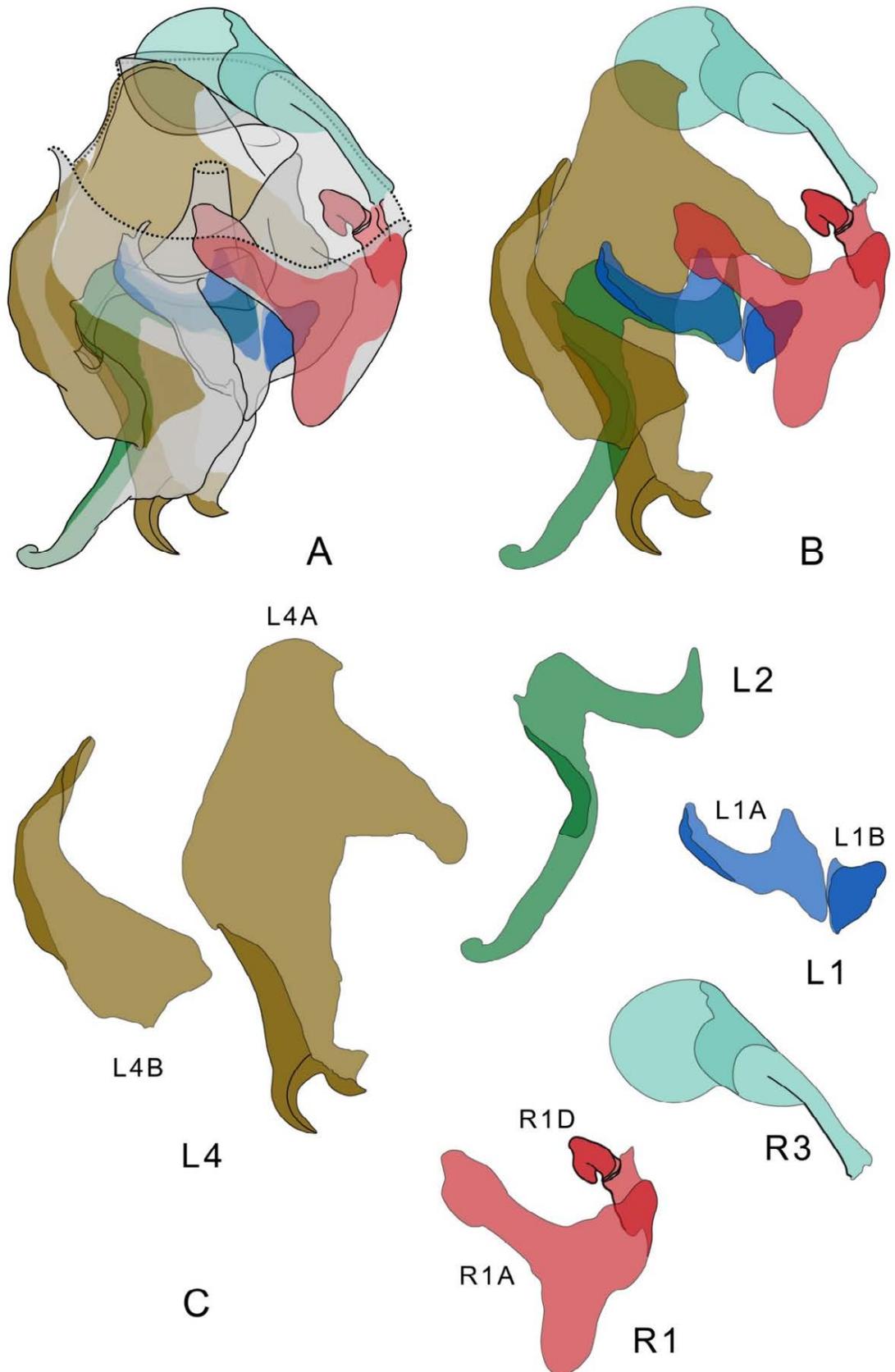
**R3γ** – полностью занимает дорсальную и вентральную стенки кармана **аре**.

**R3δ** – лежит на дорсальной стенке **age**. Отграничен от **R3α** гладкой поверхностью и значительно большей толщиной, а от **R3λ** – линией прикрепления мембраны, идущей к генитальной пластинке.

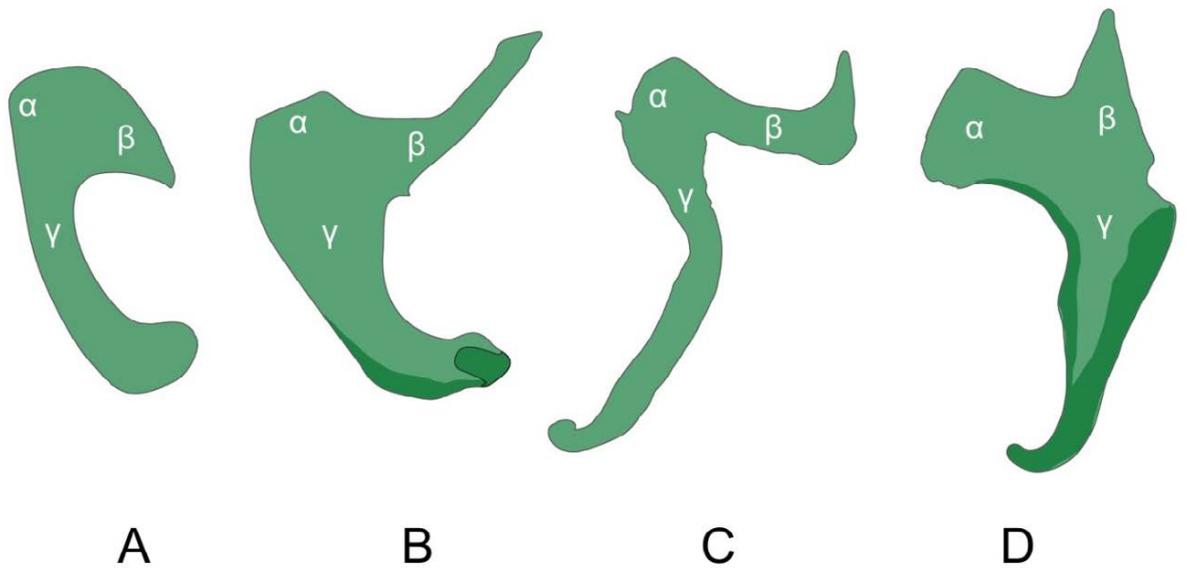
**R3λ** – занимает бороздку **age**.

На дочерние склериты не подразделяется.

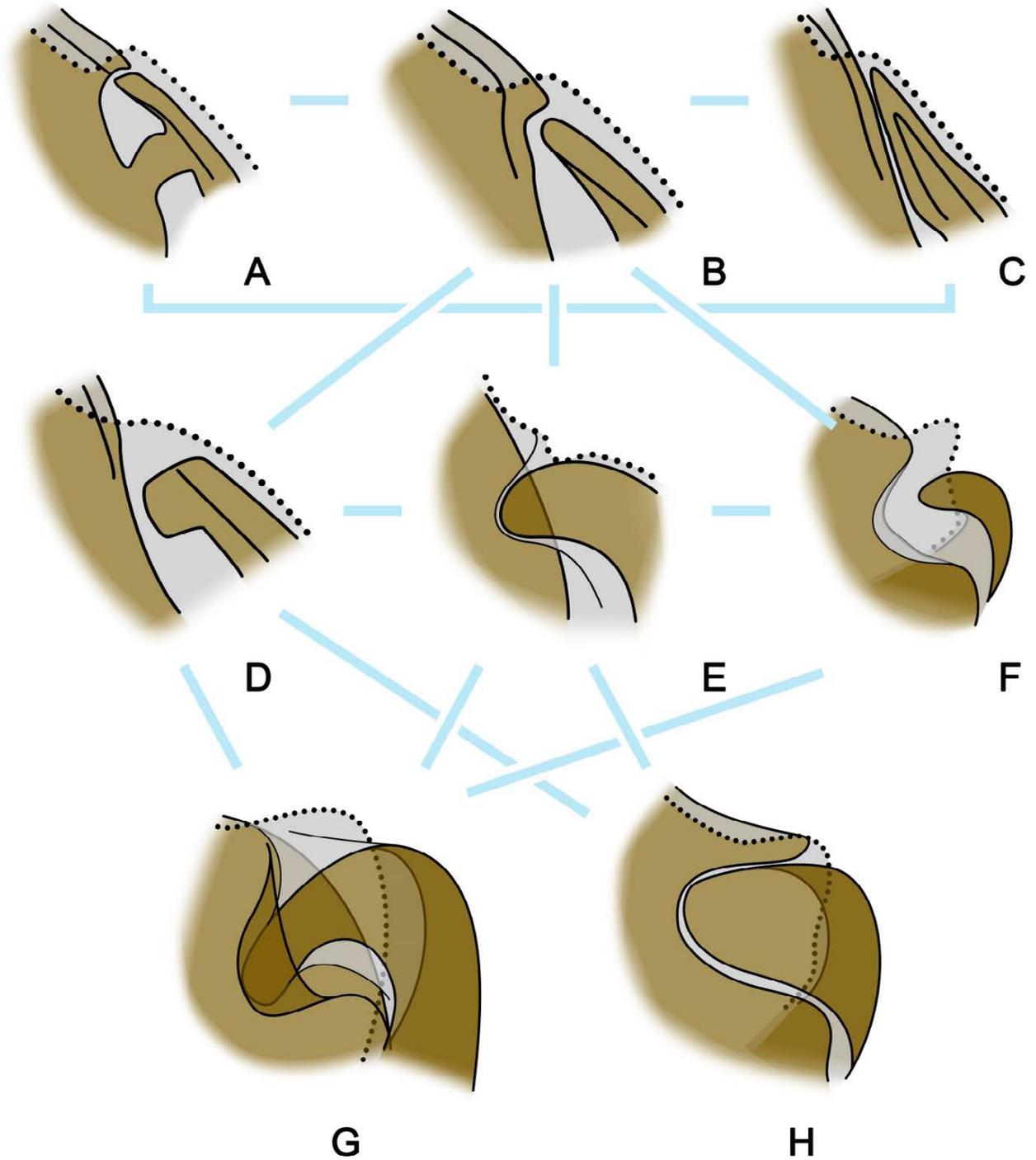
**R6\*** – узкий поперечный склерит на **drs**, расположенный непосредственно под **PP-r**, спереди от **R1α** без сочленения с ним. На дочерние склериты не подразделяется. Только у Liturgusidae.



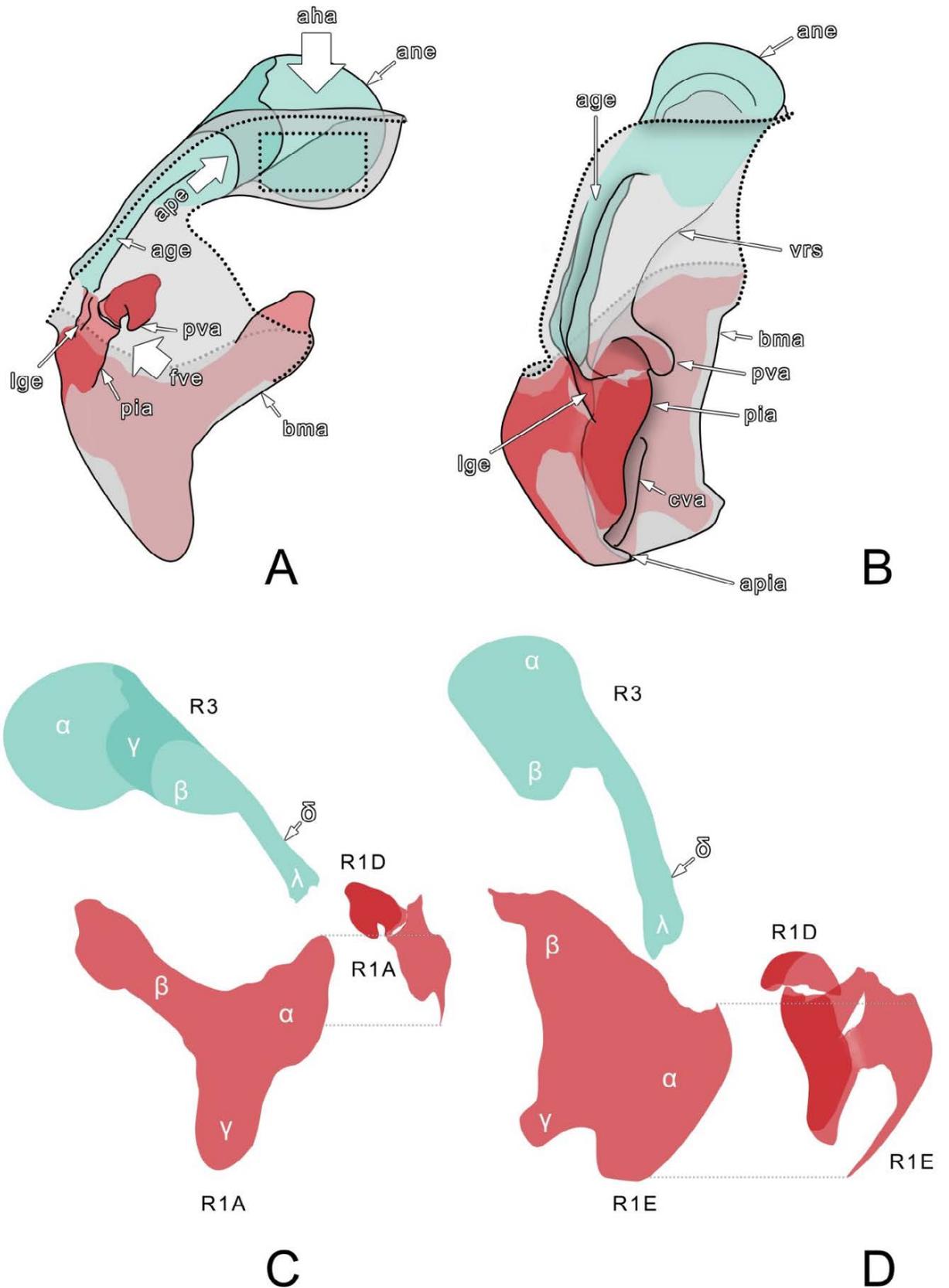
**Рисунок 2.18.** Гениталии *Dracomantis mirofraternus* и их склериты. **А** – показаны склериты и мембраны. **В** – показаны только склериты в естественном положении. **С** – индивидуальные изображения каждого склерита.



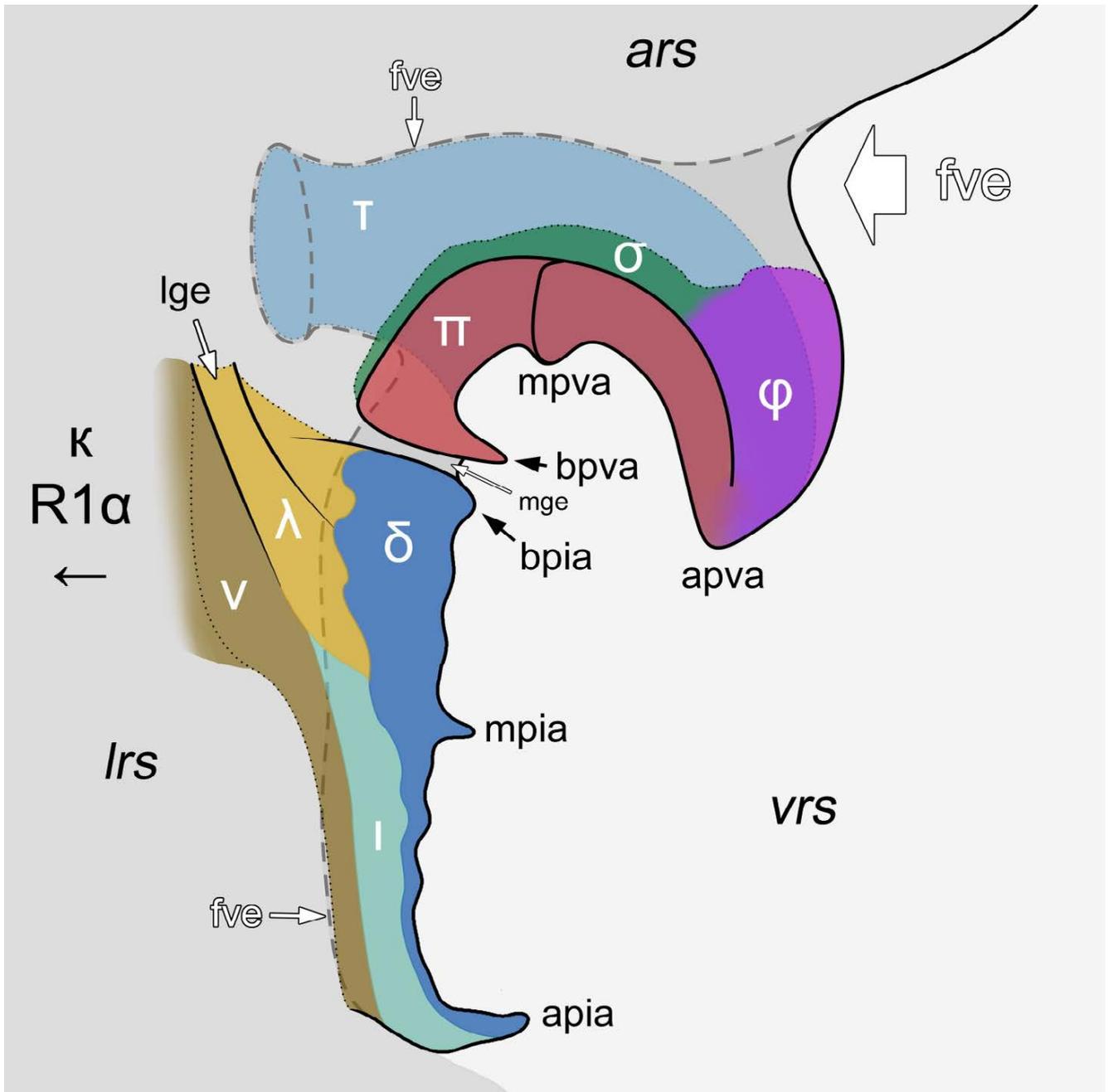
**Рисунок 2.19.** Разнообразие склерита L2. **A** – *Mantoida cf. luteola*. **B** – *Macromantis hyalina*. **C** – *Dracomantis mirofraternus*. **D** – *Stagmatoptera* sp. Вид сверху.



**Рисунок 2.20.** Типы строения сочленения **L4A-L4B** и реконструкция их возможного сегогенеза. **A** – первый тип. **B** – второй тип. **C** – третий тип. **D** – четвертый тип. **E** – пятый тип. **F** – шестой тип. **G** – седьмой тип. **H** – восьмой тип.



**Рисунок 2.21.** Правый фалломер, морфология и склериты. **A, C** – *Dracomantis mirofraternus*. **B, D** – *Mantoida brunneriana*. **A, B** – показаны склериты и мембраны, вид снизу. **C, D** – показаны только склериты, вид сверху, вентральные части склеритов показаны отдельно.



**Рисунок 2.22.** Схема морфологии правого фалломера в области складок **pva** и **pia**, а также схема регионов склерита **R1**, распространяющихся на эти складки. Вид снизу.

### 2.4.3. Покровные элементы

Гениталии Dictyoptera и особенно Mantodea покрыты разнообразными покровными элементами. Эти элементы гениталий Dictyoptera ранее не изучались, и их номенклатура не разработана. В настоящее время разработаны подробные классификации дериватов кутикулы (например, Иванов, 2000; Сеницина, Чайка, 2006). Однако для практического применения таких классификаций к гениталиям богомолов требуется изучение гениталий с помощью сканирующей электронной микроскопии, методов гистологии и других методов, которые не использовались в данной работе. Без этого невозможна их классификация как сенсилл, микротрихий и т.д. и обсуждение функций. Учитывая несомненную практическую значимость такой классификации для целей морфологии и систематики, мы планируем применить соответствующие методы и подходы в будущих исследованиях.

В данном исследовании мы использовали очень грубую типологию покровных структур, которая делает их классификацию доступной с помощью обычного бинокля:

#### 1. Микрорельеф.

Любая микроскульптура поверхности кутикулы, как склеротизованной, так и мембранозной, видимая в бинокль и резко отличающаяся от соседней, кажущейся гладкой, кутикулы.

#### 2. Хеты.

Подвижные удлиненные выросты с резко выраженным углублением кутикулы в основании.

*Крупные хеты* – жесткие, прямые, сопоставимы по толщине с самыми мелкими формативными элементами или превосходят их.

*Мелкие хеты* – гибкие, тонкие, изогнутые.

#### 3. Точки.

Крупные понижения поверхности кутикулы, в центре которых при максимальном увеличении бинокля не видны выросты.

## 4. Волоски.

Удлиненные, мягкие выросты от крайне мелких до достаточно длинных без углубления кутикулы в основании и какого-либо сочленения.

Совокупности покровных элементов – *поля* – у Mantodea часто сильно локализованы и обладают четкими границами. Многие поля устойчиво связаны с конкретными формативными элементами. В нашей предварительной номенклатуре название поля покровных элементов совпадает с названием формативного элемента, на котором поле (исходно) расположено, плюс подчеркивание.

Поля крупных хет:

**раа** – на вершине выроста **раа**.

**rma** – на вершине выроста **rma**.

Поля мелких хет:

**mea** – на плоскости **dds** вблизи от складок **dpa/mea** или **mea**. Спереди состоит из более мелких и более коротких хет, которые сменяются более крупными и длинными сзади.

**bma** – вдоль складки **bma**, преимущественно с вентральной стороны.

Поля точек:

**pma** – в задней правой части плоскости **vds**, на лопасти **pma** при ее наличии.

Поля волосков:

**loa** – в типичном случае на выросте **loa**, но может смещаться с неё на складку **pba**.

**rve** – в области кармана **rve**.

**cva** – в центральной части плоскости **vrs** левее входа в карман **fve** под складкой **pia**, обычно на складке **cva**.

**lpva** – на выросте **lpva**.

**goa** – на выростах **goa**, **abra** и на основании выроста **abha** в ряде таксонов.

#### 2.4.4. Мускулатура

Мышцы чаще всего отходят и прикрепляются к склеротизованным участкам гениталий, хотя есть и исключения. Названия мышц состоят из единственной строчной латинской буквы и номера. Номенклатура мышц заимствована у К.-Д. Класса (Klass, 1997) без изменений. Каждая мышца обозначается строчной латинской буквой, указывающей её ход: **l** – внутри левого комплекса, **r** – внутри правого фалломера, **b** – соединяет левый комплекс и правый фалломер, **s** – фалломеро-стернальные мышцы, **p** – периферические по отношению к гениталиям. После буквы следует цифра, обозначающая номер конкретной мышцы. В случае деления дочерние пучки обозначаются строчной буквой в третьей позиции (**a**, **b**, ...). При этом, в отличие от дочерних склеритов, гомология между таксонами априори не предполагается.

В данной работе принимается гомология мышц, установленная Классом (Klass, 1997), которая, в свою очередь, используется нами исключительно для гомологизации некоторых формативных элементов (раздел 2.5.1).

Ниже перечислены в порядке нумерации мышцы полового аппарата (**l**, **r**, **b** и **s**) и указан их ход:

- l1** стенка **pne** – дорсальная стенка левого фалломера
- l2** передняя область **pne** – левая и дорсальная стенки левого фалломера
- l3** левая область **lve-d** – центральная и задняя область вентральной стенки **pne**
- l4** левая область стенки **lve** – левая или дорсальная стенка левого комплекса

- l5** передняя область **vvs** – левая стенка **lve**
- l6, l6b** передняя область **vvs** – средняя область **vds**
- l6a** передняя область **vvs** – задняя стенка **lve**
- l7** правая область **vvs** – задняя складка вентрального фалломера  
или  
задняя область **vvs** – **dds**
- l9** в пределах правой области **dds**
- r1** **age** и **paе** – **drs**
- r2** **ars** – **cbt, pva**
- r3** **lrs** – **pia**
- r4** левая область **vrs** – **bma** или между стенками **bma**
- b1** левая область **ane** – передняя область **vvs**
- b2** правая область **ane** – передняя область **vvs** или правая область **vds**
- b4** **bma** – правая область **vds**
- s1** **vf9** (левая сторона вентральной стенки) – передний край **vvs**
- s2** **vf9** (правая сторона вентральной стенки) – дно бороздки **age** до киля **paе**
- s3** **vf9** (левая сторона вентральной стенки) – передняя область **vvs**
- s4** **vf9** (правая сторона вентральной стенки) – вентральная сторона бороздки **age** и аподемы **ane**
- s5** **vf9** (левая сторона вентральной стенки) – складка **vfla9-l**
- s6** **vf9** (правая сторона вентральной стенки) – складка **vfla9-r**

## 2.5. Замечания к гомологизации некоторых элементов левого комплекса

В литературе существуют противоречивые мнения о гомологии выростов левого комплекса и отдельных областей склерита **L4**, высказанные К.-Д. Классом (Klass, 1997; Brannoch et al., 2017) и Шварцем и Руа (Schwarz, Roy, 2019). Отметим, что гомологизация вершинных выростов фалломеров представляет наибольшее затруднение, поскольку к ним изнутри не прикрепляются мышцы. Поэтому нами используется реалистичное допущение, что гомологичные выросты ассоциированы с одними и теми же главными склеритами (или их регионами), если нет убедительных свидетельств смены одного склерита (региона) на другой на выросте.

### 2.5.1. Гомология выростов вентрального фалломера и регионов склерита **L4**

У большинства Blattodea, сестринской группы Mantodea, вентральный фалломер имеет фундаментально двухлопастную структуру, с выростом **pda** в качестве своей левой вершины и лопастью **vla** в качестве правой. У богомолов такая двухлопастная структура прослеживается у представителей семейства Mantoididae (Рисунки 2.23–2.24, 2.27–2.28), где вентральная стенка фалломера, спереди единая, разделяется на вентральные стенки выростов **pda** и **vla** в дистальной части (**pda** при этом сливается с выростом **paа** левого фалломера). Вдоль левой стенки левого комплекса идет хорошо выраженное узкое продольное утолщение **swe**. Склерит **L4** у Mantoididae имеет форму подковы, ветви которой заходят на левую и на правую «доли» вентрального фалломера, в то время как медиальная часть вентральной стенки фалломера **vvs** остается мембранозной. Такая морфология вентрального фалломера и склерита **L4** полагается Классом плезиоморфной и для богомолов, и для тараканов. Ситуация в Mantoididae служит отправной точкой для гомологизации и у Шварца и Руа. У других семейств богомолов вентральный фалломер устроен иначе, представляя собой, в основном, единую лопасть, которая может нести выросты по заднему и правому краю, в то время как склерит **L4** может иметь или не иметь форму подковы.

У Chaeteessidae (Рисунок 2.31) двухлопастность проявляется в похожей на подкову форме **L4** и мембранозному углублению, разделяющему в дистальной части плоскости **vvs** левую и правую «доли». Однако спереди от этого углубления **vvs**

склеротизована, хотя и не так сильно, как по краям. Помимо слабого утолщения **swe**, имеется мощный внутренний киль на правой стороне фалломера, идущий по плоскости **vvs** строго назад. Слабовыраженный дистальный вырост отходит от наиболее дистальной точки фалломера, которая расположена правее упомянутого киля. И Класс, и Шварц и Руа гомологизируют краевые, более склеротизованные части **L4** Chaeteessidae с левой и правой частями «подковы» Mantoididae. Класс полагает вырост **pda** редуцированным у Chaeteessidae, в то время как Шварц и Руа считают его мембранозным и полностью слитым с выростом **pa**, как у Mantoididae.

У Metallyticidae (Рисунок 2.42) имеются две выраженные дистальные лопасти, правая и бóльшая из которых похожа по морфологии на правую половину вентрального фалломера Chaeteessidae. При этом склерит **L4** занимает всю вентральную стенку и вполне равномерен по степени склеротизации, хорошо склеротизованы и все края вентрального фалломера. Утолщение **swe** ограничено лишь небольшой передней частью плоскости **vvs**, а других аналогичных структур на этой плоскости нет. И Класс, и Шварц и Руа гомологизируют лопасти Metallyticidae с выростами **pda** и **vla** на основании сходной геометрии.

У Artimantodea (Рисунки 2.33-2.35, 2.38-2.39, 2.43, D, E, F, G, 2.44-2.45) имеется сплошная склеротизация в передней и центральной частях плоскости **vvs**, но возможно наличие по дистальному и правому краям вентрального фалломера от одного до четырех выростов одновременно. Большая часть вентрального фалломера, по мнению как Класса, так и Шварца и Руа, гомологична лопасти **vla**. За исключением ситуации в подсемействе Bantiinae семейства Thespidae (см. ниже), склерит **L4** никогда не принимает форму подковы. Класс полагает лопасть **pla** новообразованием и гомологизирует дистальные выросты на лопасти **vla** с выростом **pda** на основе их сходного расположения у *Metallyticus* и *Mantis*. Лопасть **bla** в его работах проигнорирована, поскольку он не изучал таксоны, где она явно выражена. Шварц и Руа гомологизируют лопасть **pla** с выростом **pda**, а дистальные выросты на задней складке лопасти **vla**, как и лопасть **bla** (в их терминологии «bl»), считают новообразованиями. Характерно, что они также используют аргумент сходного расположения, опираясь на одинаковое положение левого и правого дистальных выростов у *Metallyticus* и у многих (но далеко не всех) высших богомолов, их относительной величине и выдвигая гипотезу о частичной (а

иногда и полной) редукции **pda** у Artimantodea. Добавим, что Агудело (Agudelo, 2015) полагает также возможной гомологию лопасти **bla** (у Artimantodea) и *всей* лопасти **vla** (у Mantoididae и Metallyticidae), поскольку у таксонов с чрезвычайно развитой **bla** (таких как многие Naanidae, Amorphoscelidae и ряд Acanthopoidea) вентральный фалломер можно описать как имеющим форму подковы, где долями являются **bla** и вся остальная его часть.

Дорсальная склеротизация левого комплекса развита у всех богомолов, но ее протяженность и характер соединения с вентральной частью склерита **L4** отличаются. Среди Mantoididae, у *Mantoida brunneriana* и *M. schraderi* дорсальная склеротизация почти не развита (Рисунки 2.23, А, 2.43, А): узкая и слабо склеротизованная пластинка (регион **L4d** по Классу) отходит от левой стенки **L4** (регион **L4I** по Классу). Важно, что такое же состояние наблюдается у многих Blattidae. У *M. argentinae* и *M. tenuis* дорсальная склеротизация представлена отдельным крупным склеритом (расположенным над карманом **pne**), при этом ближайший к нему участок левой ветви **L4** образует высокий левый край, который также может рассматриваться как часть дорсальной склеротизации. У *M. cf. luteola* эти две области соединены через суженный «мостик» (Рисунки 2.27, А, 2.43, В). У Chaeteessidae левая ветвь **L4** в дистальной своей части полностью переходит на дорсальную стенку левого фалломера **dds**, где и составляет дорсальную склеротизацию (Рисунок 2.31, А, 2.43, С). У подавляющего большинства богомолов дорсальная часть является отдельным склеритом **L4B**, чаще всего соединенным с вентральной частью через сочленение (Рисунки 2.33, 2.38, 2.42, 2.43, D, F). Это сочленение имеет разнообразное строение (см. раздел 2.4.2.3 и Рисунок 2.20), но чрезвычайно похоже по своей структуре у Metallyticidae и многих Amerimantodea (тип 1, Рисунок 2.20, А). А именно, собственно сочленение (разрыв в склерите) проходит поперек утолщения **swe**, часть которого оказывается на дочернем склерите **L4B**. Позади этого разрыва склериты **L4A** и **L4B** разделены коротким мембранозным окном, после чего опять соединяются на одной поверхности, а еще дальше – расходятся. У Metallyticidae (Рисунок 2.42) склерит **L4B** не достигает дорсальной стенки **paа** (в результате чего задняя половина плоскости **dds** остается мембранозной), однако его форма сходна с таковой у Thespidae (Pseudopogonogastrinae) и большинством Acanthopoidea. Особняком среди Amerimantodea и вообще всех Artimantodea стоит подсемейство Vantiinae семейства Thespidae. У них склерит **L4** имеет

форму подковы (Рисунок 2.43, E), сходную с Mantoididae и еще более – с состоянием в Chaeteessidae: левая «ветвь» **L4** переходит в дистальной части на дорсальную стенку левого фалломера **dds**, правая несет на вершине вырост, а стенка между ними мембранозна.

На основании изучения мышц у *Mantoida schraderi* (Рисунки 2.25-2.26) и *Sphodromantis* sp. (Рисунки 2.40-2.41), Класс полагает дорсальную склеротизацию у Chaeteessidae и склерит **L4B** у Metallyticidae и Artimantodea лишь частично гомологичным дорсальной склеротизации у Mantoididae (т.е. региону **L4d**). Что касается подкововидного **L4** у Vantiinae, Шварц и Руа, вслед за Риверой и Свенсоном (Rivera, Svenson, 2016), полагают это результатом вторичного полного слияния **L4A** и **L4B** со сдвигом левого края последнего на вентральную стенку вентрального фалломера **vvs**.

Класс не исследовал виды Mantoididae с развитой дорсальной склеротизацией, как и представителей Vantiinae. Мышцы Chaeteessidae и Metallyticidae остались им не изученными. В свою очередь, Шварц и Руа не изучали мускулатуру в ходе своего исследования.

Как демонстрируют результаты Класса и наши оригинальные данные, мускулатура гениталий богомолов достаточно консервативна. Поэтому изучение хода мышц дает более надежные основания для гомологизации как выростов, так и склеротизаций, нежели поверхностное сходство их формы и расположения. Изучение мышц у представителей Mantoididae, Chaeteessidae, Amerimantodea (Thespidae, Angelidae, Photinaidae) и Cernomantodea (Eremiaphilidae, Toxoderidae, Mantidae) и их сравнение с мускулатурой *Mantoida schraderi* и *Sphodromantis* sp. (Klass, 1997) позволяет успешно решить выше обозначенные проблемы. Принятые нами при этом допущения следующие:

(1) Морфология левого и вентрального фалломеров у *Mantoida schraderi* и *M. brunneriana*, в части двухлопастной организации вентрального фалломера, единого склерита **L4** в форме подковы и минимальной дорсальной склеротизации левого фалломера является наиболее плезиоморфной среди богомолов. На это указывает сходство строения левой части левого комплекса между этими видами и тараканами (в особенности, семейства Blattidae).

(2) Мышцы отходят и прикрепляются к гомологичным участкам поверхностей, если нет свидетельств обратного (т.е. смещения точки отхождения или прикрепления).

(3) Если точка отхождения или прикрепления расположена на склерите, то изменение геометрии этой области склерита в процессе эволюции *вместе* с точкой отхождения или прикрепления мышцы полагается более вероятным, чем уход или смещение самой точки относительно склерита (образно говоря, при «перемещении» склерит «берёт» мышцу «с собой»).

У *M. schraderi* мышцы **12**, **14** и **17** идут к региону **L4l** от **L1**, **L2** и **vvs**, соответственно. Следовательно, места их *прикрепления* к **L4** у других таксонов будут диагностировать области, которые исходно входили в состав левой «доли» **L4**. Поскольку **12** и **17** прикрепляются непосредственно перед/на выросте **pda**, их прикрепление отчасти диагностирует и этот вырост. Важно, что мышца **17** отходит у *M. schraderi* от мембранозной части **vvs** и, следовательно, место её *отхождения*, напротив, указывает на отсутствие гомологии между соответствующим участком и регионом **L4l** и выростом **pda**. Мышца **12** частично прикрепляется еще и к региону **L4d**, диагностируя этот регион. У *Sphodromantis* мышца **16b**, отходя от плоскости **vvs** и прикрепляясь к плоскости **vds**, надежно диагностирует дистальную часть лопасти **vla** – ход этой мышцы аналогичен ходу **16** у *M. schraderi*, у которой, однако, большая часть области прикрепления расположена на стенке протока **dej**.

Далее описывается ход упомянутых мышц у изученных нами таксонов, и на этой основе устанавливается гомология выростов вентрального фалломера и дорсальной склеротизации левого фалломера.

**Mantoididae (*Mantoida schraderi* и *M. cf. luteola*).** Мускулатура *M. schraderi* была подробно описана Классом (Рисунки 2.25-2.26). У *M. cf. luteola* (Рисунки 2.29-2.30) от задней, боковых и частично нижней стенки кармана **pne** отходит мощная дорсо-вентральная мышца, прикрепляющаяся к мембранозной правой стенке левого фалломера и его дорсальной склеротизации. Судя по обширной области отхождения, это мышца является результатом слияния мышц **11** и **12**. Мышца **14** отходит от левого угла и дорсальной стенки кармана **lve**, несущей склерит **L2**, а прикрепляется к плоскости **dds** сразу за область прикрепления мышцы **11+12**, в том числе частично – к дорсальной части левой ветви склерита **L4**, идущей к выросту **pda**. Левая стенка левого комплекса,

несущая левую ветвь склерита **L4**, имеет  $\Sigma$ -образное поперечное сечение. Вдоль центрального сгиба этого профиля идет утолщение **swe**. В начале этого профиля (т.е. в конце передней четверти вентрального фалломера) от **swe** отходит мощная мышца, прикрепляющаяся к задней стенке кармана **lve**. Судя по области прикрепления и учитывая отсутствие иных мышц, прикрепляющихся к **lve** спереди, эта мышца является **15**, точка отхождения которой сместилась с передней области фалломера на его левую стенку. Мышца **16** на томограмме не обнаруживается. Мощная и широкая мышца соединяет вентральную стенку кармана **lve** (прикрепляясь вдоль левой его стенки прямо под местом отхождения мышцы **14**) и вентральную стенку лопасти **vla**, где область прикрепления охватывает большую площадь склерита **L4**. Мышца проходит под эякулятивным протоком **dej** и его отверстием, не прикрепляясь к ним. Хотя вентральная область прикрепления этой мышцы похожа на место отхождения **17** у *Chaeteessa* (см. ниже), её ход не имеет аналогов у других богомоллов, поэтому гомология этой мышцы неясна. В правой части вентрального фалломера тонкая мышца **b2** отходит от склерита **R3** и прикрепляется к плоскости **vds** вблизи от правого края вентрального фалломера, далеко кпереди от основания папиллы **goa**.

**Chaeteessidae** (*Chaeteessa*, 2 не определенных вида). Мышца **11** отходит от правой области вентральной стенки **pne**, несущей **L1**, и прикрепляется к левой и дорсальным стенкам левого фалломера (Рисунок 2.32). Мышца **12** отходит от нижней и левой стенок **pne**, несущих **L1**, и прикрепляется к левой и дорсальной частям **L4**. Мышца **14** отходит от передней части **L2** и прикрепляется к **L4**. Область прикрепления несколько отличается у *Chaeteessa* sp. 3 и sp. 4: у первого вида она лежит целиком на дорсальной части **L4**, у второго – на складке **lpa** сразу позади области прикрепления мышцы **12**. Мышцы **17** отходит от склеротизованной области плоскости **vvs** дистальнее и ниже складки **lpa**. Эта область покрыта склеротизацией, являющейся «разрастанием» влево дистальной части правой доли **L4**. Она отделена от левой его доли мембранозным окном-углублением. Таким образом, точка отхождения **17** расположена на плоскости **vvs** (как и у *Mantoididae*) и на лопасти **vla** (в отличие от *Mantoididae*) и не связана с выростом **pda** или левой долей склерита **L4**. Прикрепляется **17** к дорсальной части склерита **L4** вблизи от её переднего края и внутреннего сочленения со склеритом **L1**, значительно правее точки прикрепления мышцы **14**. В правой части вентрального фалломера, мышца **16** отходит от переднего края склерита **L4** и прикрепляется снизу и

слева к протоку **dej**. Мышца **b2** отходит от склерита **R3** и прикрепляется к плоскости **vds** вблизи от правого края вентрального фалломера, далеко кпереди от основания папиллы **goa**.

У прочих изученных таксонов принципиальный ход мышц левого комплекса такой же, как у *Sphodromantis* (например, Рисунки 2.36-2.37: *Macromantis hyalina*). А именно, мышцы **11**, **14** и **17** прикрепляются к склериту **L4B**. Мышца **11**, идущая у *M. schraderi* от передней части кармана **pne** к плоскости **dds** и частично прикрепленная к **L4d**, здесь идет от передней стенки кармана **pne** к области плоскости **dds** сразу спереди от входа в **pne**. Это предполагает радикальное смещение ее дорсальной точки прикрепления вправо. Можно отметить следующие особенности разных семейств.

**Thespidae** (*Thrinaconyx* sp. и *Musonia remota*). У *Musonia* склерит **L4B** «разделен» на левую и правую части (регионы **L4α** и **L4γ**) продольным вдавлением, являющимся продолжением утолщения **swe**. Левая часть оканчивается выростом **ldla**, правая – выростом **mdla**. Мышца **17** отходит от ярко выраженных лопасти **pla** и региона **L4π**, а ее место прикрепления, в основном, ограничено левой частью склерита **L4B**. Область же прикрепления мышц **12** и **14** ограничены правой частью **L4B**. У *Thrinaconyx* мышца **17** отходит от небольшой аподемы у левого нижнего края правой «доли» неразделенного **L4** и прикрепляется на вершине левой «доли» на плоскости **dds**.

**Angelidae** (*Angela* sp.), **Photinidae** (*Macromantis hyalina*). *Angela* (Рисунок 2.44, А) и *Macromantis* (Рисунок 2.33-2.37) обладают четко диагностируемой, дистально обособленной лопастью **bla**, и у них точка прикрепления отходящей от склерита **R3** мышцы **b2** к дорсальной стороне плоскости **vvs** лежит на самой лопасти непосредственно возле её основания. Таким образом, точка прикрепления **b2** является критерием гомологизации лопасти **bla**, наряду с расположением этой лопасти выше папилл **goa** и отверстия **dej-o**, её прямой связью с главной инвагинацией **cbe** и направленностью назад. Исходя из этого, можно утверждать, что небольшая передняя лопасть правого края вентрального фалломера у многих Thespidae (Рисунок 2.43, D, G), гомологизируемая Шварцем и Руа с **bla** («bl» в их терминологии), ею не является, поскольку она не обладает вышеперечисленными признаками. У *Musonia remota* точка прикрепления **b2** лежит значительно выше этой лопасти, а сама лопасть лежит вне инвагинации **cbe** и направлена вперед. Ровный, без значительных изгибов, правый край

как фалломера в целом, так и склерита **L4A** от вершины фалломера до передней лопасти имеет такое же строение у Thespidae, подсемейства Miobantiinae и Thespinae, как и этот же край от вершины фалломера до лопасти **Ima** у Angelidae и Photinaidae, что является свидетельством гомологии передней лопасти Miobantiinae и Thespini с лопастью **Ima**. Напротив, у Thespidae, подсемейства Pseudopogonogastrinae, Pseudomiopteryginae, Bantiinae (Рисунок 2.43, E) и Musoniellini, передняя лопасть удовлетворяет топологическим критериям лопасти **bla** и является ею.

**Eremiaphilidae (*Iris polystictica*), Toxoderidae (*Severinia turcomaniae*), Mantidae (*Mantis religiosa*, *Sphodromantis* sp., *Hierodula transcaucasica*).** Ход мышц в данных таксонах однообразен и повторяет ситуацию у *Sphodromantis* (Рисунки 2.40-2.41), с незначительными смещениями точек прикрепления мышц.

На основании проведенного сравнительно-морфологического исследования можно сделать следующие выводы.

1. Вырост **bla** у Artimantodea является лишь новообразованием на лопасти **vla**, а не полным гомологом последней у базальных семейств, так как
  - (1) мышца **I6b** прикрепляется не на **bla**, а значительно дистальнее, вблизи вершины **vla**;
  - (2) **bla** всегда находится спереди от папилл **goa**, в то время как расположение **goa** относительно прочих элементов остается примерно постоянным в разных таксонах.
2. Центральная часть дорсальной склеротизации левого фалломера у Mantoididae (таких как *M. argentinae*, *M. tenuis* и *M. cf. luteola*) включает в себя только регион **L4d**, так как центральная часть дорсальной склеротизации у *M. cf. luteola* несет точку прикрепления только мышцы **I1+I2**, но не **I4** или **I7**.
3. Дорсальная склеротизация левого фалломера у Chaeteessidae и Artimantodea является результатом слияния регионов **L4d** и **L4l** и, таким образом, дочерний склерит **L4B** у Artimantodea полностью гомологичен левой ветви «подковы» **L4** у Mantoididae. Это подтверждается тем, что на дорсальной склеротизации у Chaeteessidae и Artimantodea находятся точки прикрепления мышц **I4** и **I7**, которые у Mantoididae прикрепляются к региону **L4l**.

4. Лопать **pla** относится к правой ветви «подковы» и не гомологична выросту **pda**, а является новообразованием, так как

(1) Склеротизация **pla** у Artimantodea (регион **L4π**, склерит **L4A**) отделена мембраной от дорсальной склеротизации (склерит **L4B**), целиком гомологичной, как указано выше, левой ветви «подковы». При этом склеротизация лопасти **pla** неразрывно связана со склеротизацией лопасти **vla** (части правой ветви «подковы»).

(2) Точка отхождения мышцы **I7** у Mantoididae находится на вентральной стенке вентрального фалломера вне региона **L4I**, а прикрепляется эта мышца к части региона **L4I**, ведущей к выросту **pda**. Сходным образом, если бы лопать **pla** была гомологична выросту **pda**, мышца **I7**, отходящая от участка вентральной стенки, прикреплялась бы к **pla**. В то время как у Artimantodea мышца **I7** не прикрепляется, а *отходит* от региона **L4π**, соединенном со склеротизацией вентральной стенки лопасти **vla** и находящимся на лопасти **pla** (у таксонов, у которых она есть), а *прикрепляется* к дорсальной склеротизации левого фалломера.

5. Морфология *Chaeteessa* позволяет построить сценарий возникновения лопасти **pla**. Если у Mantoididae мышца **I7** отходит от мембраны, то у *Chaeteessa* точка ее отхождения сместилась на продолжение правой доли склерита **L4** влево по вентральной стенке лопасти **vla**. В дальнейшем, у Artimantodea, эта часть склерита еще больше разрастается влево, с одной стороны, «увлекая» за собой точку отхождения мышцы **I7**, а, с другой, мембрану левой стенки вентрального фалломера. Последнее и порождает лопать **pla**. Таким образом, как наружный вырост она, вероятно, не имеет копулятивной функции и служит лишь для придания жесткости точке отхождения **I7**. Функция самой мышцы – интересный вопрос, требующий дальнейшего изучения.

6. Выросты задней складки вентрального фалломера (**sdp**, **sdpm**, **tda**, **pma** и **lma**) у Chaeteessidae и Artimantodea являются новообразованиями и частью лопасти **vla**, а не гомологами выроста **pda**, так как

(1) Эти выросты находятся далеко от точек прикрепления мышц **12** и **17** и на иной плоскости.

(2) Их вентральная склеротизация неразрывно связана с остальной склеротизацией лопасти **vla**, но отделена от дорсальной склеротизации. Последняя, как мы выяснили, полностью гомологична левой ветви «подковы», которая, в свою очередь, связана с выростом **pda** у *Mantoididae*.

К сожалению, изучить мышцы представителя семейства *Metallyticidae* пока не удалось. Однако, морфология фалломеров у этого семейства принципиально такая же, как у *Macromantis*, с единственным существенным отличием в виде большой левой лопасти вентрального фалломера (при полном отсутствии задних выростов вентрального фалломера у *Macromantis*). Весьма вероятно, что и ход мускулатуры у *Metallyticidae* аналогичен *Macromantis*. А это, в свою очередь, может означать, что левая лопасть вентрального фалломера у *Metallyticidae* является сильно увеличенной лопастью **pla**, а не выростом **pda** (как до сих пор полагали предыдущие авторы). Последний редуцировался, в то время как часть региона **L4I**, перешедшая на дорсальную сторону, сильно сократилась спереди, оставив большой мембранозный участок до начала выроста **paa**. В этой интерпретации и огромная лопасть **pla**, и редуцированная дорсальная склеротизация левого фалломера являются не плезиоморфными, а апоморфными признаками этого семейства.

Таким образом, в отличие от тараканов, у богомолов вырост **pda** не встречается в свободном состоянии. У *Mantoididae* он входит в состав объединённого выроста **pda+paa**, а у остальных таксонов его наличие не очевидно. Вопрос плезиоморфности для богомолов объединения выростов **pda** и **paa**, которое встречается и у ряда тараканов (Klass, 1997: *Corydoidea*: *Corydiidae* и *Blattoidea*: *Tryonicidae*), является открытым, поскольку у *Alienopterus* Bai et al., 2016 (*Alienoptera*) они разделены (Bai et al., 2016), а *Alienoptera* сейчас считаются сестринской группой богомолов (Luo et al., 2022). Шварц и Руа полагают, что слияние **pda** и **paa** имеет место быть и у *Chaeteessidae*, однако **pda** в этом семействе утратил склеротизацию. Действительно, апикальный вырост левого фалломера у *Chaeteessa* утолщен, но склеротизован лишь с вентральной стороны (как и у *Mantoididae*). У ряда *Mantoididae*, в том числе *Mantoida* cf. *luteola*, крупные хеты покрывают объединенный вырост целиком. У *Chaeteessa* же крупные хеты

распространяются и на мембранозную дорсальную поверхность. В целом, морфология апикального выроста у *Chaeteessa* очень напоминает таковую у *Mantoida* cf. *luteola*. Тем не менее, доказать «присутствие» **pda** в составе выроста *Chaeteessa* не представляется возможным: левая «доля» **L4** на него не распространяется, тогда как у Mantodidae она заходит на объединенный вырост снизу. Выросты **ldla** и **mdla** также не являются гомологами **pda**. Помимо того, что они отсутствуют у подавляющего большинства родов, в том числе полагаемых ныне базальными, через них, в отличие от **pda** у тараканов и Mantoididae, не проходит утолщение **swe**. Само по себе сближение **pa** и какого-либо другого выроста не является аргументом в пользу гомологии этого выроста с **pda**: в разных таксонах с **pa** сближены или даже слиты выросты **mdla**, **pla** или **sdp**. Такого рода «усиление» **pa** легко объяснить в свете функции последнего (Глава 3). Вне зависимости от того, вошел ли **pda** у богомолов за пределами Mantoididae в состав **pa** или же редуцировался, это не влияет на наше понимание морфологии, функции и таксономически важных признаков в пределах отряда.

Что касается вторичных дистальных выростов вентрального фалломера, Шварц и Руа выдвинули гипотезу о разделении выроста **sdp** на лопасти **vla** у общего предка Cernomantodea на медиальную (**sdpm**) и латеральную (**sdpl**) вершины. Эти вершины в дальнейшем редуцировались, либо одна, либо другая, у различных подчиненных таксонов. Действительно, у многих Cernomantodea задняя складка вентрального фалломера несет два выроста – левый и правый. Вопреки утверждению Шварца и Руа, два выроста наблюдаются и вне Cernomantodea: у Thespidae (Musoniellinae и Thespinae) и Acontistidae (*Acontista*). Структура и взаимная связь этих выростов (которых может быть и больше, чем два) описаны плохо, а их гомология требует уточнения.

Гомологию выростов заднего края лопасти **vla** можно установить, опираясь на их направление и на несомые ими регионы склерита **L4**. В частности, регион **L4δ** представляет собой узкую полоску дорсальной склеротизации вдоль края лопасти **vla**, в большинстве случаев начинающуюся правее лопасти **pla**, гомология которой нами уже установлена. Поэтому этот регион служит особенно важным критерием для гомологизации. Склеротизация на выростах нередко утолщена, а сами они – покрыты характерным микрорельефом. Компактное присутствие этих признаков на задней

складке лопасти, при фактическом отсутствии самих выростов в этом месте может быть указанием на редукцию последних, а потому тоже служит критерием гомологии.

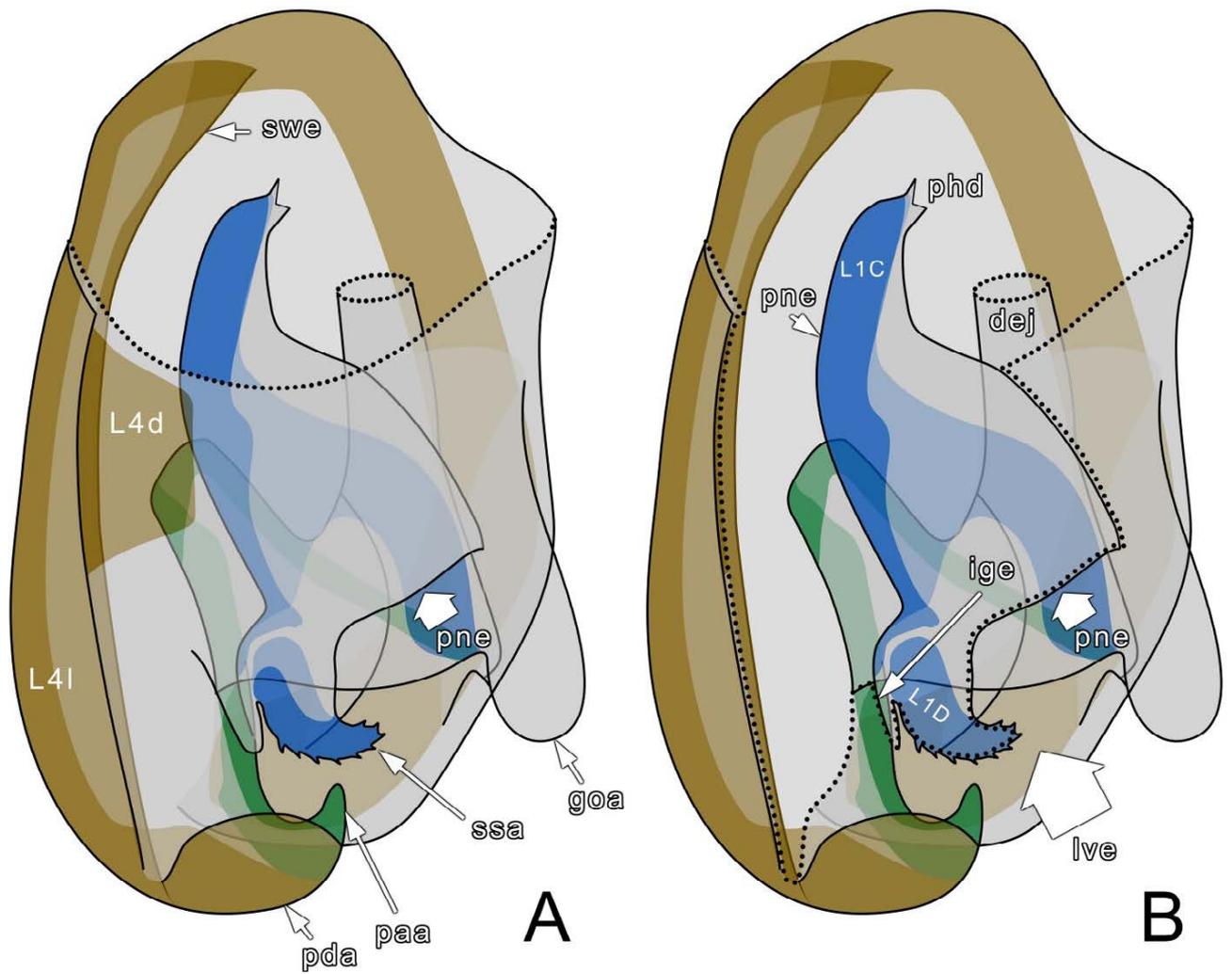
В случае единственного выроста (например, Рисунок 2.44, А) на задней складке лопасти **vla** его гомологизация тривиальна. Этот вырост, **sdp**, обычно расположен справа и направлен назад или вправо. На него распространяется регионы **L4σ** на вентральной и **L4δ** на дорсальной стороне. Регион **L4δ**, как правило, заканчивается за основанием **sdp**, хотя у *Ameigmantodea* он может продолжаться дальше вперед по правой складке **vla**, почти или вполне доходя до лопасти **lma**.

Дальнейший трансформационный ряд выростов, связанных с регионом **L4δ**, выглядит следующим образом. Многие роды (Рисунок 2.44, В, D) обладают двумя выростами, правый из которых направлен вправо, а левый – вниз. Такая конфигурация широко распространена в отряде, при этом форма каждого выроста может быть очень разнообразной. Помимо двух отдельных выростов, независимо отходящих от задней складки, это может быть общий узкий ствол, раздвоенный на вершине, причем подсемейство *Hierodulinae* семейства *Mantidae* демонстрирует трансформационный ряд от одного состояния к другому. В силу своего расположения, направления и связи с окончанием региона **L4δ**, правый вырост гомологичен выросту **sdp**. Название **sdpl**, предлагаемое Шварцем и Руа, не оправдано, поскольку выросты слева от **sdp** являются независимо от него возникшими новообразованиями, не гомологичными «одинокому» **sdp** в других таксонах. Для выроста, расположенного непосредственно слева от выроста **sdp**, разумно оставить название **sdpm**, поскольку оно уже укоренилось в таксономической литературе.

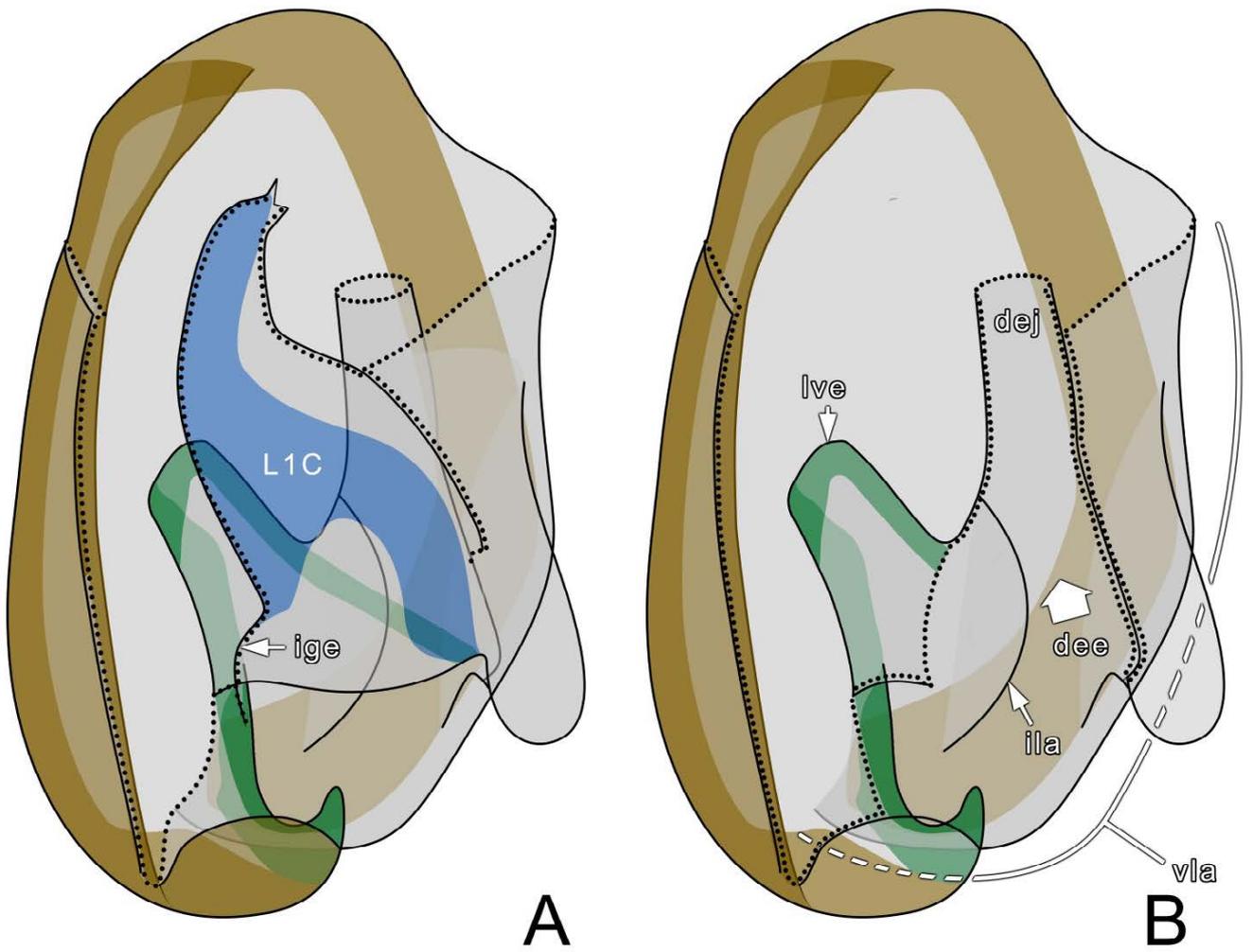
В нескольких группах (особенно в *Gonypetidae*, *Chroicopteridae* и *Mantidae*: *Orthoderinae*) от рода к роду можно наблюдать постепенное «смещение» выроста **sdp** вдоль края лопасти **vla** вперед (Рисунок 2.45, А). Смещаясь, **sdp** «увлекает» за собой и регион **L4δ**. Финальная стадия этого процесса – расположение выроста **sdp**, похожее на таковое лопасти **lma**: вырост становится направленным отчасти вперед и противопоставленным лопасти **bla**. Вслед за **sdp** влево смещается и вырост **sdpm**, занимая в итоге изначальное положение **sdp**. А на прежнем месте выроста **sdpm** образуется третий вырост (или его зачаток), **tda**. Полный набор выростов, несущих регион **L4δ**, состоящий из **sdp**, **sdpm** и **tda** и доказывающий их негомологичность друг

другу, можно увидеть, например, у *Orthodera* (Mantidae, Рисунок 2.45, С) и *Entella* (Chroicopteridae, Рисунок 2.45, D).

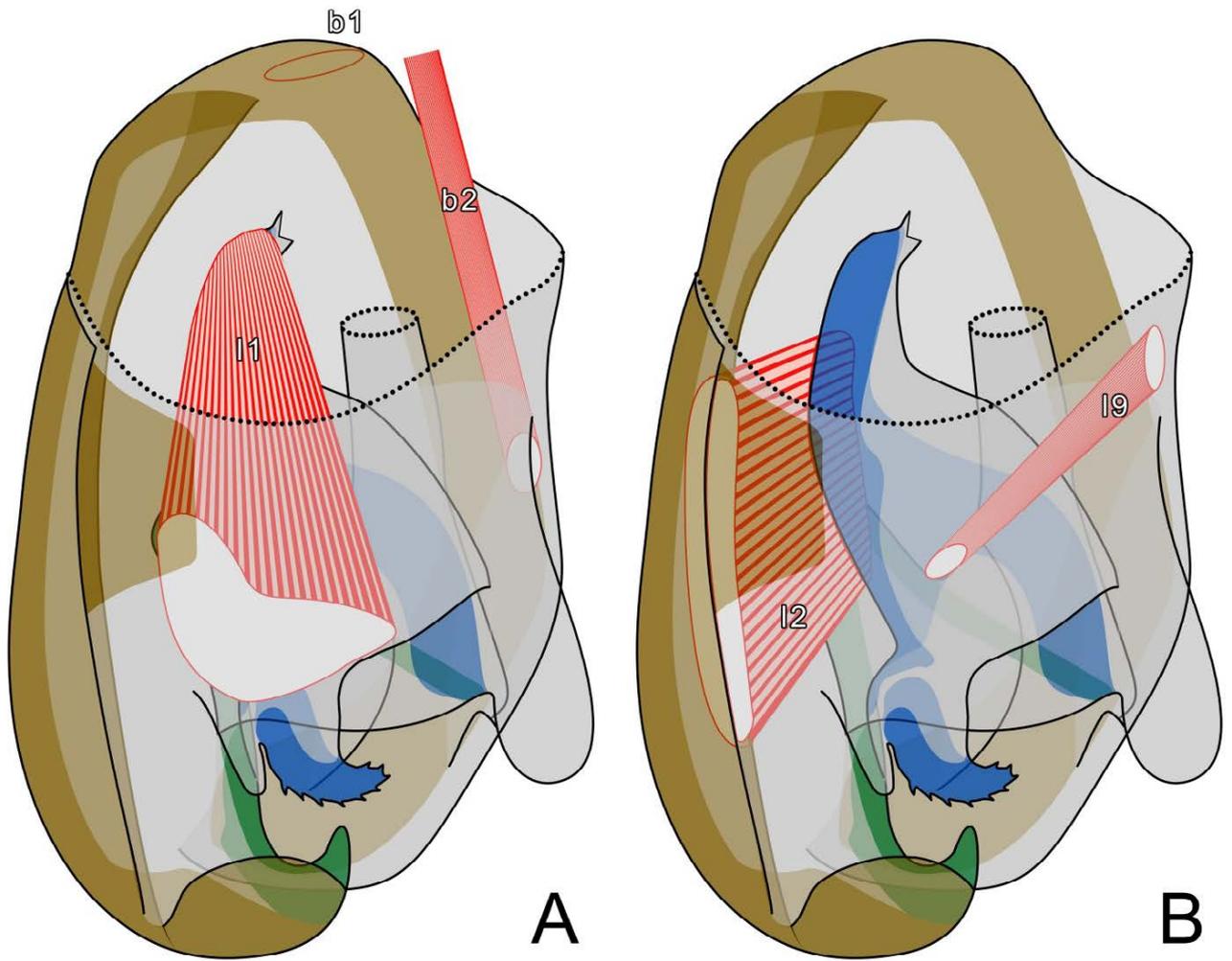
Рассмотрим теперь выросты справа от выроста **sdp**, на которые не распространяются ни регион **L4σ**, ни регион **L4δ**. Сходные по своему профилю выросты на задней части правого края лопасти **vla** имеются у многих Cernomantodea. Они всегда направлены назад, т.е. противоположно направлению выроста **sdp**. У Gonypetidae, большинства Eremiaphiloidea, Dactylopterygidae, некоторых Deropladyidae, Hymenopodidae и Mantidae широкая и плоская вершина такого выроста мембранозна, а на основании распространяется регион **L4μ** (Рисунок 2.44, В, С). Во многих случаях правый край основания выроста **sdp** накладывается сверху на левый край основания выроста. В подавляющем большинстве случаев вентральная стенка выроста покрыта крупными точками (полем **pma**). У подтрибы Tarachodina семейства Eremiaphilidae эта лопасть такая же по расположению, форме и присутствию **pma**, как и у других представителей семейства, но полностью склеротизована. Мы предполагаем вторичный характер этой склеротизации. Присутствие такого выроста одновременно с выростом **bla** в таких таксонах, как Humbertiellina (Gonypetidae), Rivetinidae, Dactylopterygidae, исключает их гомологию. Описанную лопасть мы называем **pma**. У надсемейства Nanomantoidea похожий вырост всегда склеротизован, его край находится на одном уровне с краем выроста **sdp** (Рисунок 2.45, В). Конкретный регион **L4** (**L4β** или **L4μ**), находящийся на этом выросте, определить сложно, поскольку правый край склерита в этом надсемействе часто ровный. Тем не менее, этот вырост никогда не присутствует одновременно с лопастью **bla**. Также он не несет поле **pma**, которое в этом надсемействе отсутствует. Что касается лопасти **bla**, её однозначно гомологизируемые варианты в этом надсемействе часто имеют нетипичное для отряда строение. Пример такого строения встречается в роде *Amorphoscelis*: сильно удлиняясь, **bla** заходит далеко за уровень складки **pva** и сближается с выростом **sdp**. Исходя из этого, можно предположить, что направленный назад вырост на правой складке лопасти **vla** в надсемействе Nanomantoidea является следующим этапом модификации лопасти **bla**, которая почти на всем своем протяжении слилась с основным телом лопасти **vla**, а вершина заняла положение непосредственно справа от выроста **sdp**. Отсюда можно предположить распространение на этот вырост региона **L4β**.



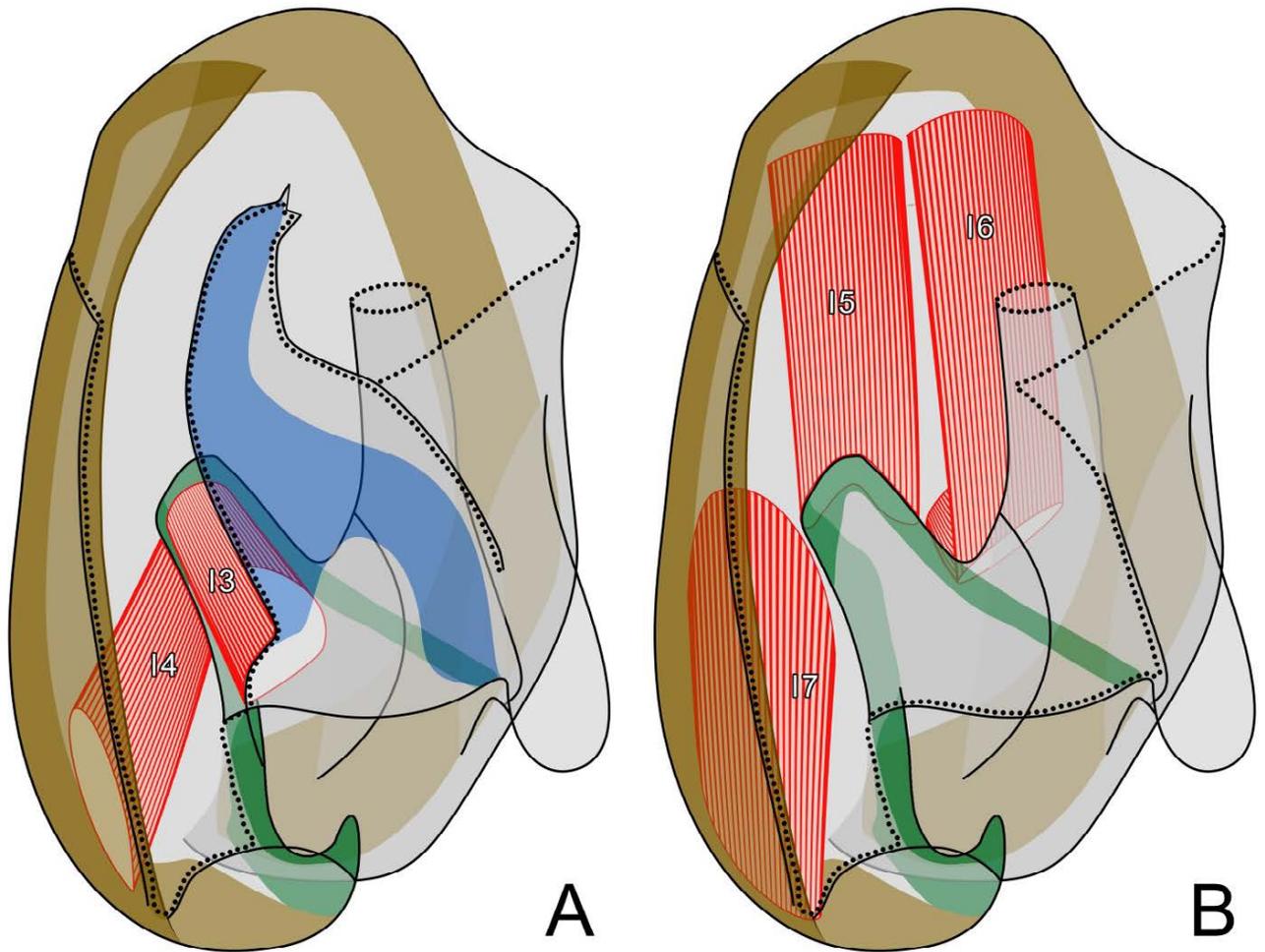
**Рисунок 2.23.** *Mantoida schraderi*. Морфология левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.24.** *Mantoida schraderi*. Морфология левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.25.** *Mantoida schraderi*. Мускулатура левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.26.** *Mantoida schraderi*. Мускулатура левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.

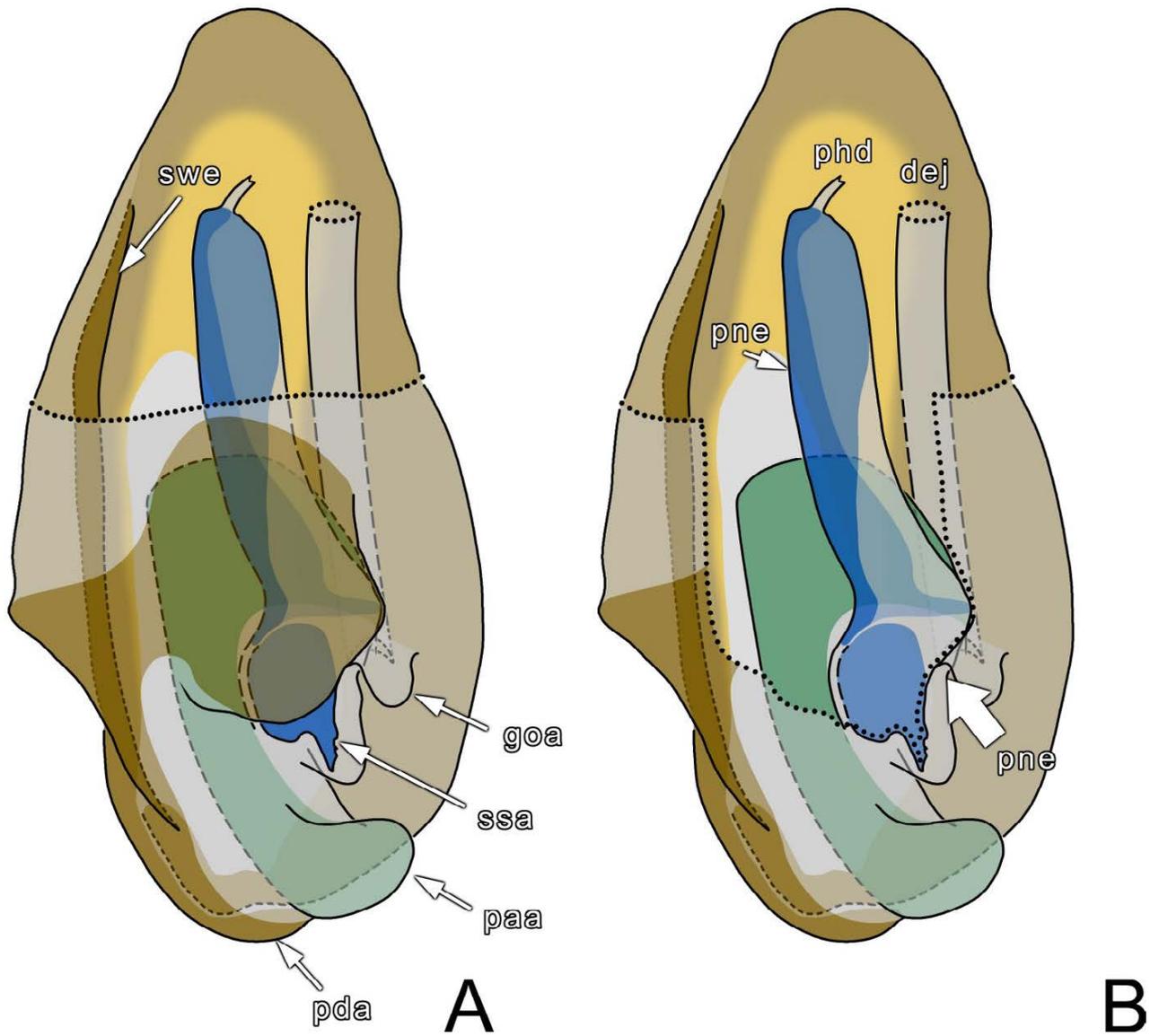


Рисунок 2.27. *Mantoida cf. luteola*. Морфология левого комплекса.

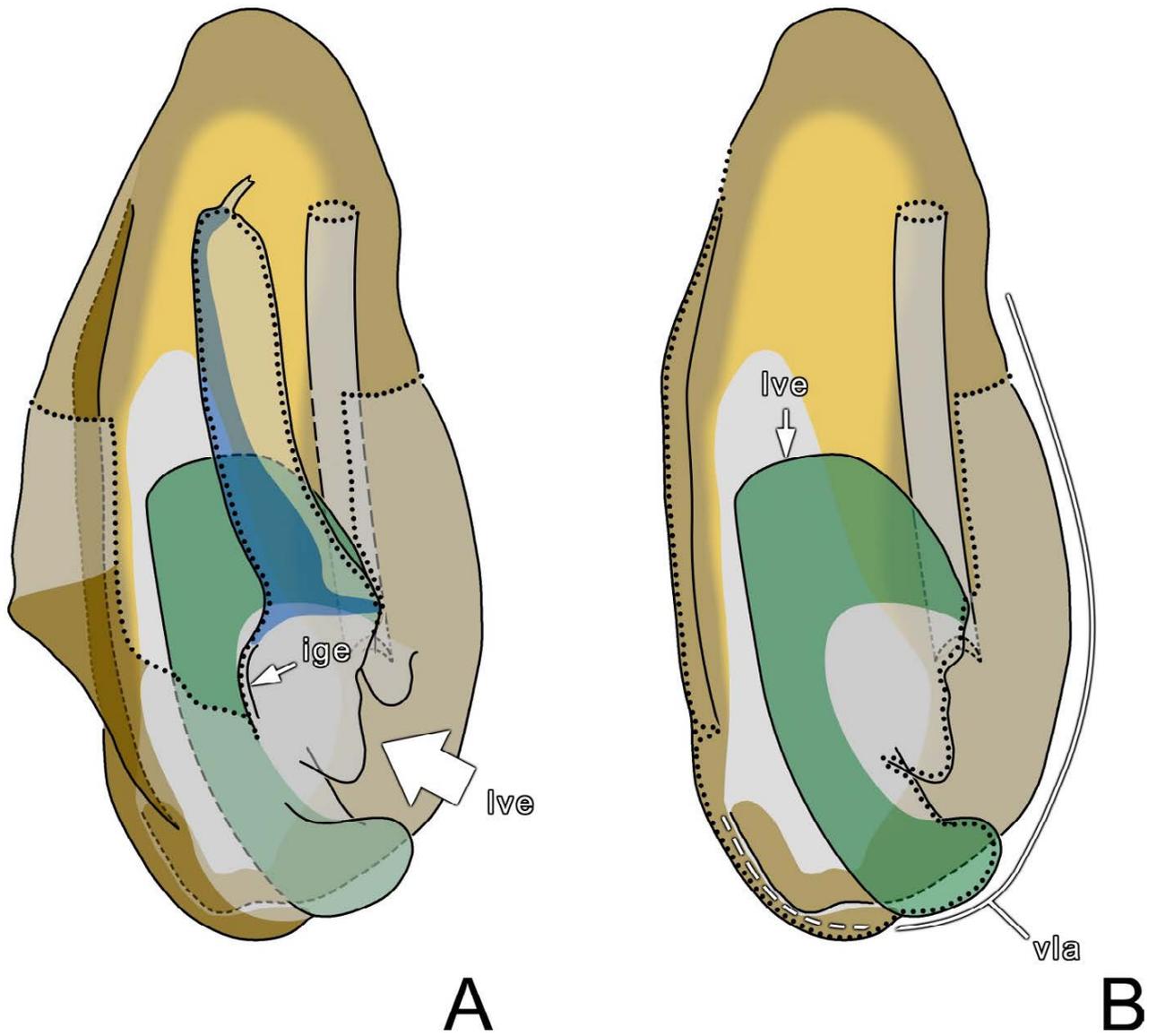


Рисунок 2.28. *Mantoida cf. luteola*. Морфология левого комплекса.

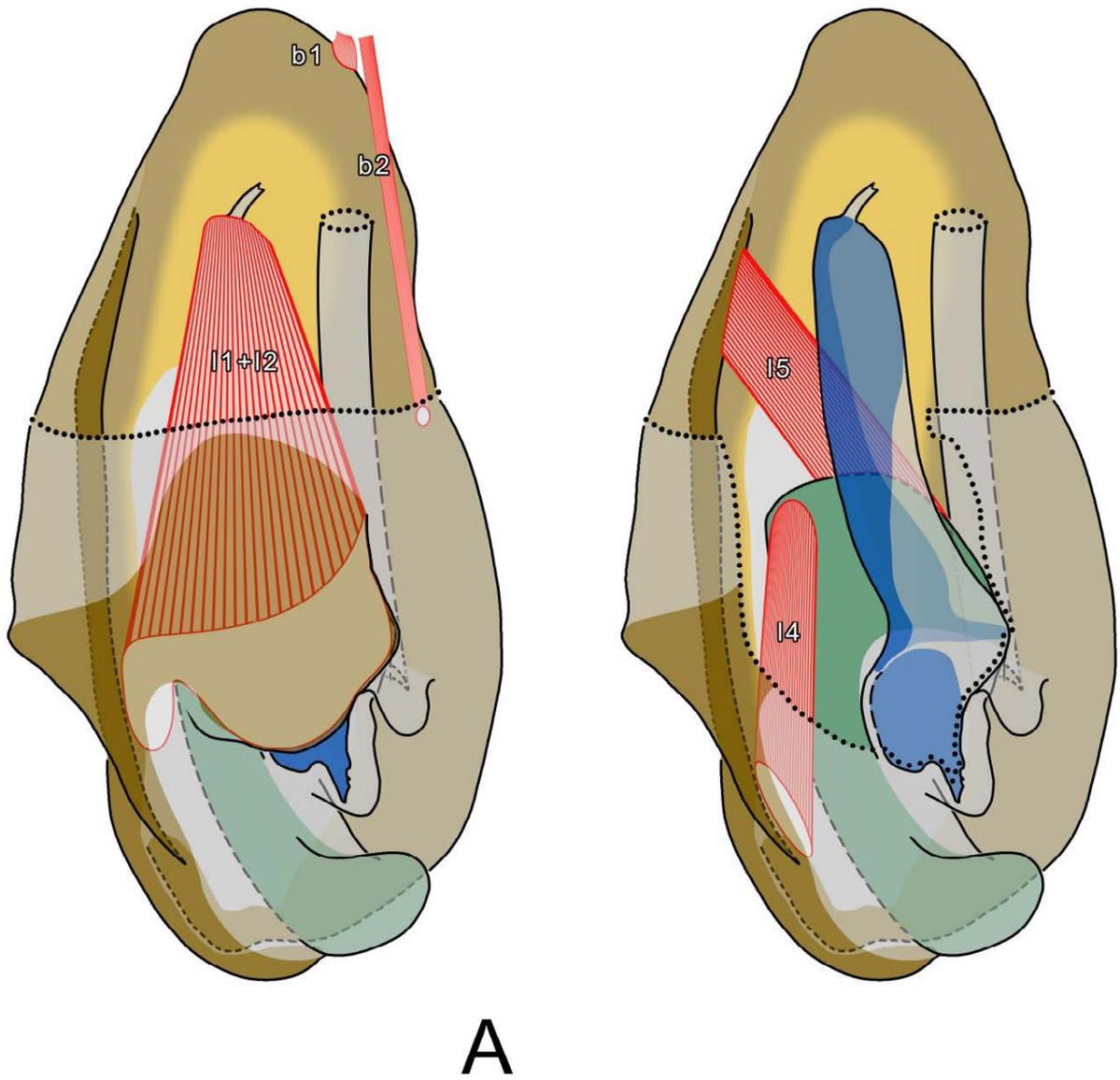
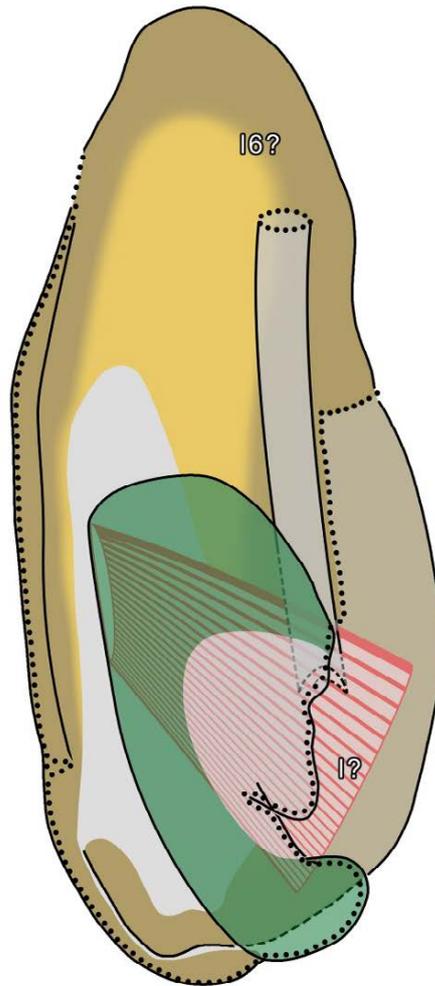


Рисунок 2.29. *Mantoida cf. luteola*. Мускулатура левого комплекса.



**Рисунок 2.30.** *Mantoida cf. luteola*. Мускулатура левого комплекса.

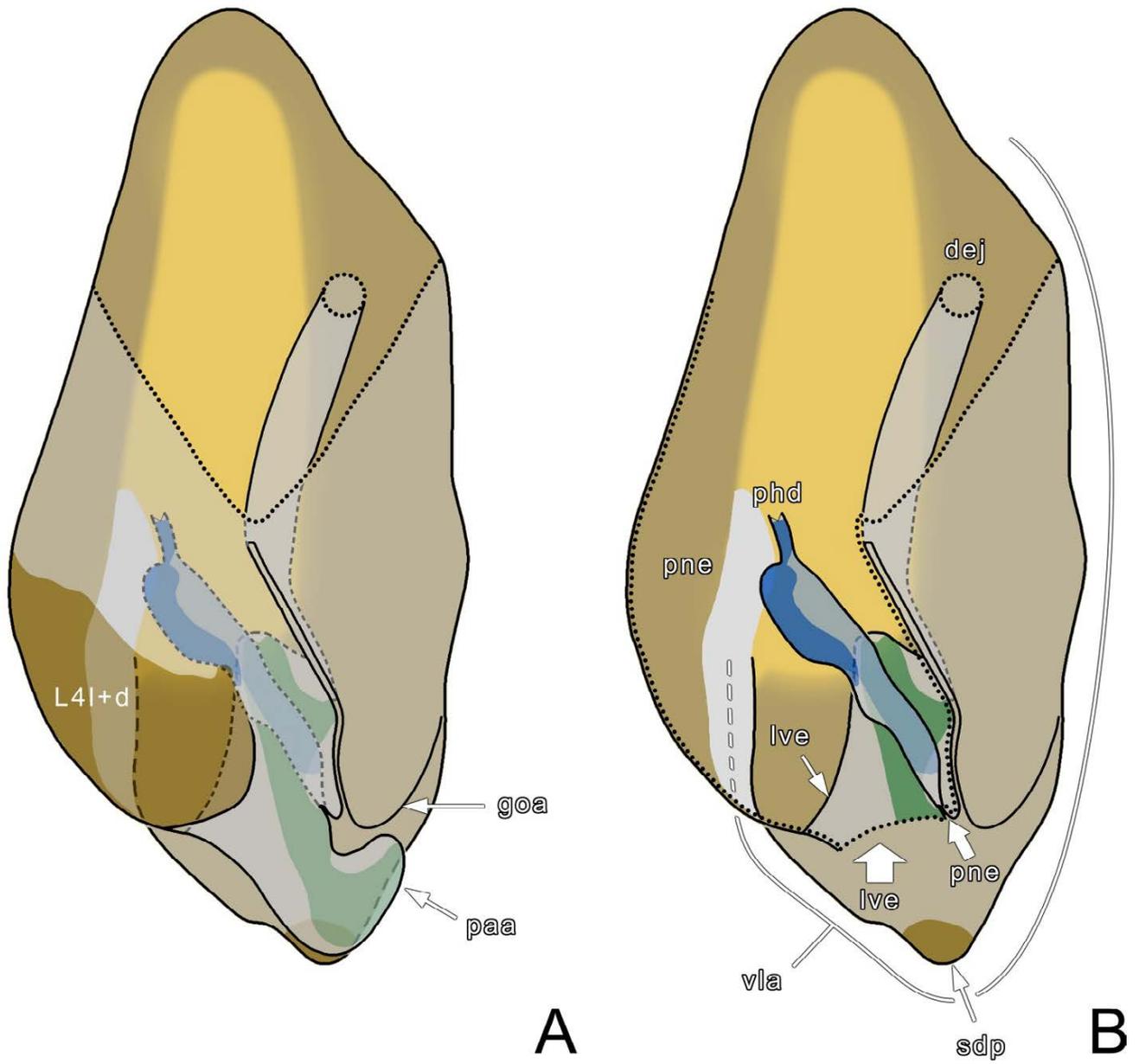


Рисунок 2.31. *Chaeteessa* sp. Морфология левого комплекса.

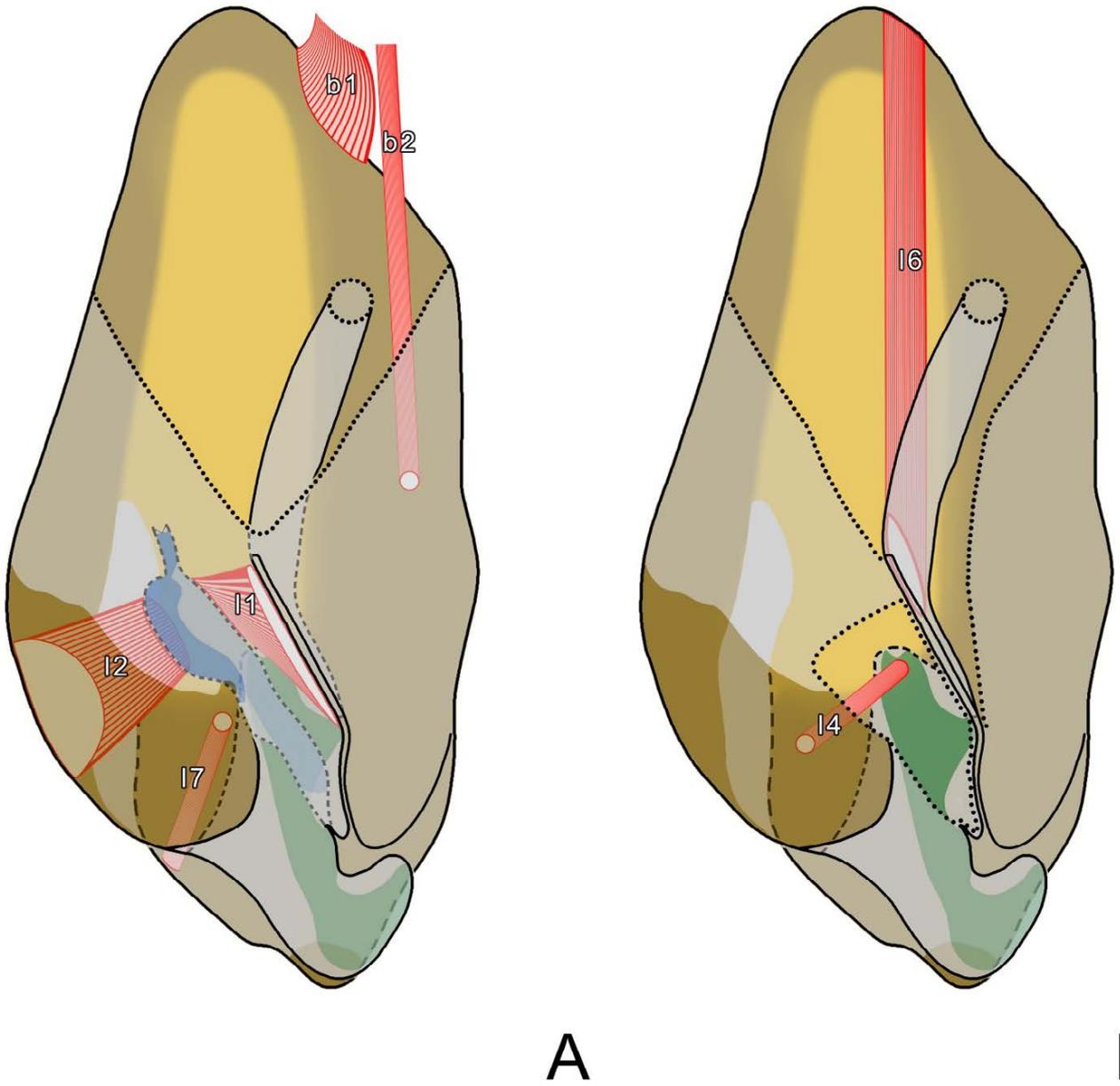


Рисунок 2.32. *Chaeteessa* sp. Мускулатура левого комплекса.

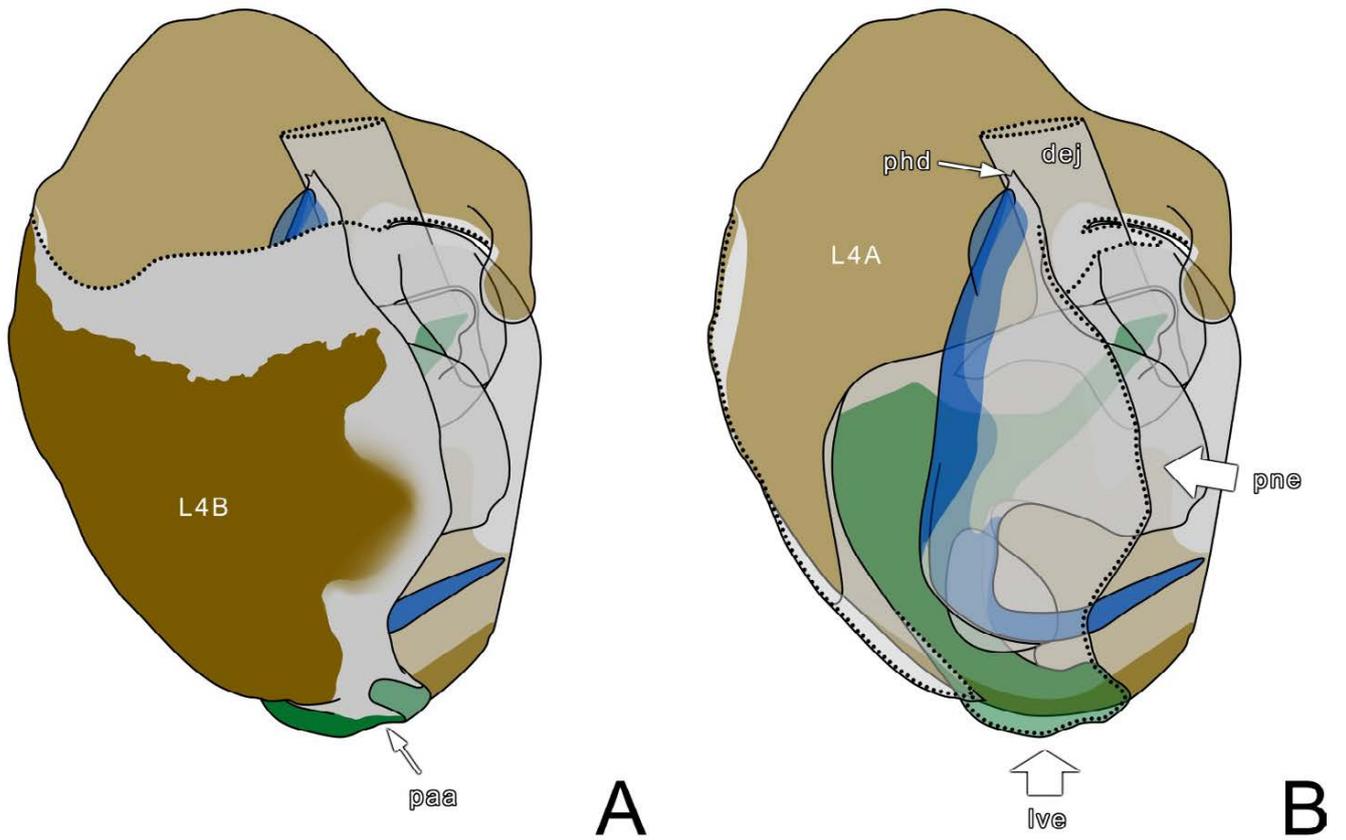


Рисунок 2.33. *Macromantis hyalina*. Морфология левого комплекса.

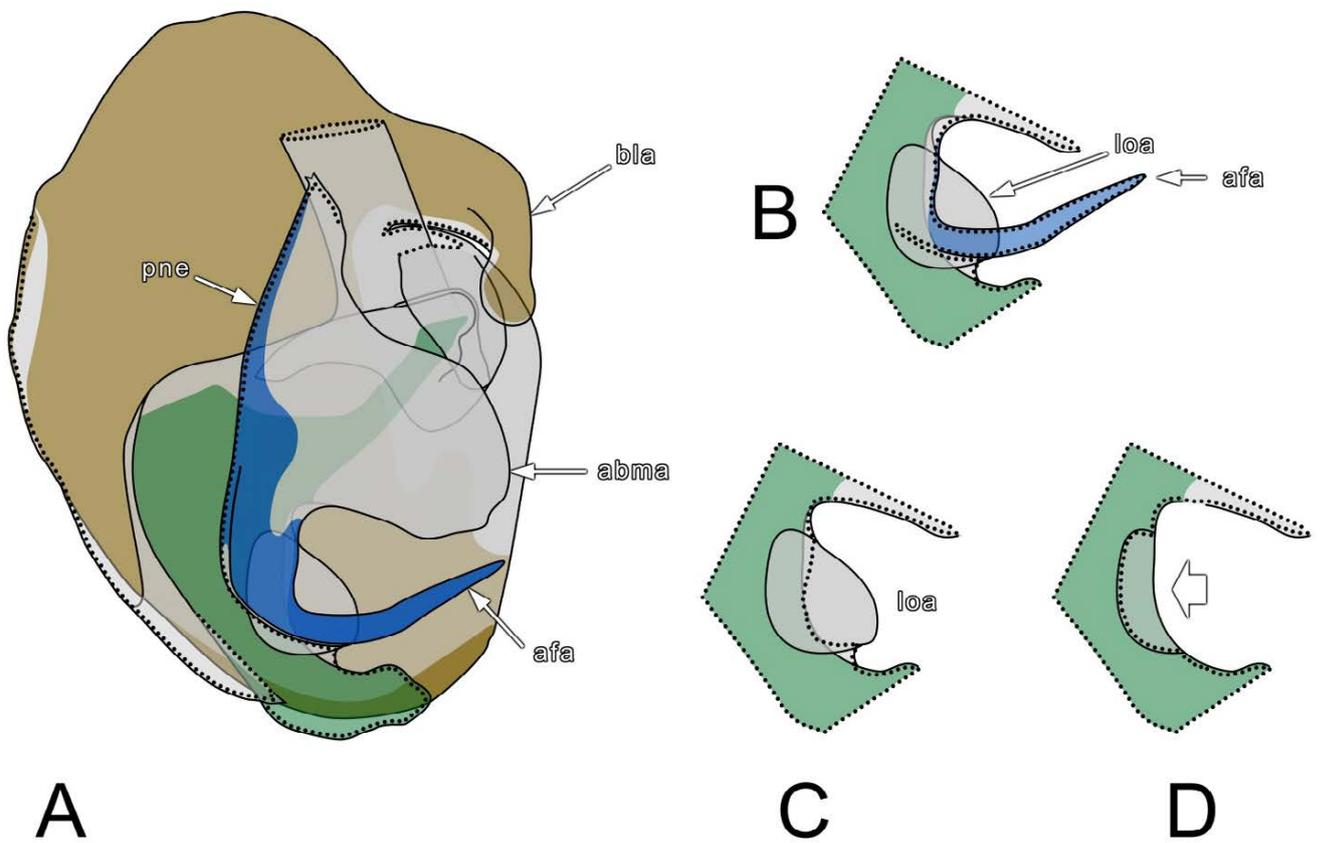


Рисунок 2.34. *Macromantis hyalina*. Морфология левого комплекса.

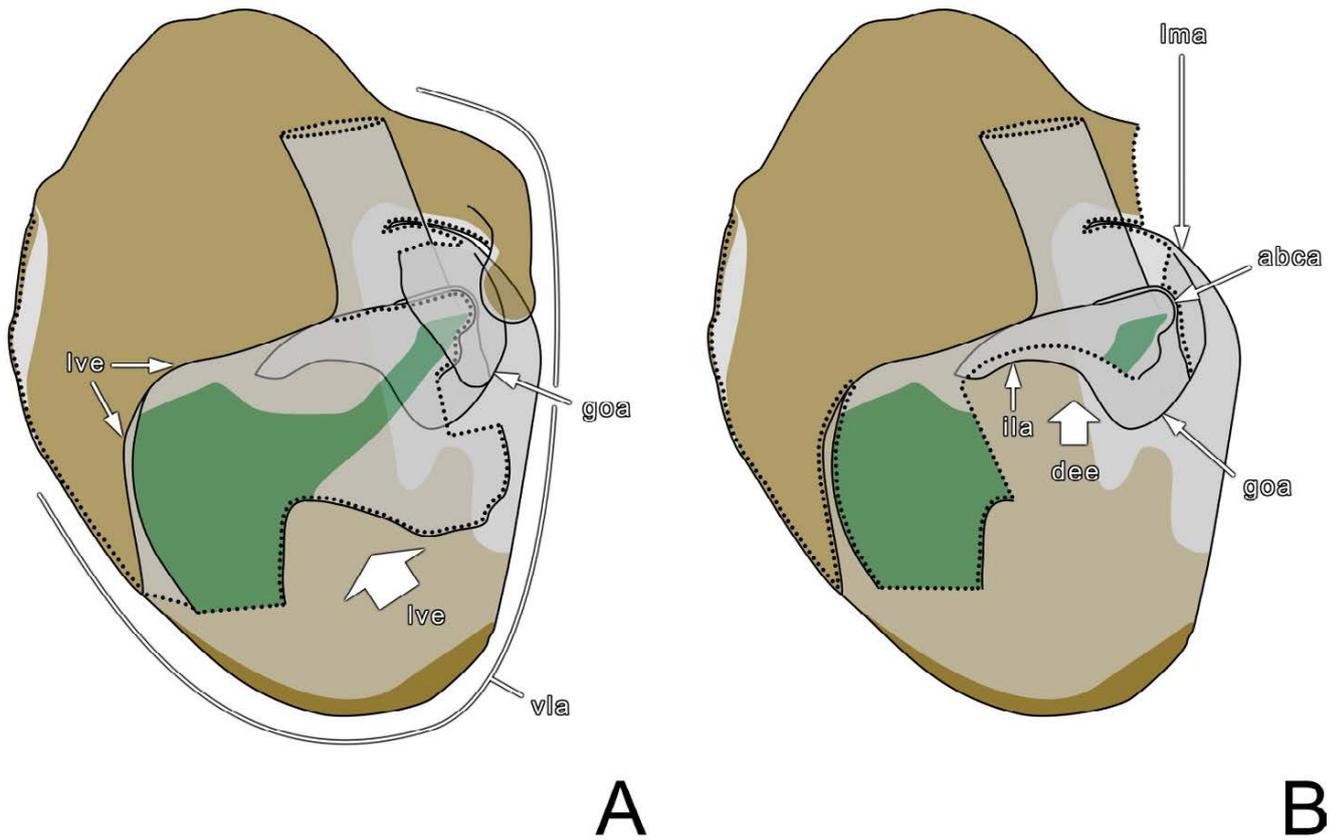


Рисунок 2.35. *Macromantis hyalina*. Морфология левого комплекса.

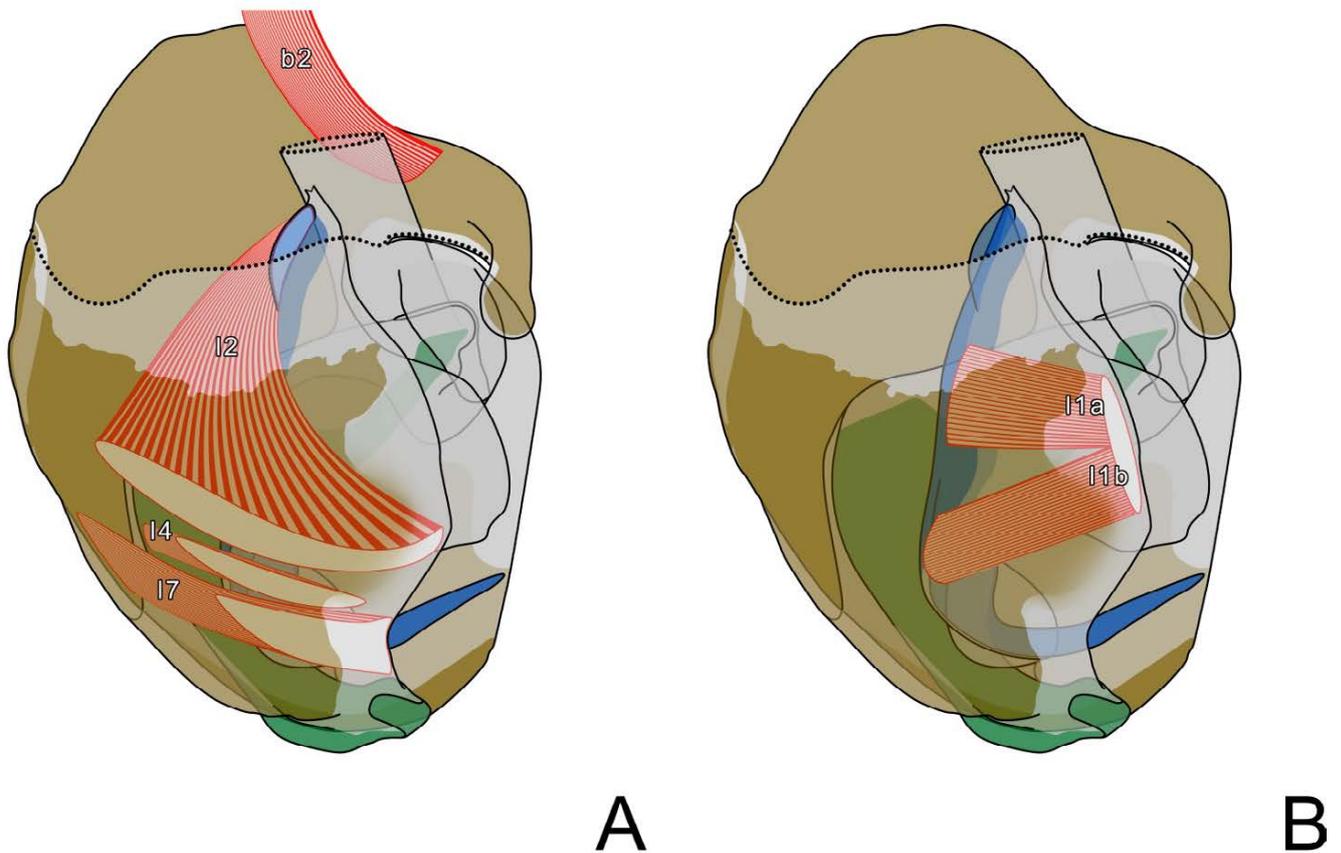
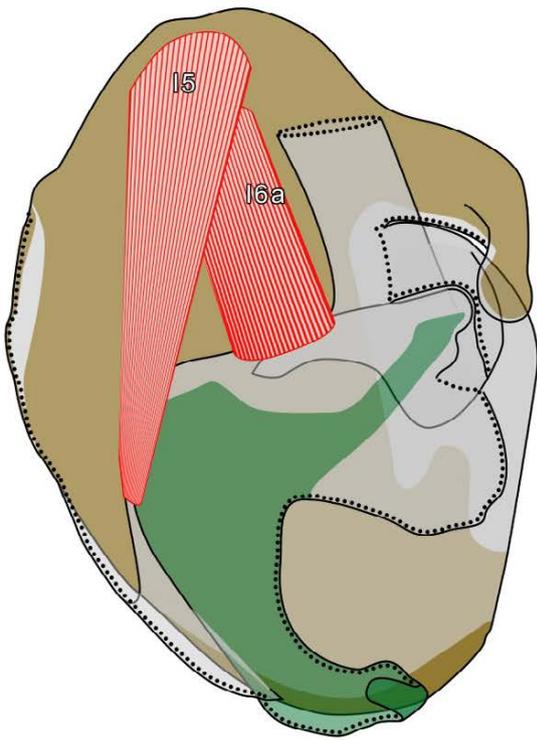
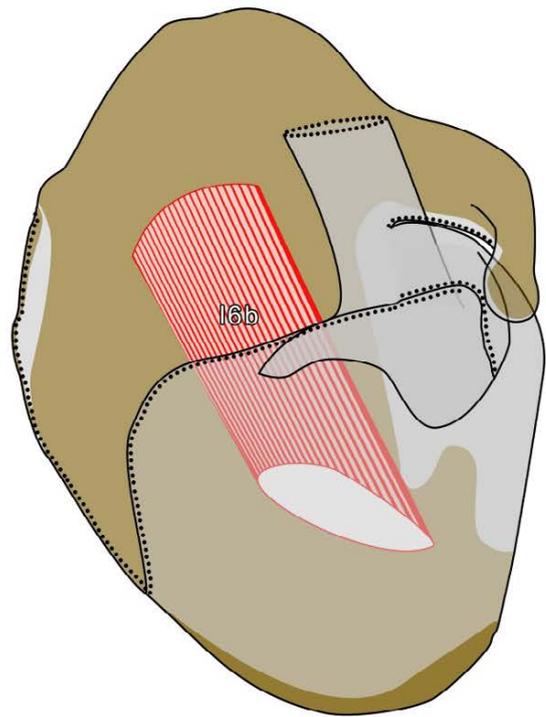


Рисунок 2.36. *Macromantis hyalina*. Мускулатура левого комплекса.

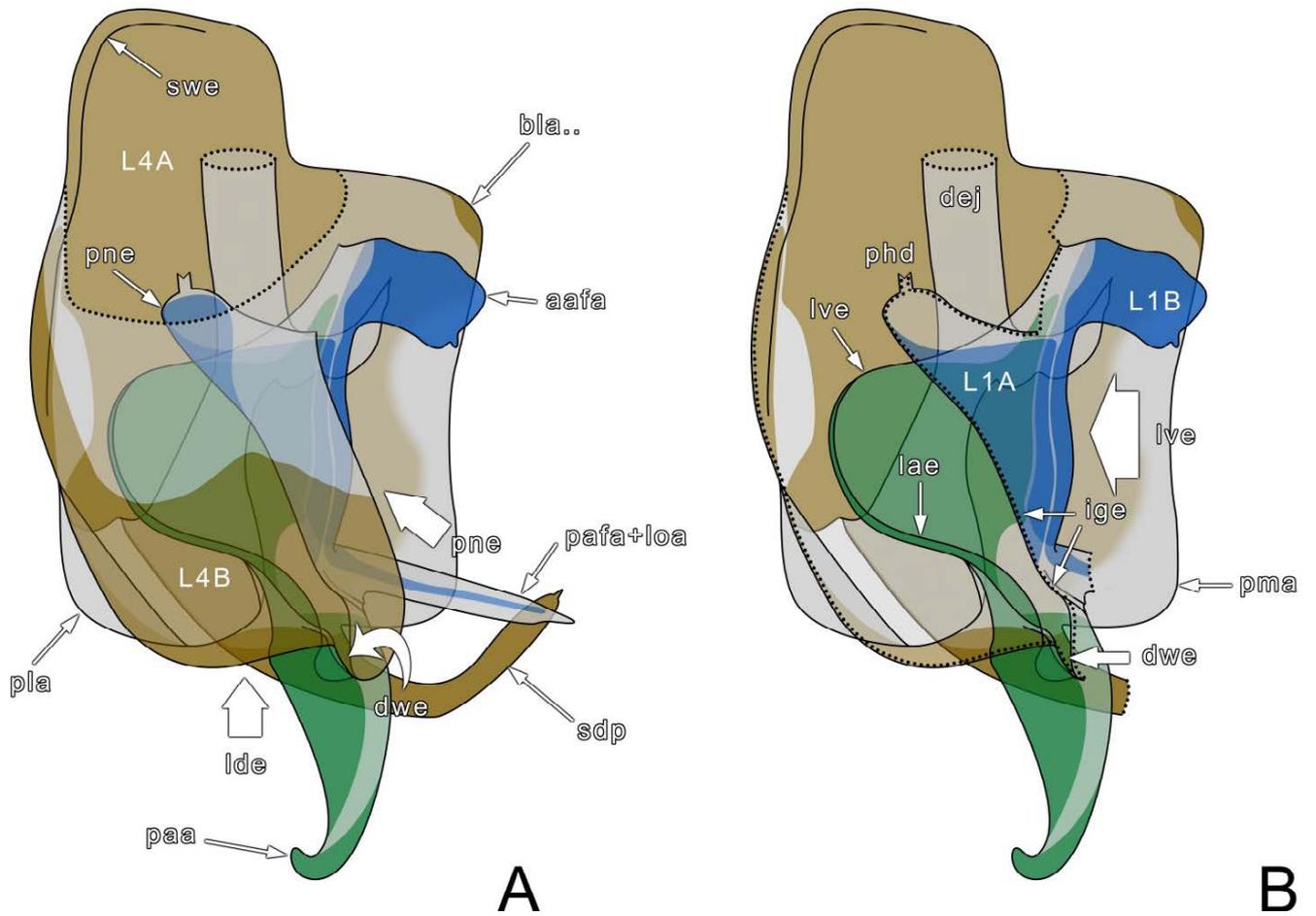


A

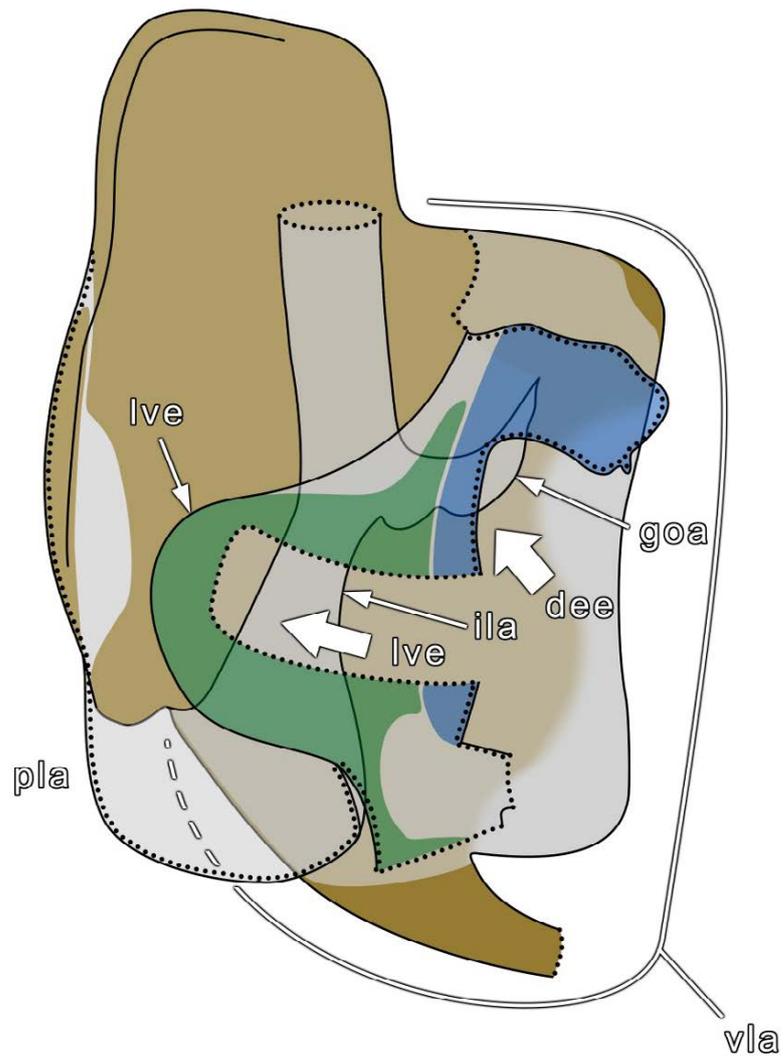


B

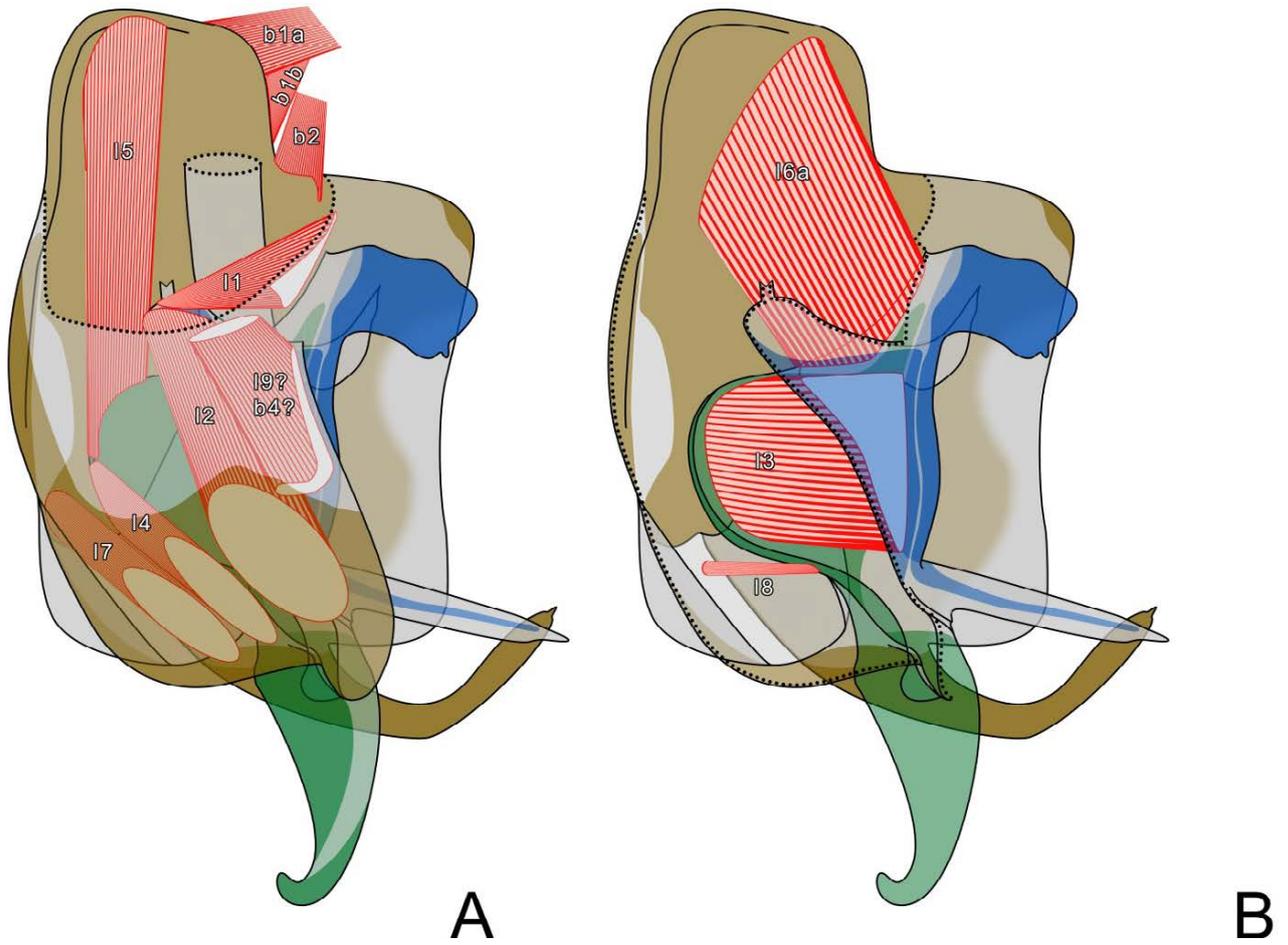
Рисунок 2.37. *Macromantis hyalina*. Мускулатура левого комплекса.



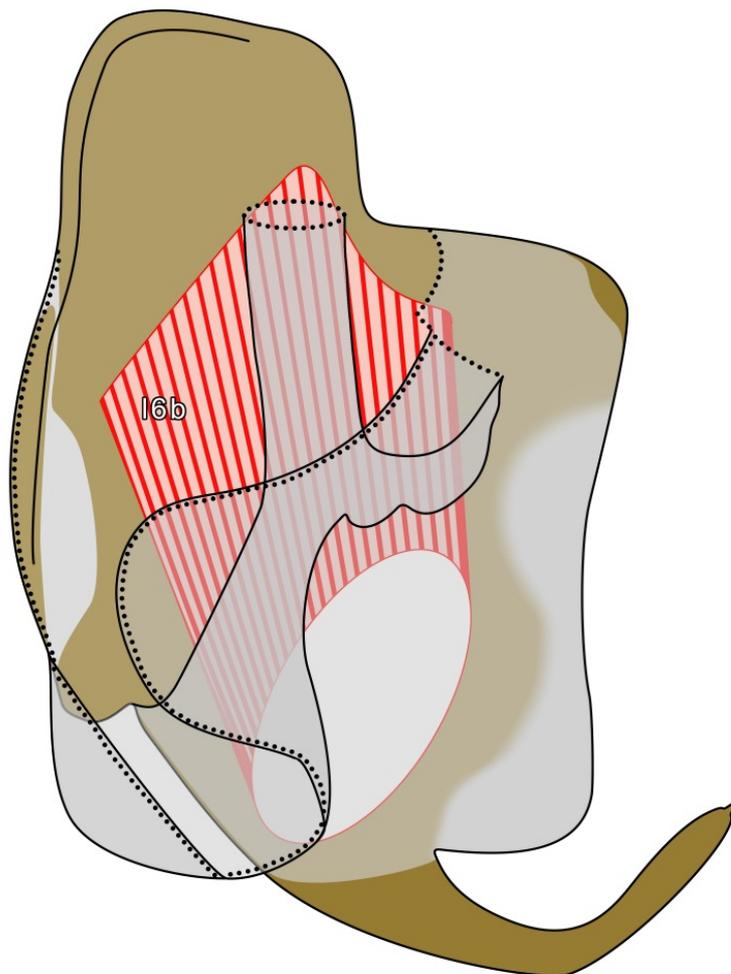
**Рисунок 2.38.** *Sphodromantis* sp. Морфология левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.39.** *Sphodromantis* sp. Морфология левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.40.** *Sphodromantis* sp. Мускулатура левого комплекса. По Классу (Klass, 1997), с изменениями.



**Рисунок 2.41.** *Sphodromantis* sp. Мускулатура левого комплекса. По Классу(Klass, 1997), с изменениями.

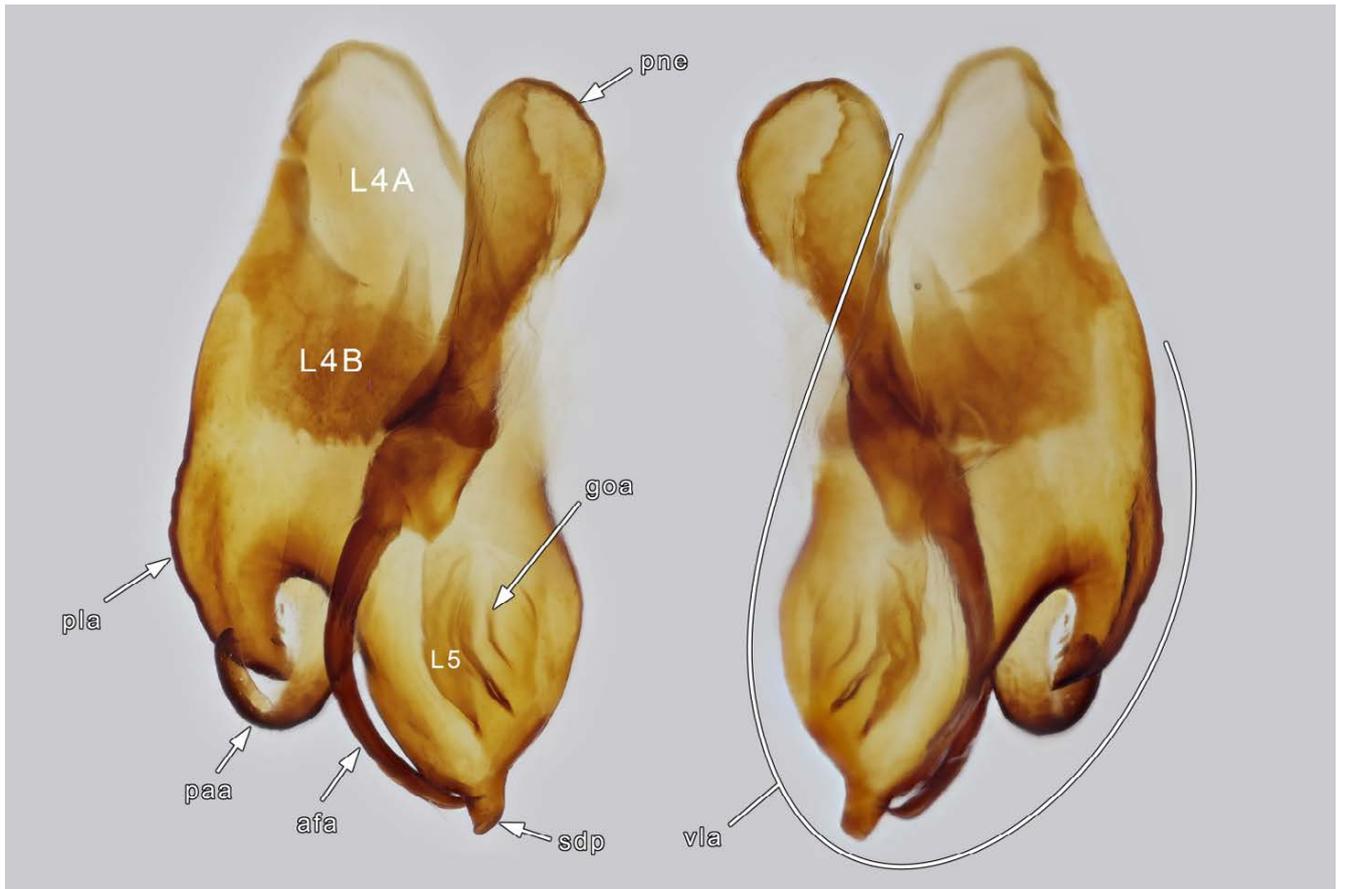
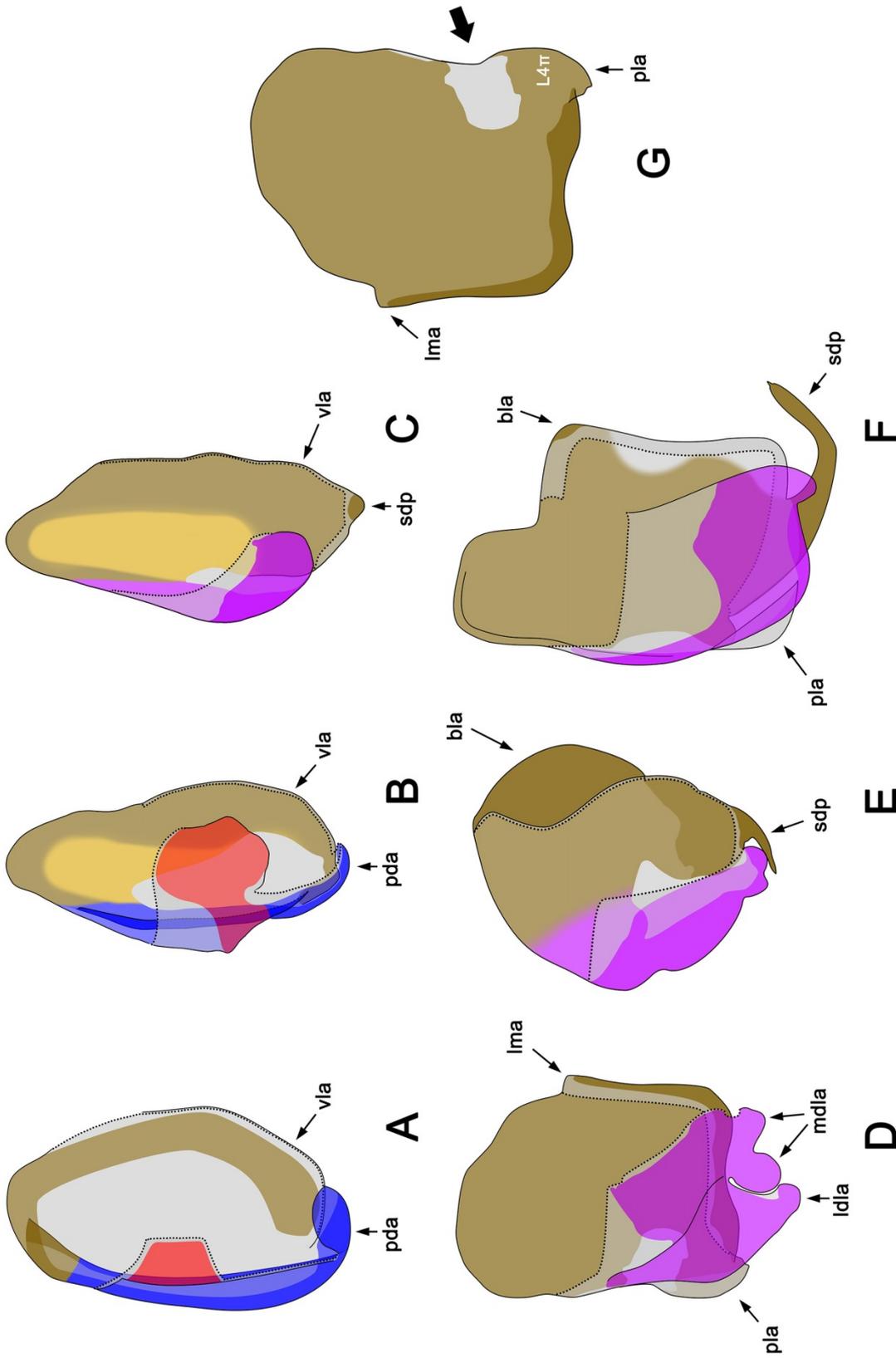
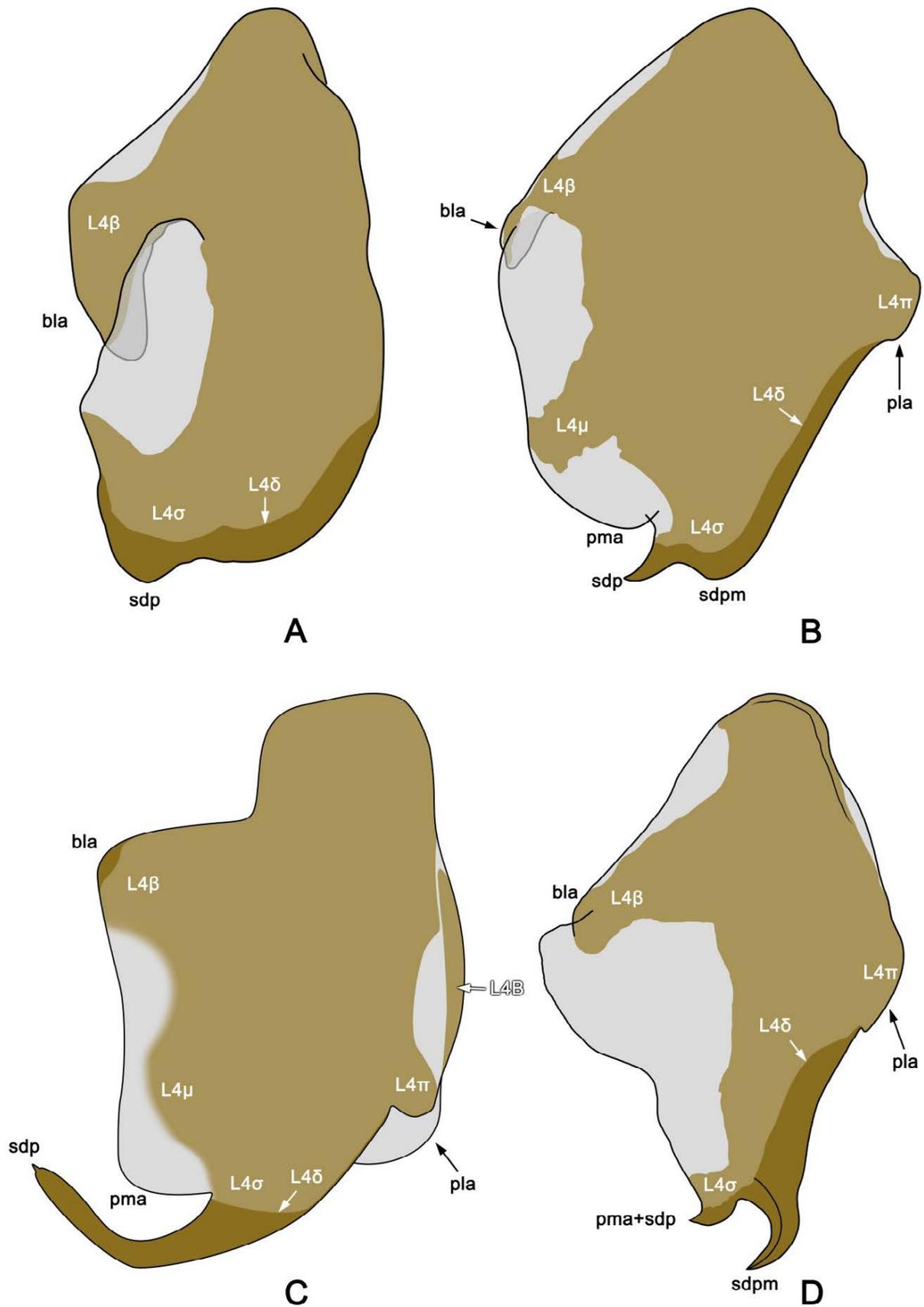


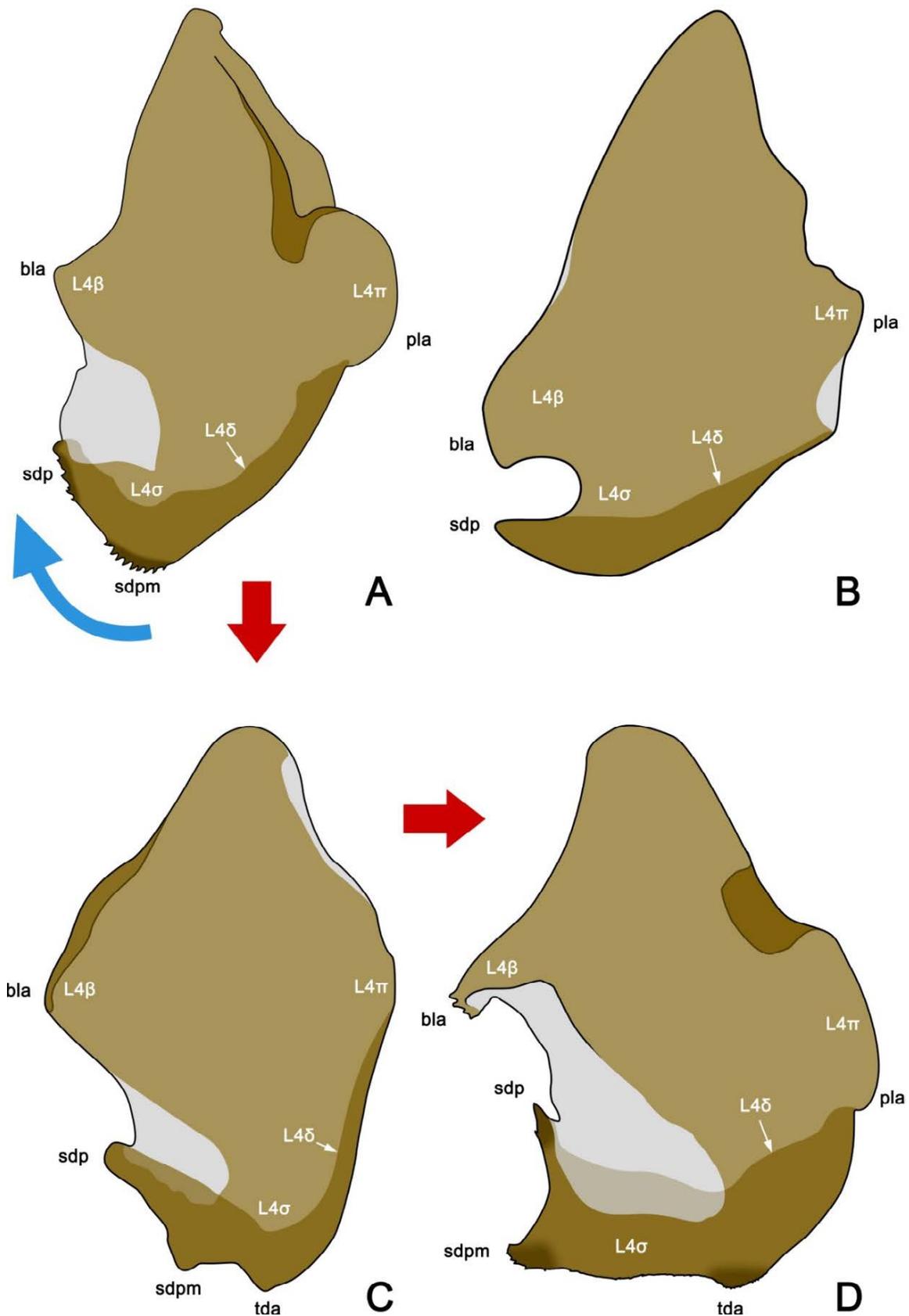
Рисунок 2.42. *Metallyticus* sp. Левый комплекс сверху (слева) и снизу (справа).



**Рисунок 2.43.** Склерит L4. **A-D** – гомология регионов L4и L4d. **A** – *Mantoida cf. luteola*. **B** – *Mantoida schraderei*. **C** – *Chaeteessa* sp. **D** – *Misonia remota*. **E** – *Thrinacosiph* sp. **F** – *Sphodromantis* sp. Синим закрашен регион L4и, красным – L4d, фиолетовым – объединенный регион. **G** – *Misonia remota*, склерит L4A, вид снизу. Стрелкой показано мембранозное «окно» перед регионом L4π.



**Рисунок 2.44.** Вентральные фалломеры, вид снизу. **A** – *Angela* sp. **B** – *Theompompa tosta*. **C** – *Sphodromantis* sp. **D** – *Dracomantis mirofraternus*.



**Рисунок 2.45.** Вентральные фалломеры, вид снизу. **A** – *Carvilia* sp. **B** – *Bolbira minima*. **C** – *Orthodera* sp. **D** – *Entella chopardi*. Голубая стрелка указывает на направление сдвига выростов *sdp* и *sdpm*, красные стрелки обозначают переход между гипотетическими последовательными стадиями такого сдвига.

### 2.5.2. Правые выросты левого фалломера.

Апикальный вырост левого фалломера, **раа**, легко гомологизируется по своему расположению на складке **гра** и распространению на него склерита **L2** (и больше никаких других). Напротив, выросты, которые расположены по правую сторону и спереди от выроста **раа** и так или иначе ассоциированы со входом в карман **рне**, крайне разнообразны и гомологизируются по-разному Классом и Шварцем и Руа.

Класс выделяет на складке **рба** (которую он определяет гораздо шире, чем здесь, а именно включая в её состав и вырост **раа**) три выроста, помимо **раа**: **афа**, **ара** и **лоа**, в порядке от переднего выроста к заднему. Он не приводит никаких критериев идентификации этих выростов (в первую очередь, в таксонах, где складка **рба** несет меньше трех выростов) и обходит вниманием выросты на более дорсальных складках.

Шварц и Руа и многие другие авторы подразумевают гомологию друг другу всех сильно склеротизованных образований на правой стороне левого фалломера, равно как и гомологию всех мембранозных, называя их **афа** и **лоа**, соответственно.

Выросты **афа** и **ара** sensu Klass (особо отмеченные Классом как не связанные друг с другом элементы) частично соответствуют **аафа** и **рафа** sensu Schwarz, Roy (интерпретированным как разделение плезиоморфно единой фаллоидной апофизы **афа** на переднюю и заднюю вершины). Шварц и Руа предполагают, что такое разделение произошло у общего предка Cernomantodea, а в дальнейшем в разных филетических ветвях передняя вершина редуцировалась (что постулируется ими для соответствующих таксонов без приведения обоснований).

Поскольку Шварц и Руа следовали традиционной методике приготовления препаратов гениталий (раздел 2.2), ими были полностью упущены дорсо-вентральное взаимное расположение выростов, принадлежность последних разным складкам и состав несомых выростами склеритов.

Для установление гомологии выростов левого фалломера необходимо принять во внимание следующие критерии, в порядке значимости:

(1) какой складке принадлежит вырост и/или как он расположен относительно входа в карман **рне**,

(2) каково расположение выроста относительно бороздки **ige**,

(3) какие склериты несет этот вырост.

Первостепенное значение первого пункта связано с предполагаемой трудностью «переползания» выроста с одной складки на другую вдоль краев кармана **pne**, особенно если этот вырост склеротизован. Такая эволюция неизбежно повлекла бы за собой радикальную перестройку самого кармана **pne** и части склерита **L1** на его стенках, которые в совокупности образуют крайне консервативную у богомолов структуру. В то же время вполне возможно представить смену на выросте одного склерита на другой, десклеротизацию выроста или наоборот, его склеротизацию, если он плезиоморфно мембранозный.

Ради стабильности терминологии, широко используемые названия выростов «afa» и «loa» будут переопределены так, чтобы сохранить преемственность с максимальным количеством предшествующих описаний гениталий богомолов.

Рассмотрение удобно начать с выростов, расположенных непосредственно над входом в карман **pne**. У Mantoididae имеется компактный склеротизованный вырост **ssa** на складке **dpa/mea** (Рисунок 2.23, А; 2.27, А). В силу расположения на этой складке, а не на складке **pba**, этот вырост не гомологичен настоящим **afa** и **loa**. Несомый им склерит обособлен от дорсальной (а не от вентральной) части склерита **L1** (на плоскости **dvs**) узкой мембранозной полоской, т.е. сочленением. Класс полагает этот небольшой склерит дочерним относительно **L1**. Действительно, можно представить себе сценарий, при котором дорсальная часть **L1** внутри кармана **pne** справа от бороздки **ige** расширяется назад до складки **dpa/mea** и далее растет по ней вверх, после чего отделяется (**L1D**) от главного склерита (**L1C**). Такое же расположение непосредственно над входом в карман **pne** занимает большая мембранозная лопасть **saa** у Thespidae, Coptopterygidae и отдельных Cernomantodea (Рисунок 2.47, С). В основании этой лопасти у многих Thespidae имеется ветвь склерита **L1**, которая идет от дорсальной части склерита **L1** на дорсальной стенке кармана **pne** через складку **dpa/mea** на плоскость **dds**, не отделяясь от основной части **L1**. Ввиду того, что ход этой ветви отличается от предполагаемого пути разрастания **L1-d** у Mantoididae (у последних она проходит непосредственно по стенкам выроста, тогда как у Thespidae обходит его), мы

полагаем выросты над **pne** у Mantoididae и у прочих упомянутых таксонов негомологичными друг другу.

Выросты на складке **pba** обычно отличаются по степени склеротизации. У многих богомолов на **pba** расположен лишь один чрезвычайно сильно склеротизованный вырост. Имеет смысл придерживаться принципа экономии: очевидно, что неизменное присутствие такого выроста и его сильная склеротизация имеют критическое функциональное значение, а это делает маловероятным частое, многократное исчезновение и появление этого выроста. Поэтому, хотя в различных таксонах вырост может находиться на несколько различном удалении от **ige**, при отсутствии свидетельств обратного мы полагаем его гомологичным в объеме отряда. Эта гипотеза выводит из замкнутого круга спекуляций о гомологии такого единичного выроста одному из нескольких выростов в других таксонах. И поскольку именно этот вырост чаще всего именуется «phalloid apophysis» или «afa» в работах по таксономии богомолов, мы закрепляем название **afa** (фаллоидная апофиза) за ним.

В типичном случае **afa** сильно склеротизована сверху и снизу посредством склерита **L1** (Рисунок 2.46), имеет более или менее цилиндрическое поперечное сечение и несет разнообразный микрорельеф (в отличие от соседней с ней гладкой поверхности склерита **L1**). Фаллоидная апофиза находится несколько спереди от бороздки **ige** и полностью от неё обособлена. У многих таксонов складка **pba** в месте окончания **ige** вытянута в обычно мембранозную лопасть **loa**. Эта лопасть, непосредственно примыкающая к выросту **afa**, всегда расположена позади и вентральнее него. Часто она более или менее сильно уплощена и сужена к вершине. В наиболее распространенном случае задняя стенка лопасти **loa** является непосредственным продолжением передней стенки бороздки **ige** и изолирована от противоположной стенки бороздки. Можно было бы предположить гомологию лопасти **loa** с «примитивной» фаллоидной апофизой **afa**, также «вырастающей» из правой стенки **ige**. Однако гипотеза о небольшом сдвиге выроста **afa** вперед (наличествующем, в том числе, и у многих таксонов без лопасти **loa**) и появлении на её прежней позиции нового, мембранозного, отростка более реалистична с точки зрения функции, нежели гипотеза о последовавших друг за другом «мембранизации» **afa** и появлении нового склеротизованного выроста на **pba** спереди от нее.

У надсемейства Eremiaphiloidea основание лопасти **loa** нередко распространяется далеко вперед вдоль складки **pba** под вырост **afa**, их основания иногда сливаются, а часть склерита **L1**, находящаяся на **afa**, далеко обособляется от остальной части **L1**, так, что **afa** как бы «вырастает» из **loa** (Рисунок 2.48). В подтрибе Paramantina семейства Mantidae тонкое ответвление склерита **L1** пролегает по мембранозному отростку, который, как следует из этого, является результатом частичного слияния **afa** и **loa** (Рисунок 2.38, А, **pafa+loa**). Подобное же слияние можно предполагать у некоторых Hierodulinae. Наконец, у многих Chroicopteridae **loa** нередко несет часть склерита **L1** и приобретает характеристики **afa** (Рисунок 2.50, А, В), в то время как последняя сильно модифицирована (см. ниже).

У Acanthopidae, Nanomantidae, Chroicopteridae и многих Mantidae имеется другая мембранозная лопасть, **laa** (Рисунок 2.9, А; 2.50, А-С). Её отличие от **loa** заключается в расположении: эта лопасть начинается на складке **rpa**, в её дорсальную стенку вливается складка **dpa/mea**, а передняя стенка является продолжением задней (а не передней) стенки бороздки **ige**. Часто присутствие **laa** соседствует с поворотом бороздки **ige** вокруг продольной оси, так что она открывается скорее вперед, чем вверх. На негомологичность лопастей **laa** и **loa** указывает в том числе одновременное присутствие обоих структур в некоторых таксонах, например, у многих Hierodulinae.

У *Photina*, *Photinella* и всех изученных Acanthopidae и Acontistidae склеротизация большого выроста на складке **pba**, сильно смещенного вперед от бороздки **ige**, слита с регионом **L2β**, в то время как склерит **L1** на стенках кармана **pne** и вдоль **ige** отделен от этой склеротизации сочленением (Рисунок 2.47, D). Положение основного выроста у *Photina*, *Metaphotina* и *Acontista* в достаточной степени сходно с положением **afa** у *Paraphotina*. Близкие филогенетические связи между этими таксонами несомненны. Вероятнее всего, этот вырост и гомологичен **afa**, которая вначале сместилась вперед вдоль складки **pba**, а затем часть склерита **L1** на **afa** отделилась от части **L1**, лежащей на бороздке **ige** и стенках кармана **pne**, после чего слилась с регионом **L2β**.

Спереди от окончания бороздки **ige** и места отхождения **afa** и **loa** складка **pba** может продолжаться и нести еще один вырост. Этот вырост наиболее разнообразен по форме и склеротизации и, очевидно, не гомологичен между всеми таксонами. Когда речь идет исключительно о функции, или когда гомология выроста неясна, его можно

неформально называть «передним выростом складки **pba**». Для гомологизации же и разработки основанной на гомологии терминологии необходимо обратить внимание на характер склеротизации и построить трансформационные ряды внутри некоторых ключевых в контексте этой проблемы групп: семействах *Coptopterygidae*, *Photinaidae*, *Chroicopteridae*, надсемействе *Eremiaphiloidea*.

Можно выделить четыре основных схемы склеротизации складки **pba**:

1. Складка **pba** несет исключительно склерит **L1**, тогда как регион **L2β** почти или вполне доходит до неё узкой полоской, а компактное сочленение **L1-L2** расположено на плоскости **mvs** вплотную к краю последней (Рисунок 2.46, В). В одном из вариантов этой схемы сочленение **L1-L2**, напротив, чрезвычайно длинное, идет на плоскости **mvs** параллельно складке **pba**, но на значительном удалении от последней.
2. Склерит **L1** идёт вдоль почти всей **pba**, но спереди от выроста **afa** он строго ограничен дорсальной поверхностью складки (т.е. плоскостью **mds**). Склерит **L2** подходит к переднему краю **pba** и может переходить через нее на **mds**. Четкое сочленение **L1-L2** при этом может отсутствовать (Рисунок 2.46, С).
3. Склерит **L2** подходит к переднему краю **pba**, переходит через нее и идет вдоль почти всей складки назад, до компактного сочленения **L1-L2** на плоскости **mds**. Склерит **L1** не распространяется на складку **pba**. Эта схема характеризует группу таксонов, – *Photina*, *Photinella*, *Acanthopidae* и *Acontistidae*, – которая обсуждалась выше (Рисунок 2.46, D).
4. На складку **pba** последовательно распространяются склерит **L1**, ограниченный задней частью **pba**, и склерит **L2** (регион **L2β**), занимающий оставшуюся часть **pba**, переходящий на плоскость **mds**, но никогда не заходящий в карман **pne**. Сочленение **L1-L2** при этом проходит «наискосок» по плоскости **mds** (Рисунок 2.46, E).

При первой схеме склеротизации передний вырост на складке **pba** несет только склерит **L1**. Обычно он столь же резко обособлен по степени склеротизации, сколь и задний вырост. Весьма вероятно его возникновение из передней вершины выроста **afa**, который у некоторых таксонов явственно раздвоен и при этом одинаково сильно склеротизован на двух вершинах и между ними. В этом случае передний вырост

частично гомологичен **afa** и уместно сохранить названия, предложенные Шварцем и Руа для передней и задней вершин фаллоидной апофизы: **aafa** и **paafa**. При таксономическом описании новых таксонов в спорных случаях можно использовать нейтральное название, не нагруженное гипотезами о гомологии. Таким названием для переднего выроста, несущего склерит **L1**, может быть «**aba**».

**Coptopterygidae.** Характеризуются второй схемой склеротизации **pba**. Передний вырост на **pba** склеротизован, несет склерит **L2** и, таким образом, не гомологичен выросту **afa**. Предлагается название «**abca**», передний вырост коптоптеригидного типа (Рисунок 2.46, С, 2.47, С).

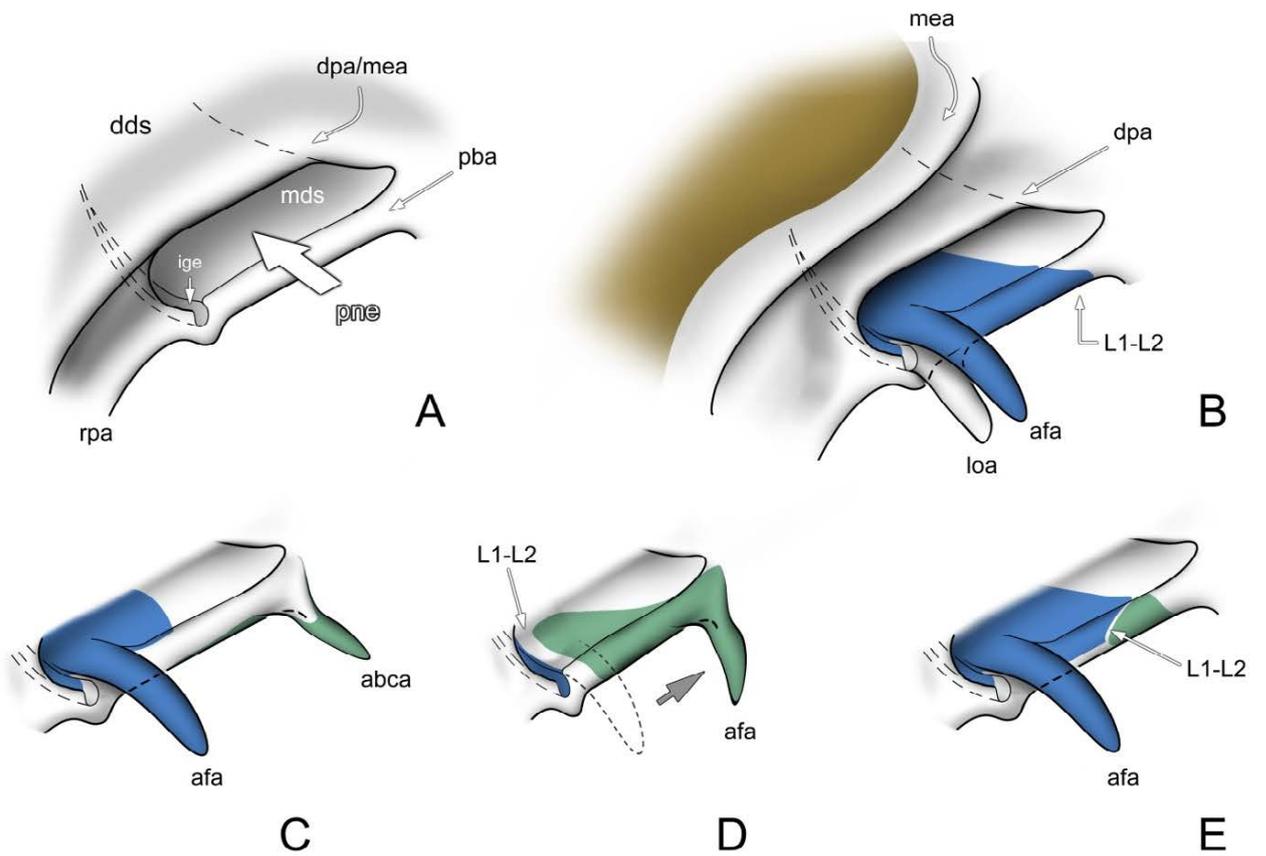
**Macromantis** и **Cardioptera (Photinaidae).** Характеризуются второй схемой склеротизации **pba**. Вдоль **pba** имеются четыре выроста: **loa**, **afa**, мембранозный срединный вырост и **abca**. Наличие **abca** указывает на то, что срединный вырост *Macromantis* и *Cardioptera* не гомологичен **abca**. Для него предлагается название «**abma**», передний вырост макромантинного типа (Рисунок 2.34, А).

**Eremiaphiloidea.** У этой группы передняя часть складки **pba** вступает в сложное «взаимодействие» с одной из лопастей **goa**, сильно смещенной вместе с отверстием **dej-o** вперед. Наглядной иллюстрацией одного из вероятных трансформационных рядов здесь будет последовательность морфологически очень близких родов *Microthespis* – *Bolivaria* – *Rivetina* (Рисунок 2.48, А-С). *Microthespis* характеризуется типичной четвертой схемой склеротизации **pba** и отсутствием переднего выроста. У *Bolivaria* также нет переднего выроста, но присутствует большая лопасть **goa**, которая не связана напрямую со складкой **pba** и густо покрыта волосками (поле **goa**). У *Rivetina* то же поле волосков присутствует уже на переднем, явственно выпуклом конце складки **pba**. Этот передний вырост снизу несет склерит **L2**, но идентичное *Bolivaria* поле волосков на его мембранозной дорсальной поверхности свидетельствует об участии **goa** в его составе. Общая картина склеротизации **pba** при этом напоминает вторую схему. Если предположить, что состояние в *Microthespis* является наиболее плезиоморфным (в силу его сходства с морфологией большинства других таксонов без переднего выроста), то на следующем этапе сегогенеза папилла **goa** смещается вперед так, что теперь одна из её лопастей расположена непосредственно спереди от складки **pba** и на одном уровне с последней. Далее эта конкретная лопасть **goa** сливается с **pba**, образуя передний вырост

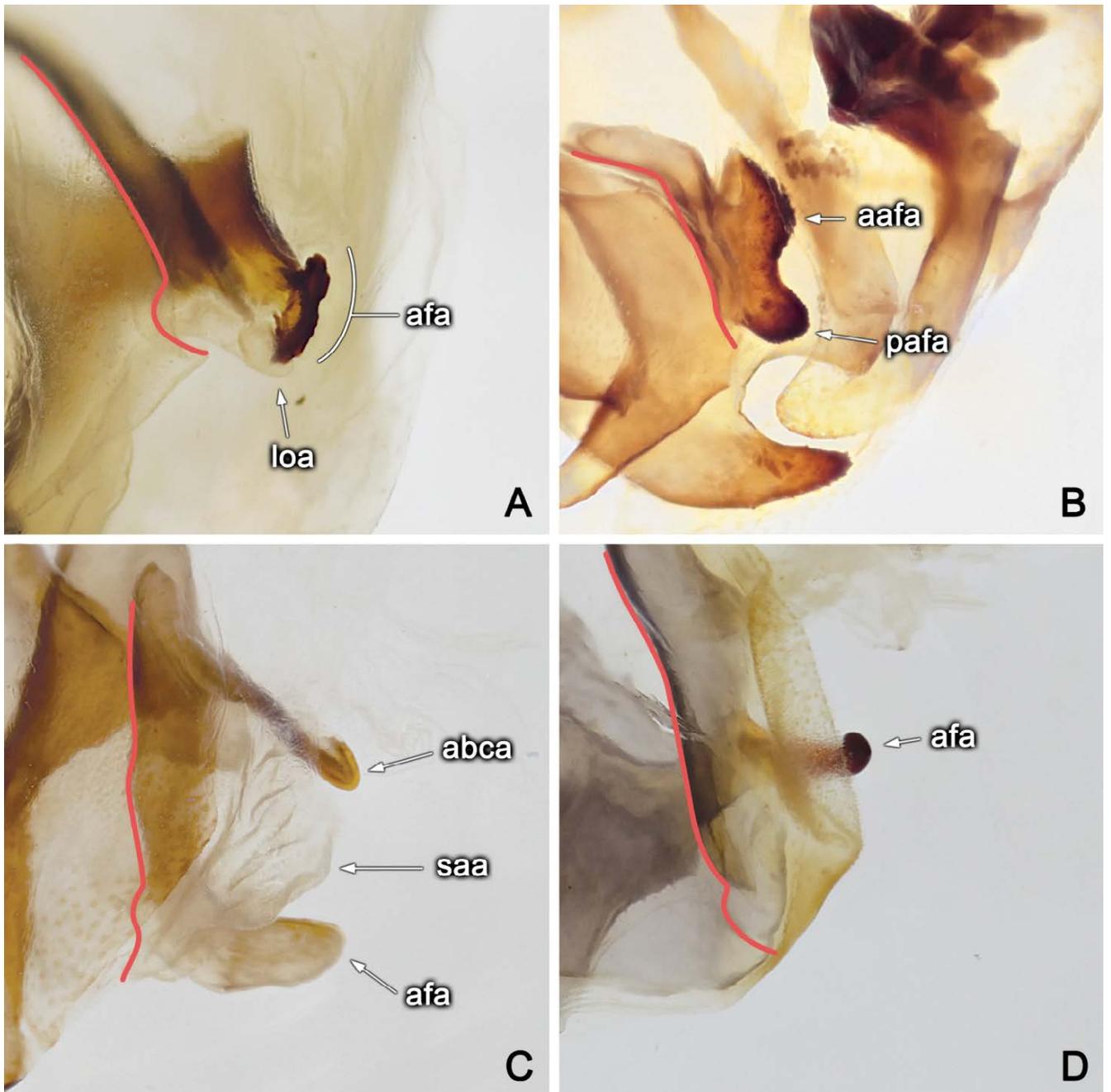
(«**abra**», передний вырост риветинного типа), при этом прочие выросты **goa** сохраняют узнаваемый облик и прямую связь с отверстием эякулятивного протока. Целый ряд других родов Egemiarphiloidea имеют на складке **pba** сильно склеротизованный передний вырост, покрытый бугорками и другим микрорельефом. В качестве примеров, помогающих прояснить гомологию этого выроста, уместно взять роды *Deiphobe*, *Ameles*, *Dysaules* и *Heterochaeta* (Рисунки 2.48, D; 2.49). У *Deiphobe* вырост выдается далеко вправо, при этом, как и у *Rivetina*, складка **pba** переходит непосредственно в комплекс **goa**. Сочленение **L1-L2** полностью утрачено, эти склериты слиты, и вырост неразрывно связан со склеротизациями на плоскостях **mds** и **mvs**. У *Ameles* на складке **pba** имеются видимые рудименты сочленения **L1-L2** в виде узкой полоски более слабой склеротизации, проходящей точно посередине **pba** и расширяющейся кпереди. В этом расширении (т.е. как бы между исходными **L1** и **L2**) и расположен передний вырост на **pba**. У *Dysaules* и *Heterochaeta* у переднего края **pba** расположена обособленная небольшая мембранозная лопасть с изолированной склеротизацией на вершине, а основание этой лопасти, в свою очередь, продолжается как **goa**. Оба рода имеют чуть более, чем у *Ameles*, выраженное сочленение **L1-L2**, причем устроенное в соответствии с четвертой схемой склеротизации **pba**. Упомянутая мембранозная лопасть примыкает к области склерита **L2**, огибающей **pba** и идущей к сочленению. Морфология этой области у *Heterochaeta* и *Dysaules* идентична, но у *Heterochaeta* лопасть покрыта маленькими волосками, переходящими далее на надежно идентифицируемую часть комплекса **goa**. Эти волоски гомологичны полю **goa** у *Bolivaria*. Таким образом, лопасть *Heterochaeta* и *Dysaules* гомологична одной из лопастей **goa**, сместившейся на **pba** и развившей на своей вершине новую склеротизацию. Следующее состояние (*Ameles*) – мембранозное основание лопасти становится короче, а склеротизация её вершины сливается вначале со склеритом **L2**, а затем и с **L1**, по мере общего усиления склеротизации всей **pba**. В своем наиболее продвинутом состоянии (*Deiphobe*) этот передний вырост **pba**, на первый взгляд, мало отличим от выроста **aaafa** многих других таксонов, где последний далеко отстоит от выроста **paafa**. Однако этот вырост не гомологичен **aaafa** или **aafa** и заслуживает собственного названия – «**abha**», передний вырост гетерогенного типа.

**Chroicopteridae.** Характеризуются четвертой схемой склеротизации **pba**, но у многих таксонов сочленение **L1-L2** исчезает посредством слияния двух этих склеритов.

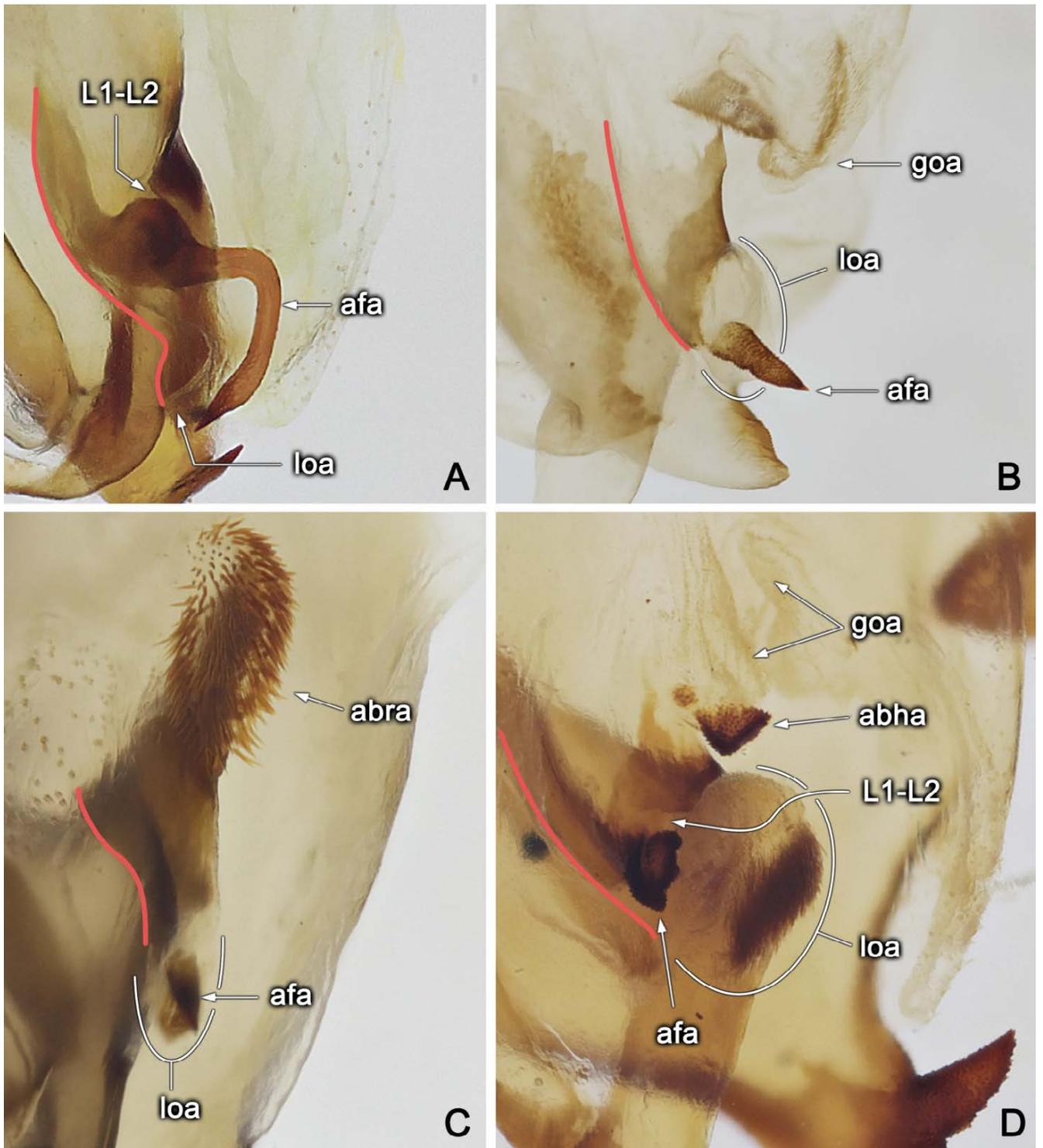
Исходя из предлагаемой гипотезы о гомологии, и **afa**, и **loa** в этой группе подвергаются наиболее глубокой модификации (Рисунок 2.50). Предполагаемый трансформационный ряд можно проиллюстрировать следующей последовательностью таксонов: *Bisanthe* – *Carvilia* – *Macracanthopus/Telomantis/Entelloptera*. Расположение выростов у *Bisanthe* типично: широкая, плоская, суженная к вершине лопасть **loa** как прямое продолжение передней стенки бороздки **ige**, и расположенная спереди и над ней булавовидная фаллоидная апофиза **afa**, покрытая острыми бугорками. Особенность же заключается в полноценной склеротизации **loa** посредством склерита **L1**. У *Carvilia* **loa** резко увеличена, выпуклая, но сохраняет гладкую поверхность, за исключением шиповидной вершины. Эта шиповидная вершина имеется почти у всех представителей семейства. Что касается **afa**, то она у *Carvilia* мембранозная (но покрытая микрорельефом), за исключением вершины, где находится изолированный склерит **L1F** на длинном тонком отростке, так называемом «жгутике» **fla**. Аналогичное строение наблюдается у *Ligaria*, *Ligariella* и *Entella*. Отдельные виды *Entella* и род *Macracanthopus* характеризуются редукцией **fla** при сохранении общей морфологии **afa**. У *Telomantis* и *Gonypetella* происходит обратная мембранизация лопасти **loa**, которая у *Gonypetella* все же сохраняет вершинный шип. У *Telomantis* и *Achlaena* **afa** полностью склеротизована, покрыта шипами и занимает почти всю складку **pba**. При этом у *Achlaena* лопасть **loa** полностью редуцирована. У *Entelloptera*, *Pseudodystacta* и *Bolbella* строение складки **pba** и выростов на ней как у *Carvilia*, но количество «жгутиков» на **afa** увеличено до 3-4 у *Bolbella* и 8-12 у *Entelloptera* и *Pseudodystacta*. Все они имеют общее основание и, вероятно, гомологичны шипам, которыми покрыта **afa** у *Bisanthe*, *Telomantis* и *Achlaena*. Вопрос о количестве событий склеротизации и десклеротизации **afa** и **loa** в процессе эволюции семейства Chroicopteridae может быть прояснен последствием филогенетического анализа.



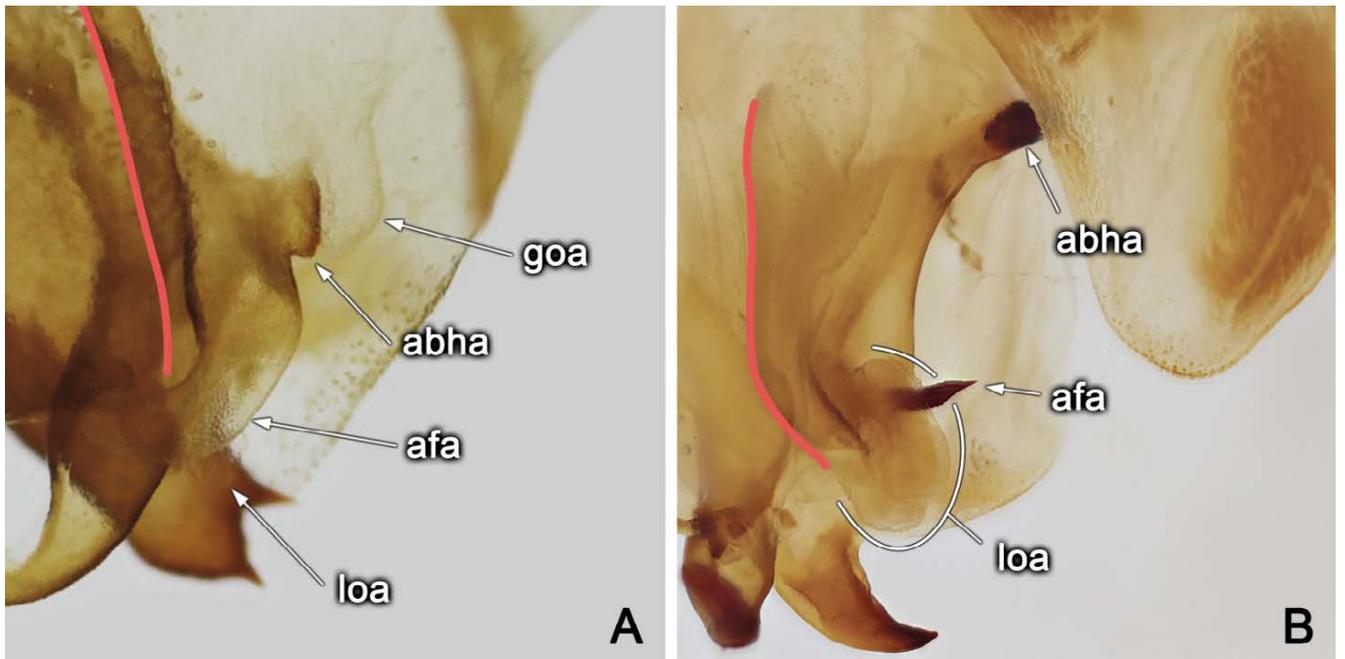
**Рисунок 2.46.** Складки на правом крае левого фалломера (А, В) и схемы склеротизации складки **pba**: В – первая, С – вторая, D – третья (пунктиром показано предполагаемое исходное положение выроста **afa**, стрелкой – его смещение в процессе эволюции), E – четвертая.



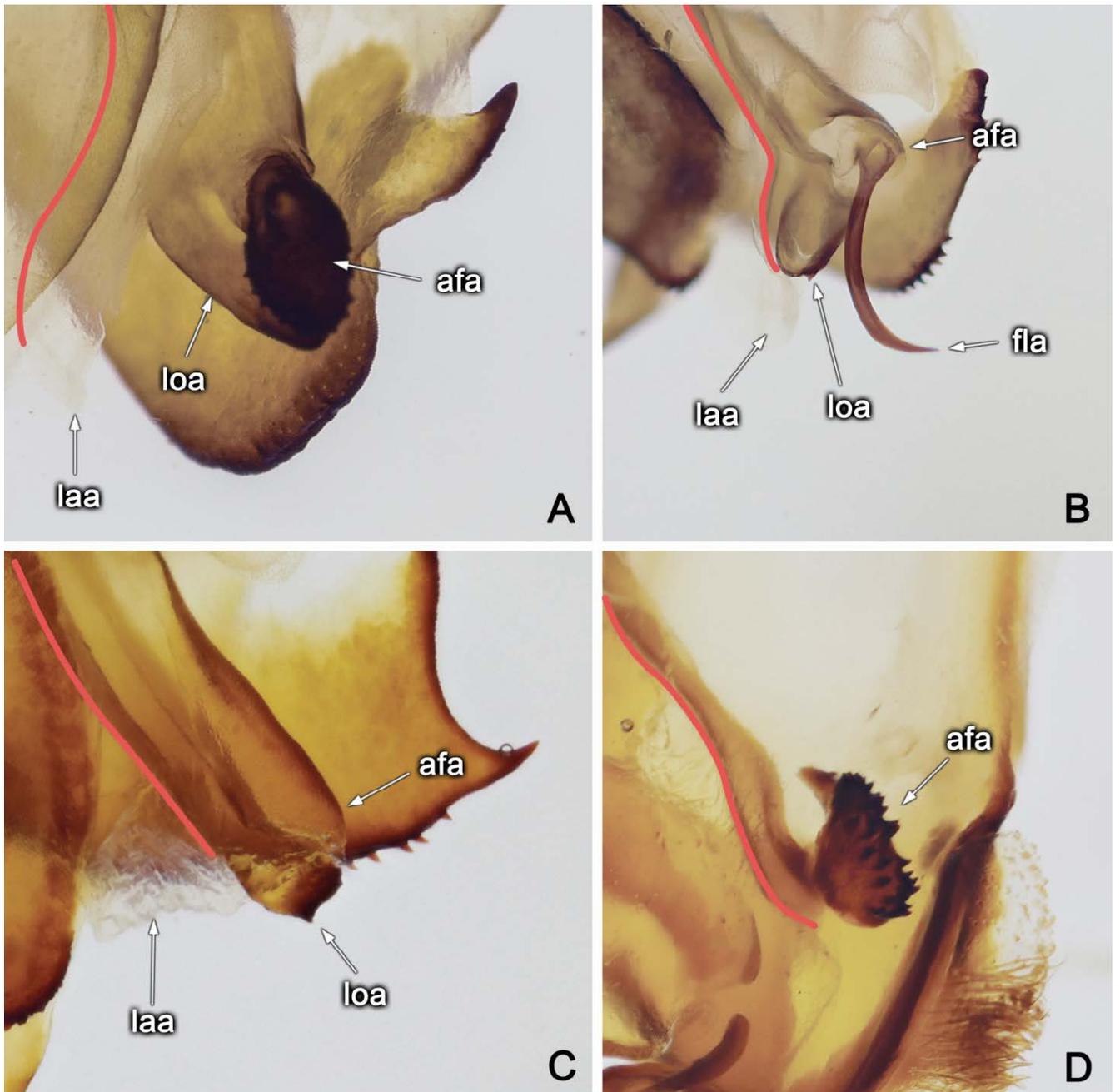
**Рисунок 2.47.** Правые выросты левого фалломера. **A** – *Theopompa tosta*. **B** – *Bolbira minima*. **C** – *Coptopteryx* sp. **D** – *Photinella* sp. Линией обозначен ход бороздки **ige**.



**Рисунок 2.48.** Правые выросты левого фалломера. **A** – *Microthespis dmitriewi*. **B** – *Bolivaria brachyptera*. **C** – *Rivetina deserta*. **D** – *Dysaules longicollis*. Линией обозначен ход бороздки **ige**.



**Рисунок 2.49.** Правые выросты левого фалломера. **A** – *Ameles heldreichi*. **B** – *Deiphobe* sp. Линией обозначен ход бороздки **ige**.



**Рисунок 2.50.** Правые выросты левого фалломера. **A** – *Bisanthe lagrecai*. **B** – *Carvilia* sp. **C** – *Macracanthopus* sp. **D** – *Achlaena grandis*.

## 2.6. Заключение к Главе 2

Подводя промежуточный итог, можно заметить, что нетрадиционный метод препарирования гениталий богомоллов позволяет значительно детальнее изучить морфологию полового аппарата. В результате нашего исследования было открыто 68 ранее неизвестных структур гениталий самцов Mantodea, а также были даны определения 16 ранее известным элементам. Можно надеяться, что использованная методика станет стандартом в практике обработки материала и морфологического изучения Mantodea. Подход, основанный на отдельном описании формативных элементов, склеритов, мышц и покровных элементов также продемонстрировал свою эффективность. Терминология гениталий стандартизирована на основе изучения значительно большего объема таксонов, чем в работах других авторов. Впервые выделены типы элементов гениталий самцов богомоллов.

Области прикрепления мышц и расположение склеритов оказались эффективным инструментом для гомологизации элементов гениталий. Выяснилось, что предыдущие авторы смешивали ряд негомологичных структур, к которым применялась одна и та же терминология. Разнообразие выростов также оказалось значительно выше, чем полагали ранее.

## ГЛАВА 3

### Функциональная морфология полового аппарата самцов *Mantodea*

#### 3.1. Материал и методы

Взаимодействие гениталий самца и самки во время копуляции – сложный для изучения процесс. Функцию различных частей гениталий очень трудно с уверенностью установить на основании изучения только их морфологии. Необходимо наблюдать за самим процессом копуляции, но это осложняется тем, что самая интимная его часть скрыта от внешнего наблюдателя стенкой тела. Если в прошлом веке такая ситуация не оставляла иного выбора, кроме как с особой осторожностью вручную препарировать пару, зафиксированную *in copula*, то сегодня компьютерная микротомография представляет собой альтернативу деструктивным методам (см., например, Wojcieszek et al., 2012; Wulff et al., 2015; Dougherty, Simmons, 2017).

Микротомография может в деталях показать морфологию в трех измерениях. С другой стороны, широко доступные методы микротомографирования позволяют получить лишь моментальный снимок динамичного процесса копуляции, и лишь после того, как животные прочно соединились друг с другом. Видеосъемка спаривания может запечатлеть ухаживание и начальную фазу копуляции, когда половые органы богомолов еще видны снаружи. Кроме того, видеосъемка возможна и в дикой природе, позволяя запечатлеть редкие виды, которые в данный момент не поддаются введению в культуру. Сегодня, благодаря доступной аппаратуре для видеосъемки, подобные записи делаются множеством натуралистов-любителей, макрофотографов и волонтеров и свободно распространяются в Интернете. Для выяснения функций элементов гениталий мы объединили микротомографию зафиксированной пары богомолов с многочисленными записями живых пар. Как результат, первый метод дал очень подробную картину взаимодействия гениталий в стабильной фазе копуляции, в то время как второй выявил в динамике способ действия некоторых основных элементов самца и прояснил генитальный ответ самки на попытки самца начать копуляцию. Такая комбинация позволила достичь гораздо более глубокого понимания копуляции, чем было бы возможно при использовании любого из этих подходов по отдельности.

Сбор материала для микротомографирования проводился в окрестностях пос. Гурзуф, Крым. В качестве объекта был выбран *Mantis religiosa*. При нахождении каждой пары выдерживалось около 40 минут, чтобы убедиться в том, что копуляция достигла стабильной фазы и взаимное положение кончиков брюшка самца и самки не меняется. Фиксация копулирующей пары сопряжена с известными трудностями, поскольку сильное раздражение приводит к быстрому разъединению животных. Методы, применяемые для фиксации *in copula* в лаборатории, такие как замена воздуха в садке углекислым газом или погружение пары в жидкий азот, неприменимы в полевых условиях. Был применен новый метод фиксации, основанный на быстром обезглавливании и погружении пары в 95% этанол. Этим достигается мгновенное прекращение любого влияния головных ганглиев на брюшные ганглии, контролирующие копуляцию. Концы брюшек зафиксированных в этаноле экземпляров были аккуратно отрезаны и погружены в 100% этанол и гексаметилдисилазан на 24 и 1 час, соответственно. Затем каждый образец высушивался под вытяжкой, наклеивался на кусок картона, устанавливался на штатив и сканировался на микротомографе NeoScan N80 (NeoScan) в Палеонтологическом институте им. А.В. Борисяка РАН или на SkyScan 1272 (Bruker) в МГУ им. М.В. Ломоносова при напряжении 45 кВ, силе тока 200 мкА, экспозиции 14 мс, размере пикселя 4,4 мкм, усреднении по 6 кадрам и угловом шаге 0,20° без использования фильтра. Реконструкции выполнялись в программе NRecon 1.6.10 (Bruker). Полученные стеки изображений (2752 × 2752 × 1725 вокселей) были объемно реконструированы в CTVox 3.3.0 (Bruker), а стек копулирующей пары был вручную сегментирован (каждый четвертый срез) в VAST Lite 1.4.1 (Berger et al., 2018). 3D-модель экспортировалась в Matlab 9.7 (The MathWorks Inc.) с помощью скриптов, включенных в пакет VAST Lite. Модель была подвергнута воксель-ретопологии и обработана в Blender 2.92 (Blender Online Community).

Поиск видеозаписей копуляций богомолов осуществлялся в сети Интернет. Для поиска роликов-кандидатов были использованы ключевые слова «mantis mating», «mantis coupling» и «mantis pair». Из всех найденных роликов были отобраны те, где гениталии самца и/или самки четко видны до и во время фазы введения.

Терминология гениталий и терминалий самца объяснена в предыдущей главе. Терминология гениталий и терминалий самки следует работам Брэннох с соавторами

(Brannoch et al., 2017) и Мальданер (Maldaner, 2019), со следующими модификациями. Термин «генитальная пластинка» соответствует складке **vf7**, склериту **CS7** и подчиненным формативным элементам и склеритам. Термин «генитальная камера» относится к непрерывному объему между терминалиями, яйцекладом и генитальной пластинкой. Направление вращения (по часовой стрелке и против часовой стрелки) всегда указывается относительно краниально направленной оси тела животного, которому принадлежат упомянутые органы.

## 3.2. Результаты микротомографического исследования

### 3.2.1. Строение гениталий самца и самки *M. religiosa* и их расположение в состоянии покоя

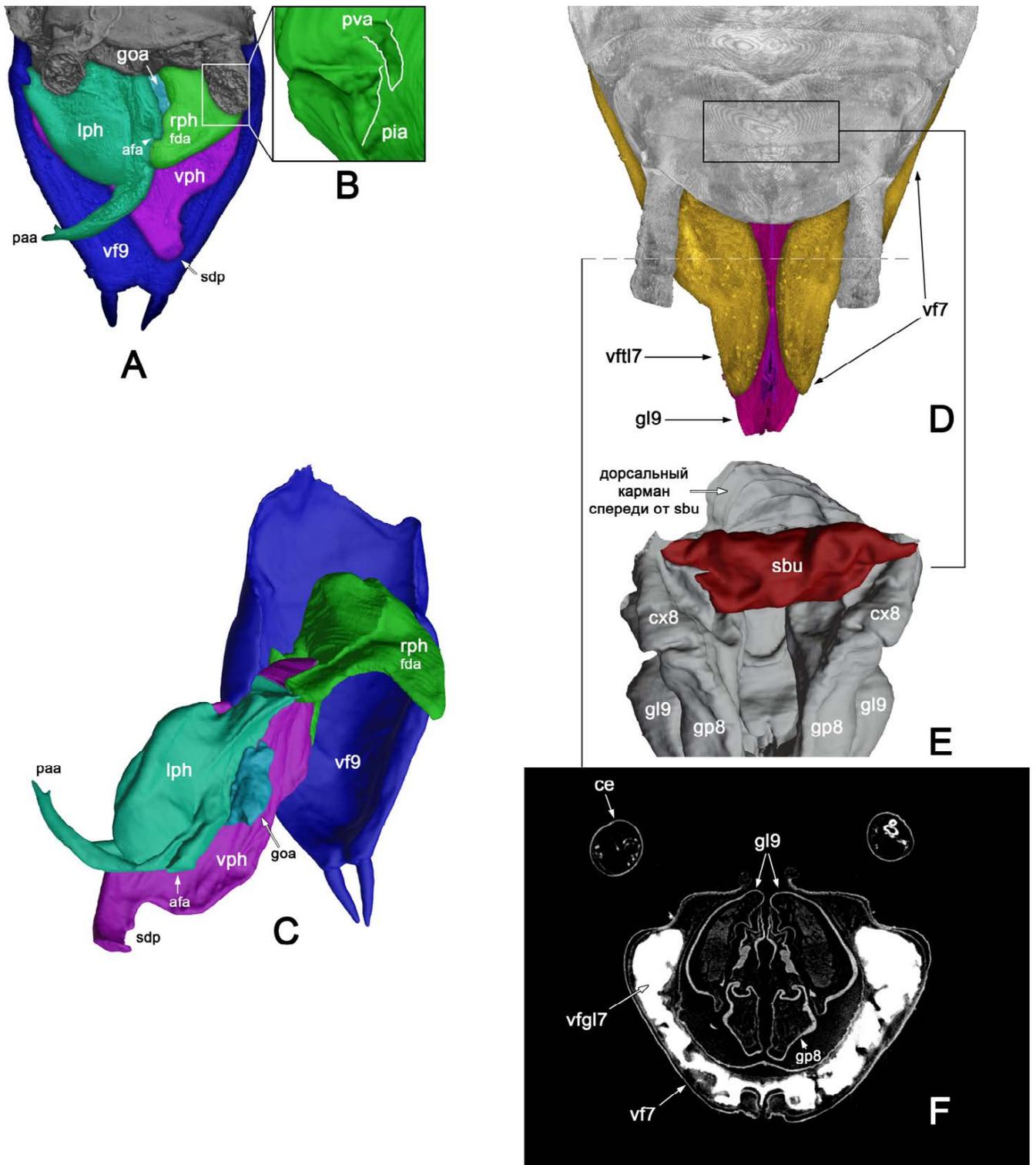
Гениталии самца *M. religiosa* открыто лежат на генитальной пластинке (Рисунок 3.1, А), не будучи существенно закрытыми анальной пластинкой. Генитальная пластинка имеет вытянутую ланцетовидную форму, слегка асимметрична и снабжена парой стилусов. Фалломеры лежат плоско друг на друге, причем правый частично покрывает левый, а оба частично покрывают вентральный. Справа между левым и вентральным фалломерами находится отверстие семяизвергательного протока, окруженное генитальной папиллой **goa**. В положении покоя **goa** очень малозаметна и обычно закрыта левым и правым фалломерами. Спереди от **goa** расположено мембранозное соединение между левым комплексом и правым фалломером. Выrost **раа** длинный, хорошо склеротизированный, изогнут влево и имеет узко закругленную вершину, а также субапикальный шип. Выrost **афа** умеренно длинный, с сильно склеротизированной булавовидной вершиной. Вход в карман **рне** небольшой, щелевидный. Выrost **сdp** короткий, широкий, плоский, с главной вершиной, изогнутой дорсально, и небольшой латеральной выпуклостью. Складка **pia** короткая, имеет вид приподнятого гребня. Складка **pva** сопоставима по размеру с **pia**, и имеет только апикальную вершину **арва**, очень удлиненную и заостренную.

В отличие от самца, у самки генитальная камера закрыта: сильно разросшаяся генитальная пластинка плотно обхватывает яйцеклад, оставляя снаружи только его дорсальный край и вершину (Рисунок 3.1, D). Интересной особенностью, обнаруженной

только в ходе микротомографического сканировании, является огромный размер и плотность железы **vfg17**, расположенной внутри генитальной пластинки. Она заполняет большую часть пространства между кокостернитом **CS7** и вентральной стенкой генитальной камеры. Из-за своей плотности железа настолько яркая на реконструкции, что создает вокруг себя артефактное свечение (Рисунок 3.1, F). Эта железа была подробно изучена Мальданер (Maldaner, 2019), но ее функция до сих пор неизвестна. На вершине генитальная пластинка разделена на две лопасти **vft17**. Собственно гениталии симметричны, яйцеклад состоит из трех створок: вентральных гонапофиз 8-го сегмента **gp8**, дорсальных гонапофиз (гоноплаков) **gl9** и внутренних гонапофиз **gp9** 9-го сегмента. Все три створки имеют сложный профиль поперечного сечения с многочисленными продольными киями и бороздками (Рисунок 3.1, F), некоторые из которых вкладываются друг в друга. Вентральная стенка генитальной камеры несет папиллярные лопасти **gfp7** и **ppl7**, окружающие отверстие яйцевода, а также эпигинальную лопасть и пару латероэпигинальных карманов **lep7** спереди от всех лопастей (Maldaner, 2019). На дорсальной стенке генитальной камеры, между основаниями **gp8** (а именно, между кокситами 8-го сегмента, **cx8**), находится сперматекальный бугорок **sbu**, который у *M. religiosa* очень выпуклый (Рисунок 3.1, E, **sbu**). Входное отверстие протока, ведущего к сперматеке, расположено в центре **sbu**. Оно хорошо заметно как на неотпрепарированных гениталиях, так и на обработанных КОН препаратах, но не на микротомографических реконструкциях. Краниально от **sbu** дорсальная стенка камеры глубоко впячивается, образуя карман с гофрированными стенками.

### 3.2.2. Положение и взаимодействие гениталий самца и самки *M. religiosa* при копуляции

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, так что генитальная пластинка в итоге оказывается слева, а терминалии – справа от оси тела самки (Рисунок 3.2, A).



**Рисунок 3.1.** Морфология гениталий самца и самки *Mantis religiosa*. **А** – общий вид вершины брюшка самца, с гениталиями в положении покоя. **В** – форма складок **pia** и **pva**. **С** – конформация гениталий самца при копуляции. **Д** – общий вид вершины брюшка самки, с гениталиями в положении покоя. **Е** – трехмерная модель дорсальной стенки генитальной камеры самки. **Ф** – виртуальный поперечный срез микротомографической реконструкции гениталий самки.

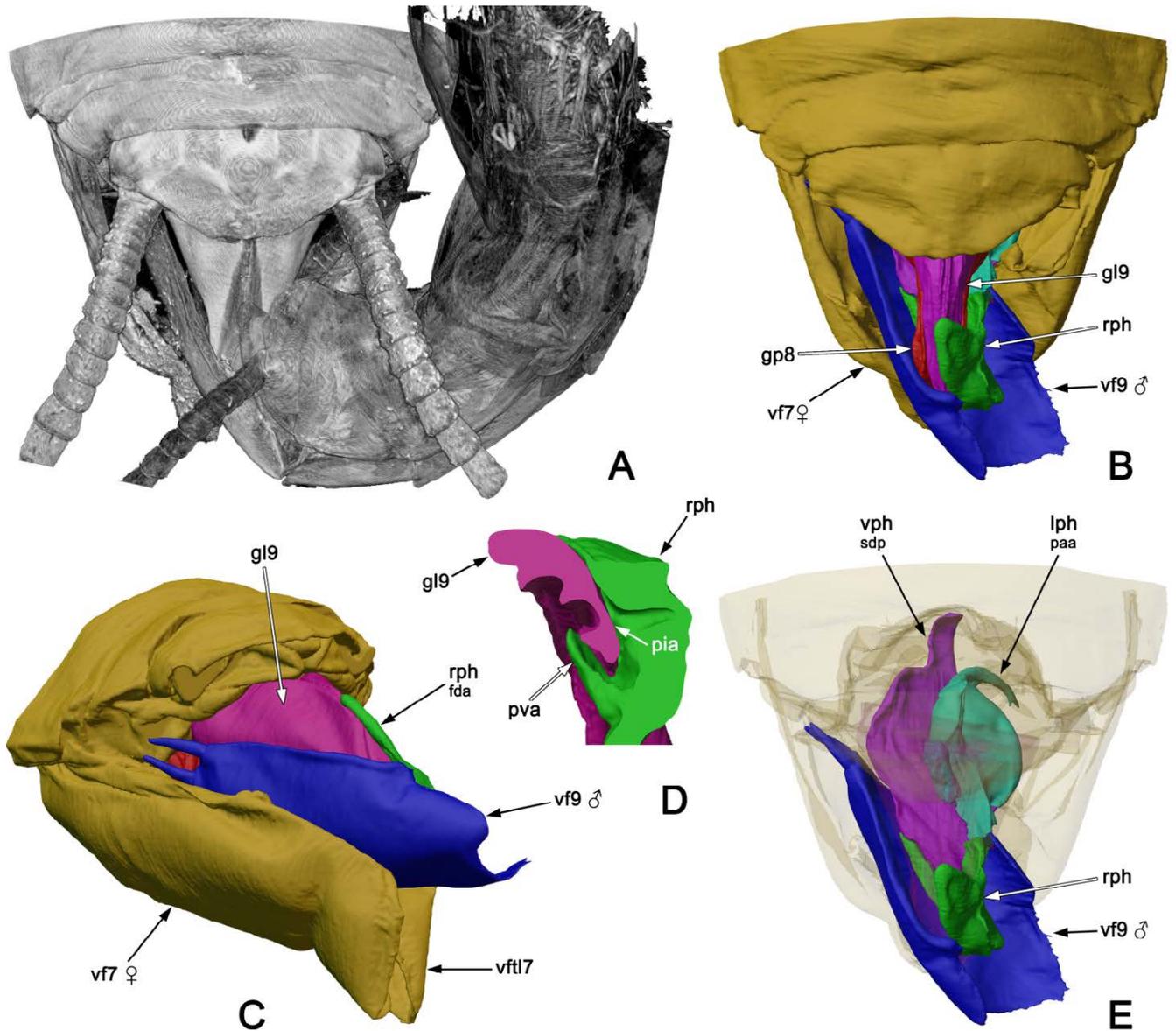
По сути, относительно оси тела самки все терминалии и гениталии самца можно разделить на те, которые расположены слева («функционально левые»: генитальная пластинка, частично – вентральный фалломер), справа («функционально правые» – терминалии и правый фалломер) и под яйцекладом («функционально вентральные» – всё остальное).

Общая конформация гениталий самца радикально изменяется по сравнению с их положением в состоянии покоя (Рисунок 3.1, С). Правый фалломер поворачивается в краниальном направлении, вершина лопасти **fd** поднимается примерно на 20° выше уровня покоя. В этом положении он находится далеко от левого комплекса, который, в свою очередь, сильно выдвигается вперед и влево. Левый комплекс как целое повернут на 50° по часовой стрелке, а левый фалломер слегка повернут против часовой стрелки относительно вентрального. Генитальная папилла **go** сильно разбухает, также можно заметить вспучивание плоскости **vd** справа от **go**. Наконец, аподемы **mcsa9** и особенно передняя часть правого края генитальной пластинки загнуты внутрь, но это может быть результатом пассивных деформаций в процессе введения.

Функционально левые и правые органы являются наиболее наружными во время копуляции. Генитальная пластинка самца проникает между генитальной пластинкой самки, с одной стороны, и створками **gp8** и **gl9**, с другой, и изолирует их друг от друга (Рисунок 3.2, С). Апикальные части гонапофиз 8 и гоноплаков удерживаются основанием генитальной пластинки с левой стороны и, главным образом, лопастью **fd** правого фалломера, которой в некоторой степени «помогают» с правой стороны парапрокты (Рисунок 3.2, А, В и Е).

Дуэт **pia-pva** действует как зажим, плотно обхватывая узкую область правого гоноплака **gl9** снизу (Рисунок 3.2, D). Это единственная точка фиксации гениталий самца и самки во время копуляции.

Вентральный фалломер касается папиллярных лопастей **gfp7** и **ppl7**, между которыми расположено отверстие яйцевода. Его дистальный вырост **sdp** доходит до передней стенки генитальной камеры, касаясь ее и заходя своей вершиной в карман сразу за сперматекальным бугорком **sbu** (Рисунок 3.3, А). Апикальный вырост **pa** левого фалломера проходит над эпигинальной лопастью **egl7**, и, благодаря форме



**Рисунок 3.2.** Взаимодействие гениталий самца и самки *M. religiosa* при копуляции. **А** – микрофотографическая реконструкция места соединения. **В** – трехмерная модель, вид сверху, церки, а также терминалии и прегенитальные сегменты самца не показаны. **С** – как на **В**, но вид слева и сзади. **Д** – срез зоны контакта правого гоноплака **gl9** и правого фалломера, вид сзади. **Е** – как на **В**, но все элементы самки сделаны полупрозрачными.

выроста, его вершина направлена вниз и влево и находится у латеральной стенки половой камеры (Рисунок 3.3, А и В), в начале правой папиллярной лопасти **gfp7**. За исключением середины **раа**, которая касается склерита **EG7** на эпигинальной лопасти (Maldaner, 2019), ни в одной точке вырост не касается самки. Вырост **afa** направлен вперед и своим острым краем касается сперматекального бугорка (Рисунок 3.3, D). Генитальная папилла **goa** разбухает преимущественно в дорсальном направлении, в расширение просвета между левой и правой гонапофизой **gp8** (Рисунок 3.3, С), что находится достаточно далеко от сперматекального бугорка, несущего отверстие сперматеки.

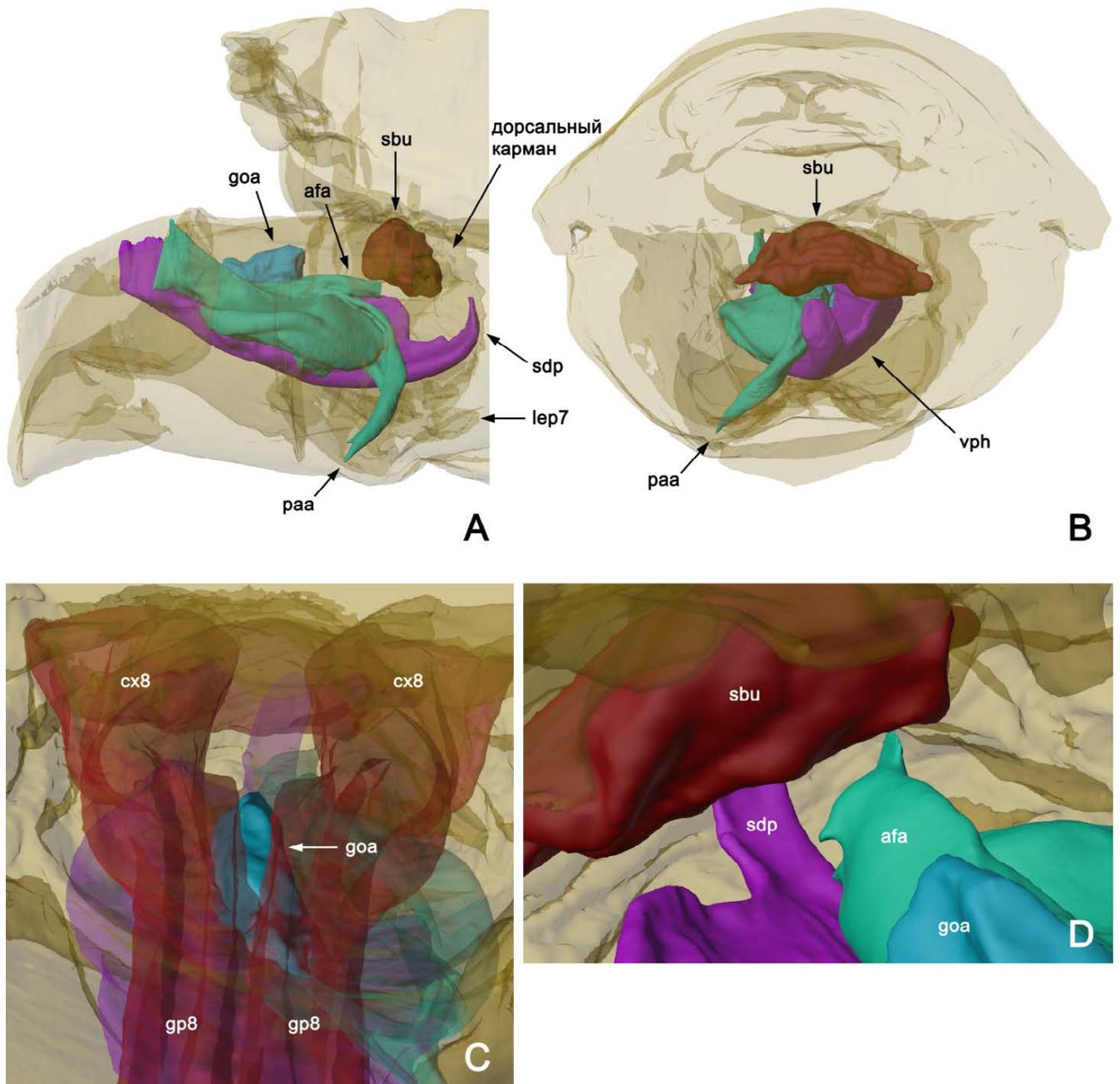
Сперматофор не обнаружен. Из этого следует, что пара была зафиксирована до его отложения.

### 3.3. Результаты анализа видеозаписей

Было обнаружено 20 видеозаписей, которые подходят под обозначенные критерии. На них запечатлены копуляции представителей 16 родов, принадлежащих к шести семействам (Таблица 3.1). Записи сильно отличаются друг от друга по качеству и содержанию, но каждая дает значимую информацию об этом процессе.

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, так что гениталии оказываются чрезвычайно раздвинутыми, так же, как и в «финальном» положении, которое наблюдалось на томограмме. Затем левый, а иногда и вентральный фалломеры сильно выдвигаются вперед (Kohler, 2012a; Anonymous, 2013; Fisher, 2013; Шевцова, 2021).

Вырост **раа** играет ключевую роль на этом этапе: он «нащупывает» левый край генитальной пластинки самки и, когда он найден его вершиной, весь отросток быстро засовывается в генитальную камеру (Рисунок 3.4; Kohler, 2010, 2012a, 2012b; Anonymous, 2011a, 2012, 2013; Fisher, 2013; Rocha, 2014; Шевцова, 2021).



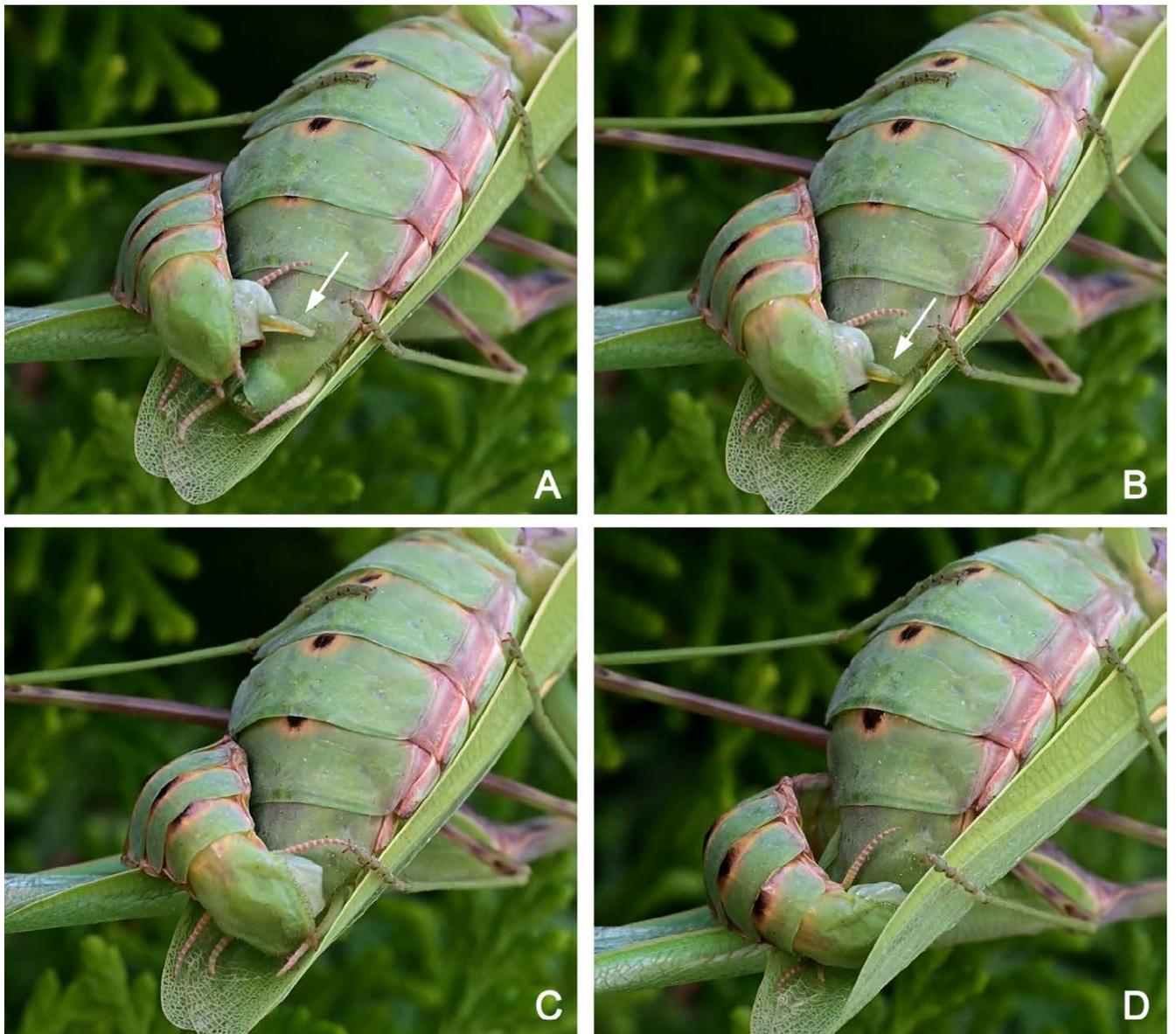
**Рисунок 3.3.** Взаимодействие гениталий самца и самки *M. religiosa* при копуляции, трехмерная модель. **А** – вид справа, церки самки, яйцеклад, все структуры самца, кроме левого и вентрального фалломеров не показаны, тело самки полупрозрачное, за исключением **sbu**. **В** – как на **А**, но вид спереди. **С** – как на **А**, но вид сверху и сзади, увеличено, показаны полупрозрачные **gp8**. **Д** – как на **А**, но вид слева и сзади, увеличено.

ВИД	ИСТОЧНИК
Metallyticidae	
<i>Metallyticus splendidus</i>	Exner, 2021
Haanidae	
<i>Gildella suavis</i>	Lundqvist, 2021
Eremiaphilidae	
<i>Eremiaphila sp.</i>	Exner, 2018
Galinthiadidae	
<i>Pseudoharpax virescens</i>	Kohler, 2010
Hymenopodidae	
<i>Sibylla sp.</i>	Dunbar et al., 2017
<i>Phyllocrania paradoxa</i>	Anonymous, 2020
<i>Creobroter sp.</i>	Anonymous, 2016
<i>Hymenopus coronatus</i>	Kohler, 2013
<i>Ephestiasula rogenhoferi</i>	Kohler, 2012c
<i>Otomantis scutigera</i>	Ehl, 2015
Mantidae	
<i>Omomantis zebrata</i>	Anonymous, 2011b
<i>Tenodera sinensis</i>	Fisher, 2013
<i>Tenodera sp.</i>	Anonymous, 2011a
<i>Tenodera sp.</i> × <i>Hierodula sp.</i>	Anonymous, 2022
<i>Hierodula transcaucasica</i>	Шевцова, 2021
<i>Hierodula majuscula</i>	Anonymous, 2013
<i>Hierodula sp.</i>	Anonymous, 2012
<i>Rhombodera cf. valida</i>	Kohler, 2012a
<i>Stagmomantis sp.</i>	Rocha, 2014
<i>Oxyopsis gracilis</i>	Kohler, 2012b

**Таблица 3.1.** Список видеозаписей спариваний Mantodea.

Затем генитальная пластинка самки оттягивается вниз при помощи выроста **раа**, открывая генитальную камеру для проникновения других структур. В одном случае (*Oxyopsis*: Kohler, 2012b) генитальная пластинка самца отчетливо вставляется за лопасть **vft17** генитальной пластинки самки после приоткрывания генитальной камеры выростом **раа**.

Найденные видеозаписи позволяют прояснить вопрос кооперации самок, предполагавшейся некоторыми авторами. Все запечатленные спаривания делятся в этом отношении на четыре группы. В первой группе не видно никаких признаков ни кооперации, ни её отсутствия из-за «не той» фазы копуляции или плохого ракурса.



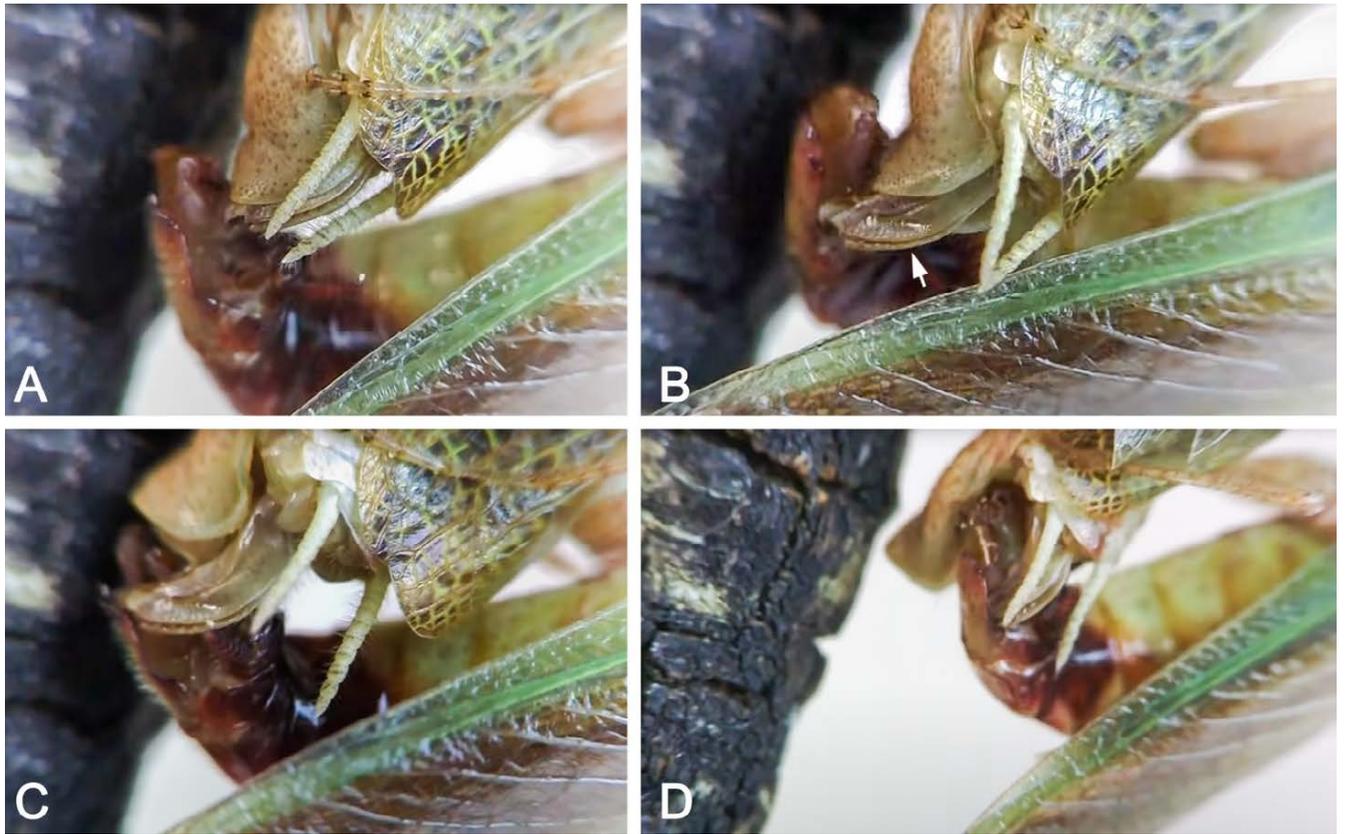
**Рисунок 3.4.** *Hierodula transcaucasica*, начало копуляции. **A-D**: последовательные стадии вскрытия генитальной камеры самки самцом с помощью выроста **раа** (отмечен стрелкой), в то время как самка пытается сопротивляться самцу, раздувая брюшко и прижимая его к крыльям снизу. Данная копуляция увенчалась успехом. Источник: Шевцова, 2021.

Видеозаписи второй группы включают пять спариваний (*Hierodula*: Шевцова, 2021; *Rhombodera*: Kohler, 2012a; *Tenodera*: Anonymous, 2011a; Fisher, 2013), в том числе одно межродовое (самец *Tenodera* × самка *Hierodula*: Anonymous, 2022), во время которых самка пытается заблокировать попытки самца спариться с ней, раздувая брюшко и прижимая его вершину к крыльям снизу (Рисунок 3.4). В результате самцу труднее нащупать вершину брюшка самки, а край генитальной пластинки самки становится менее доступным для захвата. По меньшей мере, в одном случае (Шевцова, 2021) эти защитные меры оборачиваются неудачей, так как самцу удается вскрыть генитальную камеру с помощью выроста **раа** и завершить копуляцию.

Третья группа включает одну видеозапись представителей рода *Hierodula* (Anonymous, 2013). На ней, в ответ на прикосновение самца, самка сама открывает генитальную камеру, опуская генитальную пластинку настолько, что самец может войти в нее без использования **раа** (который, тем не менее, продолжает активно двигаться).

Во всех же видеозаписях четвертой группы (*Eremiaphila*: Exner, 2018; *Sibylla*: Dunbar et al., 2017; *Phyllocrania*: Anonymous, 2020; *Creobroter*: Anonymous, 2016; *Hymenopus*: Kohler, 2013; *Ephestiasula*: Kohler, 2012c; *Otomantis*: Ehl, 2015), активная кооперация самки более чем очевидна: в ответ на прикосновение самца, она сначала выпячивает яйцеклад из генитальной камеры, а затем поднимает его, одновременно опуская генитальную пластинку (Рисунок 3.5). Эти действия самки широко раскрывают её генитальную камеру, куда самец немедленно вводит свои фалломеры.

Видеозаписи ясно демонстрируют, что некоторые формативные элементы и несомые ими склериты гораздо более гибкие, чем можно было бы предположить по статичным препаратам. Хотя и вырост **раа**, и вырост **sdp** сами по себе очень жесткие, каудальная часть вентрального фалломера, несущая **sdp**, может свободно изгибаться влево-вправо и вверх-вниз (Anonymous, 2012; Kohler, 2012c; Anonymous, 2013; Шевцова, 2021), несмотря на то, что фалломер вентрально несет склерит **L4A** по всей своей длине. Аналогично, активные ритмичные движения лопасти **bla** относительно остальной части вентрального фалломера видны у *Gildella* (Lundqvist, 2021), несмотря на то, что в препаратах эта лопасть кажется жестко связанной с основной частью вентрального фалломера.



**Рисунок 3.5.** *Ephestiasula rogenhoferi*, начало копуляции. **A** – самец касается самки кончиком брюшка. **B** – самка выдвигает яйцеклад (отмечен стрелкой) из генитальной камеры. **C** – самка раскрывает генитальную камеру, самец захватывает яйцеклад. **D** – самец вводит левый и вентральный фалломеры в широко раскрытую генитальную камеру. Источник: Kohler, 2012с.

Наконец, одна из видеозаписей (Exner, 2021) запечатлела копуляцию базального рода *Metallyticus*, которая проходит резко отличным от прочих богомолов образом. Самец очень нагло приближается к самке, что составляет резкий контраст с осторожными самцами других видов. Садку на самку он делает частично сверху, частично сбоку, изгибая конец своего брюшка так, что тот приближается к кончику брюшка самки с правой стороны. Самка кооперирует, сильно приподнимая свои терминалии, вместо того, чтобы опустить генитальную пластинку. Качество и масштаб видеозаписи не позволяют четко разглядеть движения гениталий, но самец, похоже, помещает яйцеклад под правый фалломер, далеко отстоящий от левого комплекса, как и у других богомолов в начале копуляции. После того, как заякоривание, по-видимому, достигнуто, самец поворачивается на 180°, и пара принимает позу «конец-к-концу». Яйцеклад самки не смещается во время этого движения. Копуляция продолжается в этом положении, причем самка иногда тащит самца за собой по субстрату. В целом процесс очень похож на копуляцию некоторых тараканов семейства *Blaberidae* (например, *Pycnoscelus*: Roth and Barth, 1967; *Jagrehnia*: Sreng, 1993), а положение «конец-к-концу» принимают все *Blattodea*, как только гениталии оказываются прочно связаны друг с другом. Поскольку поза спаривания (или, у тараканов, их последовательность) является стабильным признаком для каждого вида *Dictyoptera*, такая необычная поза не является абберантной для *Metallyticus*. Более того, она хорошо известна среди заводчиков-любителей (В. Говоров, личное сообщение), но до недавнего времени не была никак задокументирована. Генитальная морфология *Metallyticus* похожа на морфологию *Artimantodea*, с очень большой лопастью **pla**, относительно коротким, но крючкообразным выростом **раа** и очень длинной фаллоидной апофизой **афа** (Рисунок 2.42). Как следует из предыдущей главы, семейства, ныне полагаемые наиболее базальными, *Chaeteessidae* и *Mantoididae*, имеют заметные отличия от *Artimantodea* и друг от друга, но схема их копуляции остается неизвестной.

### 3.4. Сравнение полученных и литературных данных

При копуляции *Ciulfina baldersoni* (Holwell et al., 2015; рис. 4–5 в их работе) конформация гениталий сходна с той, что мы наблюдали у *M. religiosa*, со следующими отличиями. Генитальная пластинка самца не участвует в изоляции яйцеклада от

генитальной пластинки самки, эту роль выполняет вентральный фалломер. Комплекс **pia-pva** захватывает не один только правый гоноплак, но все створки яйцеклада. Левый фалломер один «запечатывает» генитальную камеру, занимая положение, сходное с положением левого и вентрального фалломеров в совокупности у *M. religiosa*, но при этом непосредственно контактирует с гонапофизами. В отличие от нашего эксперимента, Холуэлл и др. запечатлели сперматофор. Он был прикреплен очень глубоко в генитальной камере и поддерживался выростом **раа**, который был расположен почти вертикально, направлен дорсально к основанию яйцеклада и, предположительно, соприкасался с ним – положение, прямо противоположное тому, что наблюдается у *M. religiosa*. Не совсем ясно, формируется ли сам сперматофор до или во время копуляции, поскольку в другой статье Холуэлл и Герберштайн (Holwell, Herberstein, 2010, с. 1178) пишут: «дорсальный левый комплекс вводится глубоко в репродуктивный тракт самки *вместе со сперматофором*» (курсив наш). Копуляция самца *C. baldersoni* с «зеркально» асимметричными гениталиями происходит точно так же, за исключением того, что все позиции зеркальны по отношению к оси тела самки. Многие детали невозможно разглядеть на скриншоте, представленном в статье, и, к сожалению, оригинальные данные были утеряны (Г. Холуэлл, личное сообщение).

В экспериментах Хасимото и коллег (Hashimoto et al., 2016) с *Tenodera aridifolia* покрытый флуоресцентными гранулами вырост **раа** оставил метки на левом крае генитальной пластинки самки (сразу спереди от лопасти **vftl7**) и на левом гоноплаке **gl9**. Во время первого испытания ни один из самцов с ампутированным **раа** не смог ввести гениталии в генитальную камеру, в то время как 30% самцов с нетронутым **раа**, но ампутированным выростом **sdp** завершили введение, но не смогли отложить сперматофор. Во время второго испытания процент успеха во всех экспериментальных группах был меньше, но опять ни один из самцов без **раа** не смог достичь введения гениталий в генитальную камеру самки. На основании результатов своих экспериментов Хасимото и коллеги построили трехмерную модель, предсказывающую последовательность сцепления самца и самки. Согласно этой модели, на первом этапе контакта вырост **раа** цепляется за край левой стороны генитальной пластинки самки, а складка **pva** помещается на вентральную сторону яйцеклада. На втором этапе они действуют как рычаги, поднимая яйцеклад вверх и опуская генитальную пластинку вниз. Складка **pia** и вырост **afa**, по мнению Хасимото и коллег, также могут участвовать

в подъеме яйцеклада. Наши данные подтверждают некоторые их предположения, но опровергают другие. Вырост **раа** действительно служит для оттягивания генитальной пластинки самки вниз. Модель Хасимото и коллег также правильно предсказывает наличие контакта между **рва** и яйцекладом. Однако видеозаписи показывают, что первым шагом является захват генитальной пластинки самки выростом **раа** и опускание ее вниз, а уже затем – захват яйцеклада комплексом **pia-pva**. Механическая связь этих двух шагов неясна, поскольку вместо **раа** точкой опоры для **pia-pva** может служить брюшко самки. Участок, захватываемый зажимом **pia-pva** у *M. religiosa*, сильно отличается от показанного на модели Хасимото и коллег, а вершина яйцеклада, которую они полагают «целью» **рва**, слишком мягка для такого воздействия. Нами показано, что участие и **pia**, и **pva** необходимо для захвата яйцеклада, тогда как роль выроста **афа** неоднозначна (см. ниже). Отдельно стоит отметить, что положение генитальной пластинки самца и фалломеров, особенно вентрального, предсказанное моделью Хасимото и коллег, не совпадает с положением, реально наблюдаемым у *M. religiosa* и *Tenodera*. В их модели генитальная пластинка закрывает место соединения снаружи, а левый комплекс расположен параллельно ей, при этом вырост **афа** находится вне генитальной камеры и направлен дорсально. Такое несоответствие частично объясняется тем, что эти авторы решили моделировать левый и вентральный фалломер как единый жесткий объект и неправильно смоделировали область соединения левого комплекса с правым фалломером. Кроме того, они заведомо не предполагали большого удаления фалломеров друг от друга.

### 3.5. Структура процесса копуляции и функции элементов полового аппарата

Ниже приводится интерпретация процесса копуляции и функций, которые выполняют в нем наиболее крупные структуры полового аппарата и терминалий самцов богомоллов. Эта интерпретация обобщает наши оригинальные и литературные данные и будет исходить из предварительных соображений, высказанных в Главе 1.

Видеозаписи вкупе с литературными данными и нашими собственными наблюдениями показывают, что копуляция богомоллов может быть естественным образом разделена на три фазы.

1. Первая фаза может быть названа «**вскрытием**», ее центральным событием является открытие генитальной камеры, без которого копуляция произойти не может. Эта фаза длится от S-образного изгиба и поисковых движений брюшка самца до момента, когда ему удастся обхватить яйцеклад.
2. Вторая фаза может быть названа «**заякориванием**», во время неё яйцеклад прочно захватывается и поднимается, а вентральный фалломер приобретает свое окончательное положение.
3. На третьей стадии, «**депонирование**», происходит формирование и передача сперматофора.

Как уже отмечалось в Главе 1, для полиандрических и особенно каннибалистических полиандрических брачных систем теория предсказывает, что гениталии самца должны обеспечивать плотный и надежный захват гениталий самки и их стимуляцию. Главным препятствием для этого является получение доступа к генитальной камере, которая блокируется генитальной пластинкой самки, охватывающей яйцеклад. Поэтому отбор должен работать на возникновение механизма снятия этой блокировки. Также можно ожидать наличие у самцов богомолы способности к удалению сперматофоров, если самец спаривается с самкой сразу после соперника (как это наблюдается, например, у *Pseudomantis*: Jayaweera et al., 2019), или если сперматофор используется в качестве пробки, закупоривающей генитальную камеру самки после спаривания и предотвращающей спаривание с ней других самцов.

Из всех этих вариантов гипотеза стимуляции является наиболее трудной для проверки. Ритмичные движения левого комплекса после введения очень заметны на некоторых видеозаписях (например, Anonymous, 2011a; Lundqvist, 2021), но само по себе это не является достаточным доказательством стимуляции. Потенциально самка может реагировать на стимуляцию открытием/закрытием отверстия сперматеки и дифференциальным принятием спермы разных самцов. У *M. religiosa* на гоноплаках и гонопофизах 8 имеются протяженные поля волосков, но эти поля расположены на их внешних стенках. Кроме лопасти **fd<sub>a</sub>**, с ними не контактирует ни один мужской генитальный элемент. Нам не удалось обнаружить волоски на стенках генитальной камеры, включая участки, которых касался самец в сканированной паре, за исключением папиллярных лопастей **gfp<sub>7</sub>**. Последние покрыты рассеянными короткими

сенсиллами и контактируют с вентральной стенкой вентрального фалломера *vvs*, которая, однако, гладкая и не имеет каких-либо особенностей. Тем не менее, мы допускаем возможность того, что стимуляция самки является основной функцией, по крайней мере, некоторых структур самца. Прямые измерения физиологического ответа самки на искусственную стимуляцию конкретных участков были бы очень полезны для прояснения этого вопроса.

На наш взгляд, ряд соображений говорит, как минимум, против широкого распространения травмирующей функции гениталий самцов богомолов, предположение о которой высказали Дженсен и коллеги (Jensen et al., 2009). Во-первых, повреждение гениталий самки может сократить продолжительность её жизни. Самке может быть необходимо охотиться даже после поедания самца, прежде чем она сможет отложить оотеку. Еще хуже, если выбор конкретной самки самцом был неудачным. Самцы *Pseudomantis albobimbrata*, которые встречают самок, находящихся в плохом физиологическом состоянии, редко отвергают их при отсутствии феромонных сигналов от других рецептивных самок (Barry et al., 2010). Вероятно, это является стратегией в условиях сильной конкуренции между самцами за рецептивных самок. Между тем, самки в плохом физиологическом состоянии более склонны поедать самцов, чем самки в хорошем. В подобном сценарии партнер самца может оказаться единственным в его жизни и при этом не дожить даже до первой яйцекладки после травмы, нанесенной самцом. Во-вторых, здоровая самка может сохранить сперму на длительный срок и оплодотворить ею несколько оотек. Даже если лишь часть яиц в каждой оотеке будет оплодотворена конкретным самцом, это более выгодный вариант, чем одна-единственная оотека, оплодотворенная им полностью. В-третьих, само обнаружение множественного отцовства оотек в природе является прямым опровержением каких-либо действий первого по счету самца, блокирующих оплодотворение той же самки последующими. Наконец, ни в одном исследовании, включая данное, не было обнаружено никаких повреждений гениталий самки.

*A priori* трудно с уверенностью установить для какой-либо структуры функции стимуляции самки, удаления чужих сперматофоров и откладки своего. Поэтому далее используется аббревиатура SRD («Stimulate or Remove or Deposit»), когда данные не позволяют исключить ту или иную функцию у элемента.

Деление элементов полового аппарата самца на функционально левые, правые и вентральные широко применимо для Mantodea, когда речь идет об их положении в конечной фазе копуляции. 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. Конкретные структуры, выполняющие эти роли, могут варьироваться от вида к виду. Ниже обобщена вся информация и рассмотрен каждый основной элемент мужских терминалий и гениталий и роли, которые они играют в каждой фазе копуляции. Рассмотрение идет от терминалий к генитальной пластинке и элементам фалломеров, от правого до вентрального.

#### **се** церки

Функционально правые. Основная функция церков – направлять кончик брюшка самца к генитальной пластинке самки (как подробно описано Дэвисом и Лиске: Davis, Liske, 1988). Ампутация церков препятствует успешной копуляции, так как не может начаться вскрытие. Возможной вторичной функцией в самом начале фазы вскрытия является стимуляция сенсилл на генитальной пластинке самки, чтобы побудить её к кооперации (см. ниже). По достижению вскрытия церки становятся пассивными. Апикальный церкомер **СЕа** может быть увеличен, иногда до чрезвычайности (Глава 4; Wieland, 2013), но подробности копуляции у таких видов неизвестны, как и функция этого признака, если таковая имеется.

#### **sb1** парапрокты

Функционально правые. У Mantodea единственная роль парапроктов в фазах заякоривания и депонирования заключается в оказании дополнительного давления на яйцеклад справа, помогая его фиксации.

#### **vf9** генитальная пластинка

Функционально левая. У некоторых родов, например у *Mantis*, генитальная пластинка самца явно играет важную вспомогательную роль, удерживая яйцеклад и генитальную пластинку самки от контакта друг с другом во время двух поздних фаз копуляции (Рисунок 3.2). Ее введение происходит во время заякоривания. У других таксонов, таких как *Ciulfina*, генитальная пластинка, по-видимому, не играет такой роли. То, что генитальная пластинка самца может быть неотъемлемой и очень важной частью гениталий, действующей совместно с фалломерами во время копуляции, является неожиданным результатом.

### **rph** правый фалломер

В целом функционально правый, за исключением **pva**, которая является функционально левым элементом. Во время копуляции правый фалломер далеко отходит от левого комплекса, растягивая соединяющую их мембрану до предела (Рисунок 3.1, С). Снизу их соединение имеет достаточно сложную морфологию у высших Mantodea, включающую аподему **ane**, карманы **aha** и **ape**. От кармана **aha** до лопасти **fd** правому краю фалломера придает жесткость очень вытянутый склерит **R3**. Возможно, что именно наличие этих структур механически позволяет такое экстремальное раздвигание гениталий самца по сравнению с их конформацией в покое.

### Комплекс **pia-pva**, вентральная пластинка-вентральный зубец

Фиксирует яйцеклад, либо только правый гоноплак **gl9** (*Mantis*), либо (насколько видно) все створки (*Ciulfina*). Хронологически это второе критическое событие всей копуляции, происходящее во время фазы заякоривания. Зажим яйцеклада комплексом **pia-pva** является единственной точкой жесткой фиксации гениталий самца и самки.

### **fd** главная лопасть правого фалломера

Прижимается к яйцекладу, начиная с фазы заякоривания, помогая удерживать его в захвате. Функция выростов на **fd**, таких как **maa** и особенно **rma** и **rla**, имеющих у ряда таксонов неясна, поскольку во время копуляции вершина **fd** направлена дорсально (Рисунок 3.2, В и С).

**lph** левый фалломер

Функционально вентральный.

**раа** апикальный вырост

Ищет край генитальной пластинки самки, цепляется за него и тянет вниз, открывая генитальную камеру. Это ключевое событие фазы вскрытия. Как следует из наших наблюдений, самцы видов с развитым выростом **раа** могут принудить самку к спариванию, преодолев её сопротивление, или рассчитывать на её кооперацию. У таксонов же с редуцированным **раа** (как на Рисунке 2.14, А) для открытия генитальной камеры кооперация самки необходима. В связи с этим 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. Развитый вырост **раа** сам по себе не является надежным признаком существования сексуального принуждения в брачной системе вида, однако увеличенная длина и другие необычные морфологические признаки повышают эту вероятность. С другой стороны, редуцированный **раа** является гарантией того, что сексуальное принуждение не является частью брачной системы, а кооперация самки при спаривании обязательна.

Вырост **раа** может также иметь дополнительные функции после достижения вскрытия. Холуэлл с коллегами (Holwell et al., 2015) предположили, что **раа** может играть роль в позиционировании сперматофора и в стимулировании самки, непосредственно влияя на скрытый выбор самки и успешность передачи спермы. Обе эти гипотезы мотивированы положением, которое **раа** занимает в *Ciulfina* во время фазы депонирования. У пары *M. religiosa*, которая была зафиксирована во время перехода из фазы закоривания в фазу депонирования, положение **раа** совсем другое (Рисунок 3.3, А и В). Однако это положение допускает другую интересную возможность. Задняя стенка половой камеры самки обладает парой латероэпигинальных карманов **lep7** (показаны в боковой перспективе на Рисунке 3.3, А). Взаимное расположение **раа** и **lep7** в поздних фазах копуляции таково, что

введение **раа** в правый **lep7** физически возможно. У *M. religiosa* стенки карманов несут склериты **LP7**, что делает заякоривание в них с помощью выроста **раа** вполне реализуемым. Основываясь на ультраструктуре карманов **lep7**, Мальданер (Maldaner, 2019) выдвинула гипотезу о том, что эти до сих пор игнорировавшиеся структуры на самом деле являются вторичными сперматеками. Если эта гипотеза верна, то вырост **раа** может быть способен удалять хранящиеся там сперматозоиды конкурента. В свете четко установленного основного назначения апикального выроста, все эти его возможные дополнительные функции выглядят весьма экзотично. Однако они правдоподобны и должны быть учтены при разработке будущих экспериментов.

**afa** фаллоидная апофиза (а также, возможно, передние выросты **aba**, **abca**, **abha**)

У *M. religiosa* вырост **afa** непосредственно касается сперматекального бугорка **sbu** (Рисунок 3.3, D). Последний механически связан с основанием яйцеклада. Давление на **sbu** снизу с помощью сильно склеротизированной **afa** может помочь зажиму **pia-pva** в удержании яйцеклада в приподнятом состоянии во время фаз заякоривания и депонирования. Однако, даже если это так, вряд ли это является единственной функцией этого выроста, поскольку его форма слишком разнообразна у представителей отряда (не говоря уже о наличии на складке **pba** соседних выростов у многих других видов). Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) отметили, что таксоны, которые обладают не одним выростом, а двумя, «**aaafa**» и «**rafa**» (в их терминологии и понимании, см. раздел 2.5.2), из которых «**rafa**» хорошо развита, демонстрируют сравнительно высокую степень полового диморфизма и сексуально-каннибалистического поведения. Они предположили, что два выроста на **pba** «усиливают захват женских гениталий правым и вентральным фалломерами и **раа**», что помогает самцу удержать гениталии самки даже в экстремальном сценарии. Однако, как показано здесь, ни вырост **раа**, ни вентральный фалломер не играют критической роли в фиксации партнеров, если вообще играют хоть какую-то. Более того, судя по относительному положению **afa** у самца *M. religiosa*, трудно представить, как она могла бы захватить какую-либо часть самки, даже если бы она была больше и с двумя вершинами – нет никакой противоположной ей части. Она также не может напрямую взаимодействовать с

зажимом **pia-pva**, будучи слишком удаленной от него *in copula*. На некоторых видеозаписях видно, что **afa** не остается неподвижной во время фазы вскрытия; в частности, она может иногда вступать в контакт с выростом **sdp**. Эти движения не преследуют никакой видимой цели во время этой фазы, но глубоко внутри генитальной камеры их функция, вероятно, попадает в категорию SRD. Поскольку секрет придаточной железы выходит через карман **pne**, отверстие которого расположено непосредственно рядом с **afa**, участие последней в формировании сперматофора практически гарантировано.

#### **loa** прилежащая лопасть левого фалломера (и другие его мембранозные выросты)

Их функция в настоящее время неизвестна: у *M. religiosa* они отсутствуют, а других данных недостаточно. В связи с этим они предварительно отнесены к категории SRD.

#### **vph** вентральный фалломер

Функционально вентральный (*Mantis*) или левый (*Ciulfina*). Основная функция этого фалломера во время фаз вскрытия и закоривания – изолировать яйцеклад от генитальной пластинки самки и удерживать генитальную камеру открытой. У *Mantis* он вставляется между упомянутыми элементами, а затем, в фазе депонирования, его сменяет генитальная пластинка, а **vph** смещается, чтобы просто надавить на вентральную стенку генитальной камеры. Кроме того, положение и движение вентрального фалломера неизменно связаны с положением и движением его выростов.

#### **sdp** вторичный дистальный вырост (а также, возможно, выросты **sdpm**, **tdp**, **pla** и **pma**)

Действует во время фаз закоривания или/и депонирования. Основываясь на результатах своих экспериментов, Хасимото и коллеги (Hashimoto et al., 2016) предположили, что этот вырост обеспечивает откладку сперматофора после введения гениталий самца. Наблюдаемые на видео вертикальные движения могут, теоретически, способствовать как откладке, так и удалению сперматофора (например, в тандеме с выростом **afa**), а разнообразие форм **sdp** (Глава 4; Schwarz and Roy, 2019) может отражать разнообразие сперматофоров. При этом даже в экспериментах группы Хасимото 70% самцов с ампутированным выростом **sdp**

удалось передать самке сперматофор, а значительное число видов Mantodea вообще не имеют **sdp**. Таким образом, необходимо изучить точную механическую роль этого выроста во время депонирования. Спекуляции о возможном взаимодействии между латерозепигинальными карманами и выростом **раа** применимы и здесь. Положение выроста **sdp** в копуляции у *M. religiosa* (Рисунок 3.3) намекает на возможность его роли как вторичного якоря у этого вида. Вырост может достигать и вкладываться в дорсальное впячивание стенки генитальной камеры перед сперматекальным бугорком **sbu**. Поскольку сам **sbu** у *M. religiosa* довольно плотный, вытащить гениталии самца из генитальной камеры самки, если **sdp** находится в таком положении, будет довольно сложно. Конечно, такая «страховка» возможна только при соответствующей форме как выроста **sdp**, так и генитальной камеры. Подытоживая, мы знаем, что вырост **sdp** играет определенную роль в откладке сперматофора, но его дополнительные функции могут также включать удаление конкурирующих сперматофоров и заякоривание.

#### **pda** первичный дистальный вырост

Поскольку у большинства богомолов **pda** редуцирован (Глава 2, 2.5.1), а в семействе Mantoididae слит с **раа**, в последнем случае он должен участвовать во вскрытии генитальной камеры.

#### **bla** базальная лопасть

Во время фазы депонирования у *Gildella* видно, как лопасть **bla** совершает ритмичные движения по направлению к основному телу вентрального фалломера и от него. Этот вырост расположен рядом с папиллой **goa**, поэтому весьма вероятно, что эти движения помогают формированию или перемещению сперматофора.

#### **goa** генитальная папилла

Генитальная папилла – очень малозаметный орган в состоянии покоя, но он резко меняет свой внешний вид во время копуляции. Лопастей генитальной папиллы разбухают во время фазы заякоривания и, окружая половое отверстие самца, играют центральную роль в формировании и откладке сперматофора в поздних

фазах копуляции. Физическое удаление **goa** от отверстия сперматеки у отсканированной пары *M. religiosa* указывает на одну из трех возможностей. Сперматофор может быть сформирован в этом положении, а затем прикреплен к **sbu** с помощью какого-либо выроста или выростов. Либо сперматофор может быть прикреплен между гонапофизами **gl8** и позже каким-то образом перемещен к отверстию сперматеки самой самкой, как это происходит у тараканов семейства Blattidae (см. ниже). Наконец, умеренно распухшая **goa**, которая попала на томограмму *M. religiosa*, возможно, не является её окончательной формой, и она может разбухнуть еще больше, дойдя вплоть до **sbu**.

### 3.6. Сравнение функциональной морфологии полового аппарата самцов богомолов и тараканов

Важно помнить, что функциональные и эволюционные интерпретации всегда должны учитывать филогению. Тараканы (Blattodea) – сестринская группа богомолов. Гениталии сходны у обоих таксонов, у них одинаковый план строения, основные склериты и самые крупные формативные элементы (Klass, 1997, 1998). Поэтому Blattodea потенциально могут дать важные сведения о функциональности генитальных элементов богомолов.

Позы спаривания тараканов были изучены и классифицированы Ротом и Уиллисом (Roth, Willis, 1952, 1954), Ротом и Бартом (Roth, Bart, 1967) и Шренгом (Sreng, 1993). У всех Blattodea финальной позой всегда является «конец-к-концу» (Huber et al., 2007), но начальная садка самца может быть различной. В подавляющем большинстве изученных родов самка залезает на самца, привлеченная секретцией его тергальных желез. Затем самец подсоединяется к ней снизу. Предположительно продвинутые формы начальной позы, ограниченные семейством Blaberidae и встречающиеся в нескольких отдаленно родственных родах, это позиции «конец-к-концу» и «ложная поза «самец сверху»» (последняя очень похожа на таковую у богомолов). Те же три фазы копуляции, которые были выделены здесь для Mantodea, обнаруживаются и у Blattodea, но у последних они могут сопровождаться изменением позы спаривания.

Как и в случае с богомолами, существует дефицит работ по функциональной морфологии тараканов, хотя и не столь значительный. Впрочем, у тараканов проблема усугубляется более фундаментальными различиями в генитальной морфологии самцов между семействами тараканов, по сравнению с семействами богомолов (Klass, 1997). Только два семейства, Blattidae и Ectobiidae, были изучены достаточно детально. Шопар (Chopard, 1919), Гупта (Gupta, 1947), Халифа (Khalifa, 1950) и, предположительно, Квадри (Quadri, 1938) препарировали пары, зафиксированные *in copula*, тогда как Забински (Zabinski, 1933) и Рот с Уиллисом (Roth, Willis, 1952) экспериментировали с ампутацией выроста **hla** у *Blatta orientalis* (для удобства здесь употребляется современная терминология для элементов гениталий тараканов, предложенная К.-Д. Классом: Klass, 1997). У богомолов отсутствует этот склеротизированный, массивный отросток, который всегда заканчивается крючком и сочленяется с вентральным фалломером вентрально или слева. Он имеется почти у всех тараканов, исключения крайне редки. Внешние наблюдения за движениями гениталий, проведенные различными авторами, были обобщены Ротом и Уиллисом (Roth, Willis, 1952).

У Blattidae самец использует вырост **hla**, чтобы зацепить генитальную пластинку самки и потянуть ее вниз, вскрывая генитальную камеру и вводя внутрь свои гениталии. С ампутированным **hla** копуляция невозможна. Финальное положение выроста **hla** в генитальной камере, насколько можно судить по рисункам, такое же, как и положение выроста **paа** у *M. religiosa*. Другое интересное сходство наблюдается у *Periplaneta* (Gupta, 1946): генитальная пластинка самца, по-видимому, выполняет такую же «изоляционную» функцию, а стилусы даже вставляются в карманы вентральной стенки генитальной камеры во время фазы депонирования. Такие наблюдения отсутствуют для других родов. Во время фазы вскрытия мужские и женские гениталии имеют одинаковую ориентацию, но в фазе депонирования они разнонаправлены. Как именно происходит такой поворот, если, как утверждает Квадри (Quadri, 1938), самец захватывает гениталии самки еще во время начальной позы, остается неясным (Huber et al., 2007). После соединения гениталий гоноплаки **gl9** и гонапофизы **gp9** плотно прижаты друг к другу, а гонапофизы **gl8** широко раздвинуты. Устойчивая связь между полами достигается за счет фиксации последних. Это функция правого фалломера, достигаемая двумя различными комплексами выростов. Основной состоит из складки **pva**, которая никогда не бывает когтевидной, и безымянного, но очень заметного более

вентрального элемента, который всегда склеротизирован склеритом **R2** (отсутствует у Mantodea). Этот элемент может иметь форму пластины, крючка или гребня у различных Blattidae (Klass, 1997). Эти два элемента и действуют как зажим, захватывая вершину либо левой (*Polyzosteria*: Chopard, 1919), либо обеих (*Blatta*: Quadri, 1938; *Periplaneta*: Gupta, 1946) гонапофиз 8-го сегмента. Складка **pia**, хотя и имеется, не играет в этом никакой роли. Второй удерживающий аппарат образован выростами **sra** на вершине лопасти **fd** (т.н. «клюв птицы»). В отличие от Mantodea, у Blattidae по достижению позы «конец-к-концу» эта лопасть направлена вперед относительно самки, и основание правой гонапофизы **gp8** располагается между этими выростами. Изменяя дорсо-вентральный наклон лопасти **fd**, самец может плотно захватить эту створку, а также давить на неё сбоку. Левый комплекс занимает полностью вентральное положение. Сперматофор прикрепляется либо непосредственно к входу в сперматеку, либо к основаниям гонапофиз **gp8**, откуда он в течение нескольких часов после копуляции перемещается самкой к отверстию неким неизвестным способом (*Blatta*: Quadri, 1938). Гупта (Gupta, 1946) пишет, что у *Periplaneta* генитальная папилла **goa** прикрепляет сперматофор самостоятельно, а функция выростов левого комплекса неясна.

*Blattella germanica* (Blatellidae), единственный изученный до сих пор вид вне семейства Blattidae, демонстрирует важные отличия от описанной схемы (Khalifa, 1950). Во время фазы вскрытия вырост **hla** захватывает не генитальную пластинку, а «большой серповидный склерит» (Khalifa, 1950), расположенный перед яйцекладом. Захват яйцеклада происходит уже после того, как пара принимает положение «конец-к-концу», и осуществляется он, в первую очередь, вилообразными парапроктами, и только во вторую очередь зажимом **R2-pva**. Интересно, что хотя функциональная морфология гениталий семейства Blaberidae подробно не изучалась, Рот (Roth, 1971) обнаружил, что в подсемействе Oxyhaloinae гениталии самцов удивительно однообразны, однако длина выроста **hla** коррелирует с начальной позой спаривания. Самый длинный **hla** наблюдается у видов с типичной для тараканов начальной позой «самка сверху». У надсемейства Blaberoidea, куда входят Blaberidae и Blatellidae, генитальная пластинка самок более плоская, чем у Blattidae, в то время как гениталии самцов значительно мембранизировались, а выросты приобрели способность втягиваться внутрь полости фалломеров.

Как следует из приведенного обзора литературных сведений, функциональная морфология гениталий самцов Blattodea значительно отличается от таковой самцов богомолов. Герметизация половой камеры самки, имеющаяся как у Mantodea, так и у Blattodea и более базальных по отношению к этим двум отрядам ископаемых Dictyoptera (Hörnig et al., 2018; Li, 2019), означает, что, даже если это эволюционное событие и положило начало гонке вооружений между полами, оно произошло до расхождения этих двух отрядов и не связано с особенностями биологии и брачной системы богомолов. Тем более удивительно, что к решению этой общей проблемы самцы тараканов и богомолов «подшли» одинаковым образом, но с использованием негомологичных элементов. Вскрытие генитальной камеры самки осуществляется с помощью выроста **раа** у Mantodea, но выроста **hla** у Blattodea, а яйцеклад захватывается зажимом **pia-pva** у Mantodea, но зажимом **R2-pva** (и дополнительно выростами **sra** или парапроктами) у Blattodea. Области гениталий самки, на которых заякоривается самец, также различны. Решение этой эволюционной загадки требует изучения гениталий самцов ископаемых Dictyoptera и выяснения плезиоморфной брачной позиции у Mantodea. Пока же можно отметить, что функциональная морфология гениталий тараканов не дает нам дополнительных сведений о таковой гениталиях богомолов.

### 3.7. Заключение к Главе 3

Взаимодействие гениталий насекомых во время копуляции является сложным для исследования процессом. В данной главе мы объединили микротомографию зафиксированной пары с множеством видеозаписей копуляций живых пар богомолов, чтобы понять функции полового аппарата самца. Первый метод дал нам подробную картину взаимодействия гениталий в разгаре копуляции, в то время как второй продемонстрировал начальные действия некоторых основных элементов полового аппарата самца и ответные действия самки. В результате эта комбинация дала нам гораздо более глубокое понимание вопроса, чем это было бы возможно при использовании любого из этих подходов по отдельности. Поэтому мы рекомендуем рассмотреть возможность ее использования в исследованиях копуляции у других таксонов беспозвоночных.

Результаты показывают, что конформация гениталий богомоллов при копуляции трудно предсказуема по их положению в состоянии покоя. Некоторые органы, например генитальная папилла, становятся заметными только во время копуляции, изменяясь не только по форме, но и в размере. Вдобавок, подвижность и гибкость генитальных элементов плохо предсказывается непрерывностью их склеротизации. Не следует считать элемент жестким или статичным, не понаблюдав его у живого насекомого.

Со спариванием у богомоллов связан потенциальный конфликт полов. Он выражается в том, что самец не способен опустить генитальную пластинку самки без своего апикального выроста, в то время как самка может выбрать кооперацию или же сопротивление. При этом изученные виды делятся на две категории. В первой, самку можно склонить к спариванию путем стимуляции, но некоторые самцы способны принудить самку к копуляции, преодолев её сопротивление. Во второй категории самцы утратили свой апикальный вырост, и кооперация самки становится обязательной. Полученные данные допускают частичное предсказание полового поведения вида богомоллов по морфологии его гениталий. Развитый вырост **раа** указывает на возможность существования в брачной системе принуждения к спариванию, в то время как редуцированный **раа** гарантирует, что кооперация самки является обязательным условием успешного спаривания. Наряду с гениталиями, эта ситуация может затрагивать ритуалы ухаживания и даже длину крыльев у самок.

Функции большинства остальных элементов остаются в значительной степени спекулятивными. Нами не найдено прямых или косвенных доказательств того, что гениталии самца стимулируют самку, но такая возможность остается и требует проверки. Мы также отвергаем возможность повреждения гениталий самки самцом.

Наконец, несмотря на то, что препятствие в виде герметичной генитальной камеры существовало до разделения богомоллов и тараканов, они развили функционально сходные, но негомологические средства для его преодоления.

## ГЛАВА 4

### Филогенетический анализ Mantodea по признакам полового аппарата самцов

#### 4.1. Материал и методы

Как было сказано в Главе 1, ранее не проводился филогенетический анализ Mantodea на основе признаков гениталий с использованием формализованных методов построения деревьев.

Выборка для нашего филогенетического анализа составила 143 таксона (Приложение 1). Эти таксоны охватывают все 31 семейство и большинство подсемейств, выделяемых в современной классификации (Приложение 3; Schwarz, Roy, 2019; Rivera, Svenson, 2016).

Как было показано в Главе 3, генитальная пластинка, в отличие от терминалий, у ряда таксонов является интегральной частью гениталий. Функционально она связана с фалломерами гораздо сильнее, чем структуры 10 и 11 сегментов. Напротив, анальная пластинка и церки могут играть роль в камуфляже за счет своей формы и выростов в некоторых таксонах. Поэтому признаки генитальной пластинки в Главах 4 и 5 анализируются совместно с признаками фалломеров, в то время как признаки анальной пластинки и церков анализируются совместно с прочими признакам внешней морфологии.

При выделении и кодировании признаков мы опирались на принципы, изложенные Вэгеле (Wägele, 2005) и Серено (Sereno, 2007), придерживаясь деления признаков на неоморфные (присутствие или отсутствие какой-либо структуры) и трансформационные (описывающие качества этой структуры). Нумерация признаков и состояний начинается с 0 согласно правилам, принятым в программе TNT. Состояние «0» в неоморфных признаках всегда обозначает отсутствие структуры вне зависимости от полярности этого состояния. Символ «?» употребляется для обозначения ненаблюдаемого состояния (вследствие неприменимости признака или плохого состояния экземпляра).

Для построения кладограммы на основе признаков внешней морфологии (включая терминалии) использовался модифицированный набор признаков Виланда

(Wieland, 2013), включающий 107 признаков (Приложение 5). Также была построена кладограмма на основе совокупности признаков полового аппарата и внешней морфологии.

Анализ таксон-признаковых матриц проводился методом максимальной парсимонии в программе TNT 1.6 (Goloboff, Morales, 2023). Использовались алгоритмы поиска деревьев Sectorial Search, Ratchet, Drift и Tree Fusion с параметрами по умолчанию и повторностью достижения минимальной длины 5. Бутстреп-поддержки рассчитывались на основе 1000 репликантов. Для отметок синапоморфий на кладограммах использовалась программа WinClada 1.00.08.

Филогенетические деревья богомолов, построенные на основе анализа молекулярно-генетических данных, были взяты из работ с наибольшей выборкой таксонов и маркеров (Таблица 1.2), а также из филогенетического анализа Amerimantodea, выполненного Риверой и Свенсоном (Rivera, Svenson, 2016). При этом важно отметить, что наборы таксонов, использовавшиеся разными авторами для филогенетических анализов на основе молекулярно-генетических данных, значительно отличаются на уровне родов и видов от нашей выборки и между собой. Поэтому сравнение кладограмм на основе признаков гениталий, внешней морфологии и молекулярно-генетических данных возможно только на надродовом уровне.

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 4.0a.

## 4.2. Описание признаков полового аппарата

Всего выделено 182 признака. Если признак имеет более двух состояний, то (O) перед ним обозначает ординированный признак, где переход возможен лишь между соседними состояниями, а (C) обозначает сложный признак, схема переходов между состояниями которого приведена после перечисления состояний.

0. (O) Генитальная пластинка **vf9**, медиококостернальные аподемы **mcsa9**: 0 – визуально не определяются; 1 – имеется пара разделенных аподемов; 2 – аподемы слиты, но сохраняется медиальный шов; 3 – аподемы слиты с исчезновением шва между ними.
1. Генитальная пластинка **vf9**, медиококостернальные аподемы **mcsa9**, размер: 0 – хорошо развиты (Рисунок 2.6, А); 1 – небольшие, едва выделяются (Рисунок 2.6, В).
2. Генитальная пластинка **vf9**, медиококостернальные аподемы **mcsa9**, вершина: 0 – закругленная; 1 – заостренная.
3. Генитальная пластинка **vf9**, вентральная поверхность, профиль: 0 – плавно изогнутый; 1 – резко выпуклый в передней половине.
4. Склерит **CS9**, разделение регионов **CS9 $\alpha$**  и **CS9 $\beta$**  окном ослабленной склеротизации: 0 – отсутствует (Рисунок 2.6, В); 1 – имеется (Рисунок 2.6, А).
5. Склерит **CS9 $\alpha$** , степень склеротизации: 0 – умеренная, плавно отграниченная от окна слабой склеротизации; 1 – сильная, резко отграниченная от окна слабой склеротизации.
6. Генитальная пластинка **vf9**, вырост левой соединительной складки **vfifa9**: 0 – отсутствует, 1 – имеется.
7. Генитальная пластинка **vf9**, левый латеральный киль **vfge9-l**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
8. Генитальная пластинка **vf9**, правый латеральный киль **vfge9-r**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
9. Генитальная пластинка **vf9**, медиальное слияние латеральных килей **vfge9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
10. Генитальная пластинка **vf9**, латеральные кили **vfge9**, вооружение шипами: 0 – отсутствует; 1 – имеется хотя бы сзади.

11. Генитальная пластинка **vf9**, передний дорсальный киль **vfage9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется (Рисунок 2.6, В).
12. Генитальная пластинка **vf9**, задний дорсальный киль **vfpage9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется (Рисунок 2.6, В).
13. Генитальная пластинка **vf9**, заднекилевой вырост **vfaa9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется (Рисунок 2.6, В).
14. Генитальная пластинка **vf9**, латеральный вырост **vfba9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется (Рисунок 2.6, С).
15. Генитальная пластинка **vf9**, игловидный вырост **vfda9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
16. Генитальная пластинка **vf9**, надстилевой вырост **vfsp9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
17. Генитальная пластинка **vf9**, апикальный вырост **vfca9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется (Рисунок 2.6, В).
18. Генитальная пластинка **vf9**, медиальный вырост **vfma9**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
19. Склерит **CS9δ**, форма: 0 – окаймляет генитальную пластинку; 1 – имеется с краев и в виде хорошо очерченной лопасти справа (Рисунок 2.6, В).
20. Генитальная пластинка **vf9**, задняя складка, симметрия формы: 0 – симметрична или слегка асимметрична; 1 – резко асимметрична.
21. Генитальная пластинка **vf9**, задняя складка, край: 0 – без вырезки или выроста; 1 – с медиальной вырезкой; 2 – с выростом **vfpa9**.
22. Генитальная пластинка **vf9**, стилусы **sl9**: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
23. Генитальная пластинка **vf9**, стилусы **sl9**, положение: 0 – на задней складке; 1 – на вентральной стенке.
24. Генитальная пластинка **vf9**, стилонесущие выросты **slba9**: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
25. (О) Генитальная пластинка **vf9**, стилусы **sl9**, форма: 0 – укороченные, длина в 1-3 раза превышает ширину основания; 1 – длина в 4-8 раз превышает ширину основания; 2 – чрезвычайно удлиненные, изогнутые, сравнимы по абсолютной длине с **vf9**.
26. Генитальная пластинка **vf9**, стилусы **sl9**, форма поперечного сечения: 0 – овальная; 1 – резко уплощенная.
27. Гениталии, асимметрия: 0 – типичная (правый фалломер справа); 1 – «зеркальная» (правый фалломер слева).

28. Левый комплекс, утолщение **swe**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
29. Левый комплекс, утолщение **swe**, дополнительная ветвь вдоль **lpa**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
30. Левый комплекс, утолщение **swe**, распространение вдоль правой ветви **L4**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
31. Вентральный фалломер, вырост **pda**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
32. Вентральный фалломер, вырост **pla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
33. Вентральный фалломер, вырост **sdp**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
34. (O) Вентральный фалломер, вырост **sdp**, положение на **vla**: 0 – по центру; 1 – вблизи правого конца задней складки; 2 – на правой складке.
35. (C) Вентральный фалломер, вырост **sdp**, направление: 0 – назад; 1 – направо; 2 – вперед; 3 – вверх. Переходы: 3-0-1-2.
36. Вентральный фалломер, вырост **sdpm**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
37. (O) Вентральный фалломер, положение **sdpm** относительно **sdp**: 0 – отдалены друг от друга; 1 – сближены; 2 – расположены на общем основании.
38. Вентральный фалломер, вырост **tda**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
39. Вентральный фалломер, лопасть **pma**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
40. (O) Вентральный фалломер, лопасть **pma**, склеротизация: 0 – мембранозна; 1 – основание склеротизовано; 2 – полностью склеротизована.
41. Вентральный фалломер, лопасть **lma**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
42. Вентральный фалломер, лопасть **dlma**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
43. Вентральный фалломер, лопасть **bla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
44. (C) Вентральный фалломер, лопасть **bla**, степень развития: 0 – небольшой плоский выступ правой складки; 1 – небольшой выступ, загибающийся дорсально; 2 – протяженный, но короткий выступ, загибающийся дорсально; 3 – полноценно развитая лопасть, длина которой не превышает или лишь немного превышает ширину; 4 – очень длинная лопасть, длина которой в несколько раз превышает ширину. Переходы: 3-0-1-2, 1-3-4.
45. Вентральный фалломер, лопасть **bla**, вершина: 0 – закругленная; 1 – заостренная.
46. Вентральный фалломер, лопасть **bla**, дополнительная мембранозная лопасть и склеротизованный вырост: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.

47. Вентральный фалломер, лопасть **bla**, положение в состоянии покоя: 0 – спереди от или на уровне **pva**; 1 – значительно позади **pva**.
48. Вентральный фалломер, проток **dej**, склеротизация: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
49. (О) Левый фалломер, плоскость **dds** вдоль утолщения **swe**: 0 – не вогнута или имеется лишь обширное, но слабое вдавление; 1 – заметно продольно вогнута; 2 – резко сложена вдоль, внутренняя часть **swe** образует хорошо заметный киль.
50. (С) Левый фалломер, взаимодействие складок: 0 – складка **lpa** сзади исчезает на **dds**, складка **dpa/mea** одина и сзади исчезает на **dds** (Рисунок 2.13, А); 1 – складка **lpa** сзади исчезает на **dds**, складка **dpa/mea** одина и сзади переходит в складку **rpa** (Рисунок 2.13, В); 2 – складка **lpa** сзади исчезает на **dds**, складка **mea** обособлена и сзади переходит в складку **rpa**, складка **dpa** обособлена и сзади переходит в складку **rpa** (Рисунок 2.13, С); 3 – складка **lpa** сзади исчезает на **dds**, складка **mea** обособлена и сзади исчезает на **dds**, складка **dpa** сзади переходит в складку **rpa** (Рисунок 2.13, D); 4 – складка **lpa** сзади переходит в складку **mea**, складка **mea** обособлена и сзади переходит в складку **lpa**, складка **dpa** сзади переходит в складку **rpa** (Рисунок 2.13, E); 5 – складка **lpa** сзади переходит в складку **dpa/mea**, а последняя обособлена от складки **rpa** (Рисунок 2.13, F); 6 – складка **lpa** сзади переходит в складку **rpa+dpa/mea** (Рисунок 2.13, G); 7 – складка **lpa** сзади переходит в складку **dpa/mea**, складка **rpa** исчезает на **dvs** (Рисунок 2.13, H). Переходы: 0-1, 0-3, 1-2, 1-3, 2-3, 2-4, 2-5, 2-6, 3-4, 3-6, 4-5, 5-6, 5-7, 6-7.
51. Левый фалломер, складка **lpa**, вырост **ldla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
52. Левый фалломер, складка **lpa**, вырост **ldla**, острые бугорки: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
53. Левый фалломер, складка **lpa**, вырост **mdla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
54. (О) Левый фалломер, складка **lpa**, вырост **mdla**, количество вершин: 0 – 1; 1 – 2; 2 – 3 и более.
55. Левый фалломер, слияние вершин выростов **mdla** и **paa**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
56. Левый фалломер, обособленная складка **mea** (при признаке 50, состояниях 2, 3 или 4), вырост в передней части: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
57. (О) Левый фалломер, карман **lde**: 0 – отсутствует; 1 – имеется в виде неглубокой впадины между **lpa** и **rpa**; 2 – имеется в виде полноценного кармана.
58. Левый фалломер, углубление **dwe**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.

59. Левый фалломер, аподема **lae**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
60. (O) Левый фалломер, аподема **lae**, протяженность: 0 – ограничена левым передним углом кармана **lve**; 1 – вдоль левой стенки кармана **lve**; 2 – вдоль левой стенки кармана **lve**, заходит в полость фалломера и продолжается до углубления **dwe**.
61. Левый фалломер, аподема **lae**, поперечный киль: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
62. (O) Левый фалломер, вырост **раа**: 0 – отсутствует; 1 – редуцирован до небольшой лопасти; 2 – полноценно развит.
63. Левый фалломер, вырост **раа**, левая дополнительная вершина: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
64. Левый фалломер, вырост **раа**, левая дополнительная вершина, форма: 0 – шип; 1 – лопасть.
65. Левый фалломер, вырост **раа**, правая дополнительная вершина: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
66. Левый фалломер, вырост **раа**, главная вершина, форма: 0 – крючковидная; 1 – закругленная; 2 – заостренная; 3 – обрезанная.
67. Левый фалломер, складка **рра**, вырост **лаа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
68. Левый фалломер, карман **рне**, ориентация левой стенки: 0 – продольная; 1 – диагональная.
69. (O) Левый фалломер, бороздка **иге**, ориентация дна в дистальной ее части: 0 – вверх; 1 – налево/назад; 2 – вниз.
70. (O) Левый фалломер, бороздка **иге**, резкий изгиб в дистальной части, так что бороздка идет продольно, разделяя **рба** и **дрпа/меа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
71. Левый фалломер, бороздка **иге**, окончание: 0 – свободно; 1 – на **лаа**; 2 – на разросшейся **лоа**.
72. Левый фалломер, складка **дрпа/меа**, вырост **сса**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
73. Левый фалломер, складка **дрпа**, вырост **саа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
74. Левый фалломер, складка **рба**, вырост **лоа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
75. Левый фалломер, складка **рба**, вырост **лоа**, склеротизация: 0 – мембранозен; 1 – склеротизован.
76. Левый фалломер, складка **рба**, вырост **афа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
77. Левый фалломер, складка **рба**, вырост **афа**, положение: 0 – вблизи от **иге**; 1 – сильно удален вперед относительно **иге**.

78. Левый фалломер, складка **pba**, основания выростов **afa** и **loa**: 0 – разделены; 1 – слиты, вырост **afa** отходит от выроста **loa**.
79. Левый фалломер, складка **pba**, взаимодействие **pafa** и **loa**: 0 – разделены; 1 – слиты.
80. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **afa**, склеротизация: 0 – склеротизован; 1 – мембранозен.
81. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **afa**, жгутик **fla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
82. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **afa**, жгутик **fla**, количество выростов: 0 – один; 1 – более одного.
83. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **afa**, разделение на **aafa** и **pafa**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
84. (O) Левый фалломер, складка **pba**, выросты **aafa** и **pafa**, положение: 0 – сближены и объединены общей более сильной склеротизацией; 1 – удалены друг от друга, области сильной склеротизации не соприкасаются; 2 – чрезвычайно удалены друг от друга, **aafa** расположена на переднем конце складки **pba**.
85. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **abca**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
86. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **abma**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
87. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **abra**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
88. Левый фалломер, складка **pba**, вырост **abha**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
89. (O) Левый фалломер, складка **pba**, вырост **abha**, степень развития: 0 – изолированный склерит на мембранозной лопасти; 1 – склеротизация соединяется с **L2**; 2 – полностью склеротизованный вырост, склеротизация которого слита и с **L1**, и с **L2**.
90. (O) Правый фалломер, вершинная аподема **ane**: 0 – практически отсутствует; 1 – небольшая лопасть, не превышающая по диаметру ширину **age**; 2 – большая лопасть, значительно превышающая по диаметру ширину **age**.
91. Правый фалломер, карман **aha**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
92. Правый фалломер, карман **ape**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
93. Правый фалломер, киль **are**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
94. Правый фалломер, киль **pae**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
95. Правый фалломер, взаимное расположение складок **vma** и **pva**: 0 – **vma** пролегает под **pva**, так что между ними образуется поперечный карман; 1 – **vma** переходит в **pva**; 2 – **vma** и **pva** находятся на одном уровне, но независимы друг от друга.

96. Правый фалломер, складка **pva**, направление: 0 – поперечное; 1 – изогнута дугой; 2 – продольное, за исключением, возможно, выроста **lpva**.
97. Правый фалломер, копланарность заднего конца **pva** и переднего конца **pia**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
98. Правый фалломер, складка **pva**, рельеф между выростами: 0 – гладкая; 1 – крупный скульптурный рельеф; 2 – многочисленные крупные зубцы; 3 – многочисленные мелкие конические зубчики; 4 – мелкий скульптурный рельеф.
99. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **bpva**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
100. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **mpva**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
101. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **mpva**, тип: 0 – поперечное ребро; 1 – более или менее продольно ориентированный бугорок.
102. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **apva**, форма: 0 – округлая; 1 – заостренная.
103. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **apva**, размер: 0 – сравним с шириной «подошвы» складки **pva**; 1 – во много раз превосходит толщину подошвы, очень длинный и мощный.
104. Правый фалломер, складка **pva**, вырост **lpva**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
105. (O) Правый фалломер, карман **fve**, глубина правой передней части: 0 – не углублена относительно соседних участков; 1 – правый верхний угол заглублен вперед относительно соседних участков; 2 – имеется глубокий узкий карман, направленный вправо.
106. Правый фалломер, карман **fve**, правый верхний угол, продольное утолщение стенки: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
107. Правый фалломер, бороздка **mge**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
108. Правый фалломер, бороздка **mge**, взаимодействие с бороздкой **lge**: 0 – отделены друг от друга; 1 – соединены.
109. Правый фалломер, бороздка **lge**, взаимодействие с бороздкой **age**: 0 – идут под острым углом друг к другу; 1 – ход **lge** продолжается спереди **age**, бороздки соединяются друг с другом, плавно изгибаясь.
110. (O) Правый фалломер, бороздка **lge**, состояние вблизи от складки **pia**: 0 – далеко не доходит до складки; 1 – практически доходит до складки, глубина постепенно уменьшается, так что дно выравнивается с дорсальной поверхностью складки; 2 –

доходит до складки и идет параллельно ей, дно резко углублено относительно дорсальной поверхности складки; 3 – доходит до складки под углом и идет дальше, пересекая её.

111. Правый фалломер, складка **pia**, протяженность: 0 – компактная, далеко не доходит до границы лопасти **fda**; 1 – почти или вполне доходит до границы лопасти **fda**.
112. Правый фалломер, складка **pia**, рельеф склеротизованной (функциональной) области: 0 – отдельные плоские зубцы; 1 – многочисленные мелкие зубцы; 2 – ребра, организованные в ячейки; 3 – ребра, организованные поперечно друг за другом; 4 – мелкий рельеф, состоящий из плотно расположенных на поверхности конических зубчиков.
113. Правый фалломер, складка **pia**, вырост **bpia**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
114. Правый фалломер, складка **pia**, вырост **mpia**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
115. Правый фалломер, складка **pia**, вырост **apia**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
116. Правый фалломер, складка **pia**, вырост **apia**, морфология: 0 – мощный округлый вырост, направленный назад; 1 – широко закругленный бугорок; 2 – небольшой острый вырост, направленный влево.
117. Правый фалломер, складка **pia**, вырост **apia**, склеротизация: 0 – слабая; 1 – сильная (за счет **R1δ**).
118. Правый фалломер, карман **rve**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
119. Правый фалломер, лопасть **fda**, складка **cva**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
120. Правый фалломер, лопасть **fda**, левая граница: 0 – без резкого изгиба; 1 – с резким изгибом.
121. Правый фалломер, складка **bma**, вырост **maa**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
122. Правый фалломер, складка **bma**, вырост **maa**, склеротизация: 0 – не отличается от остального региона **R1β**; 1 – сильно склеротизован и покрыт микрорельефом.
123. Правый фалломер, лопасть **fda**, вершина, направление: 0 – влево; 1 – назад.
124. Правый фалломер, лопасть **fda**, вершина, форма: 0 – треугольная или параболическая; 1 – пальцевидная; 2 – обрезанная.
125. Правый фалломер, лопасть **fda**, поперечное сечение вершины: 0 – уплощенное; 1 – овальное или округлое.
126. Правый фалломер, лопасть **fda**, вырост **rma**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.

127. Правый фалломер, лопасть **fda**, вырост **rla**: 0 – отсутствует; 1 – имеется
128. Склерит **L4**, регион **L4d**, степень развития: 0 – очень маленькая пластинка; 1 – полноценная дорсальная склеротизация.
129. Склерит **L4**, регион **L4d**, структура: 0 – един и соединен с **L4l**; 1 – представлен в виде двух отдельных склеритов, лишь один из которых соединен с **L4l**.
130. Склерит **L4**, регионы **L4l** и **L4d**: 0 – разделены, левая ветвь **L4** дистально идет по вентральной стенке к выросту **pda**; 1 – слиты, левая ветвь **L4** дистально полностью переместилась на дорсальную сторону левого комплекса.
131. Склерит **L4**, регион **L4π**: 0 – не определяется; 1 – определяется.
132. Склерит **L4**, левая граница, горизонтальный вырез перед регионом **L4π**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
133. Склерит **L4**, левая граница, горизонтальный вырез после региона **L4π**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
134. Склерит **L4**, регион **L4σ**, продолжение с задней на правую складку вентрального фалломера: 0 – отсутствует или, самое большее, ограничено непосредственной окрестностью основания **sdp**; 1 – имеется, при наличии **sdp** простирается далеко за пределы его основания.
135. Склерит **L4**, регион **L4δ**: 0 – не определяется; 1 – определяется.
136. Склерит **L4**, регион **L4δ**, продолжение с задней на правую складку вентрального фалломера: 0 – отсутствует или, самое большее, ограничено непосредственной окрестностью основания **sdp**; 1 – имеется, при наличии **sdp** простирается далеко за пределы его основания.
137. Склерит **L4**, регионы **L4σ** и **L4δ**, соединение по складке вентрального фалломера справа: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
138. Склерит **L4**, регион **L4μ**: 0 – не определяется; 1 – определяется.
139. Склерит **L4**, регион **L4β**: 0 – правый край почти или вполне совпадает с правым краем более задних регионов **L4**; 1 – по правому краю хорошо отграничен мембраной от более задних регионов **L4**.
140. Склерит **L4**, разделение на **L4A** и **L4B**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
141. (C) Склерит **L4**, сочленение **L4A-L4B**, тип морфологии (Рисунок 2.20): 0 – первый; 1 – второй; 2 – третий; 3 – четвертый; 4 – пятый; 5 – шестой; 6 – седьмой; 7 – восьмой. Переходы: 0-1, 0-3, 1-2, 1-3, 1-4, 1-5, 3-4, 3-6, 3-7, 4-5, 4-6, 4-7, 5-6.

142. Склерит **L4**, регион **L4 $\alpha$** , горизонтальный косой вырез с левой стороны: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
143. (O) Склерит **L4**, регион **L4 $\gamma$** , степень развития: 0 – далеко не доходит до **dpa/mea** или **mea**; 1 – доходит до **dpa/mea** или **mea** узким языком; 2 – доходит до **dpa/mea** или **mea** широким фронтом.
144. (O) Сочленение (**L4 $\gamma$ -L2**)-1 (левее **раа**): 0 – отсутствует; 1 – имеется; 2 – склериты сливаются.
145. (O) Сочленение (**L4 $\gamma$ -L2**)-г (правее **раа**): 0 – отсутствует; 1 – имеется; 2 – склериты сливаются.
146. Сочленение **L4 $\gamma$ -L1**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
147. Склерит **L2**, регион **L2 $\alpha$** , степень развития: 0 – слабо выражен; 1 – отчетливая лопасть.
148. (O) Склерит **L2**, регион **L2 $\alpha$** , направление: 0 – вперед; 1 – диагонально вперед и налево; 2 – налево.
149. Склерит **L2**, регион **L2 $\beta$** , форма: 0 – длинная и узкая лопасть; 1 – широкая и умеренно длинная лопасть; 2 – практически не выделяется.
150. Склерит **L2**, регион **L2 $\gamma$** , заход на **dds** слева (исключая апикальную половину **раа**): 0 – отсутствует; 1 – имеется.
151. Склерит **L2**, регион **L2 $\gamma$** , заход на **dds** справа (исключая апикальную половину **раа**): 0 – отсутствует; 1 – имеется.
152. Склерит **L1**, разделение на **L1A** и **L1B**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
153. Сочленение **L1A-L1B**: 0 – очень небольшая по протяженности, непосредственно примыкающая к **ige**; 1 – длинная, проходящая приблизительно параллельно **pba**.
154. (O) Склерит **L1**, распространение на **dvs** вне **ssa**: 0 – отсутствует; 1 – ограниченное, не доходит до **dpa/mea**; 2 – доходит до **dpa/mea**; 3 – переходит на **dds**.
155. Схема склеротизации **pba**: 0 – первая; 1 – первая с модификацией; 2 – вторая; 3 – третья; 4 – четвертая.
156. Сочленение **L1-L2**: 0 – отсутствует, поскольку склериты слиты; 1 – имеется; 2 – отсутствует, края склеритов далеко отстоят друг от друга.
157. (C) Склериты **L4** и **R3**, взаимное положение в состоянии покоя: 0 – края отдалены друг от друга; 1 – края закруглены дорсально и соприкасаются друг с другом; 2 –

- вершина **R3** расположена дорсальнее **L4**; 3 – вершина **R3** расположена вентральнее **L4**. Переходы: 0-1, 0-2, 0-3.
158. (O) Склерит **R3**, регион **R3β**, площадь и форма: 0 – занимает большую часть **ars**, доходя до **vma** или даже переходя через нее, почти или вполне доходя до **pva**; 1 – развит в левой части **ars**, но исчезает в правой, далеко не доходя до **vma** или **pia**; 2 – развит в левой и правой части **ars**, но линия задней границы продолжает линию границы региона **R3λ**; 3 – слабо развит и в левой, и в правой частях **ars**, линия задней границы продолжает линию границы региона **R3λ**.
159. Склерит **R1**, сочленение **R1A-R1B**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
160. Склерит **R1**, сочленение **R1C(R1E)-R1D**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
161. Склерит **R1**, регион **R1σ**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
162. Склерит **R1**, регион **R1φ**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
163. Склерит **R1**, регион **R1τ**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
164. Склерит **R1**, регион **R1τ**, ширина в сравнении с регионом **R1π**: 0 – не превышает её; 1 – превышает её только в правой части; 2 – резко превышает её по всей длине, особенно в правой части.
165. Склерит **R1**, регион **R1δ**, форма: 0 – узкая режущая кромка, направленная влево; 1 – плато вдоль **pia**; 2 – плато поперек **pia**.
166. Склерит **R1**, регион **R1δ**, размер: 0 – компактный, распространяется на меньшую часть **pia**; 1 – протяженный, занимает всю или почти всю складку **pia**.
167. Склерит **R1**, регион **R1ν**, распространение: 0 – не доходит до задней части складки **pia**; 1 – доходит до задней части складки **pia**.
168. (O) Склерит **R1**, регион **R1β**, форма основной части: 0 – короткая широкая лопасть или полностью слит с **R1α**; 1 – широкая, но хорошо обособленная от **R1α** лопасть; 2 – очень длинная и узкая лопасть.
169. Склерит **R1**, регион **R1β**, форма вершины: 0 – простая; 1 – раздвоенная.
170. Склерит **R1**, регион **R1β**, распространение на соединительную мембрану левее и дорсальнее **bma**: 0 – отсутствует или очень ограниченное; 1 – имеется.
171. Склерит **R1**, регион **R1α**, распространение на дорсальной стенке **fda**: 0 – занимает значительную площадь дорсальной стенки; 1 – имеется только вдоль краев **fda**.
172. Левый фалломер, складка **lpa**, острые бугорки: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
173. Левый фалломер, поле **mea**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.

174. Левый фалломер, поле **раа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
175. Левый фалломер, поле **лоа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
176. Левый фалломер, поле **лоа**, положение: 0 – на **лоа**; 1 – на **рба**.
177. Левый и/или вентральный фалломеры, поле **гоа**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
178. Вентральный фалломер, поле **рма**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
179. Правый фалломер, поле **сва**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
180. Правый фалломер, поле **бма**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
181. Склерит **Р6**: 0 – отсутствует; 1 – имеется.

Подавляющее большинство из приведенных признаков строения полового аппарата самцов ранее не выделялось и не использовалось для филогенетического анализа.

Мы не приводим таксон-признаковые матрицы для экономии места, но готовы предоставить их по запросу.

### 4.3. Результаты

В результате анализа таксономической выборки на основе признаков гениталий получено 18 деревьев минимальной длины 1392 шага. Строгое консенсусное дерево (далее – «консенсусное дерево») длиной в 1253 шага показано на Рисунках 4.1–4.6. Оно обладает хорошим разрешением: политомии, указывающие на противоречивость индивидуальных кладограмм, затрагивают лишь несколько клад уровня триб и надсемейств. Дерево имеет следующие значения индексов:  $RC = 0.15$ ,  $RI = 0.73$ . Близкий к единице индекс синапоморфии указывает на поддержку клад множеством синапоморфий, в то время как относительно низкое значение индекса гомоплазии указывает на малое количество уникальных синапоморфий. Индексы отдельных признаков (отсортированные по  $RI$ ) приведены в Приложении 6 (Таблица 6.1).

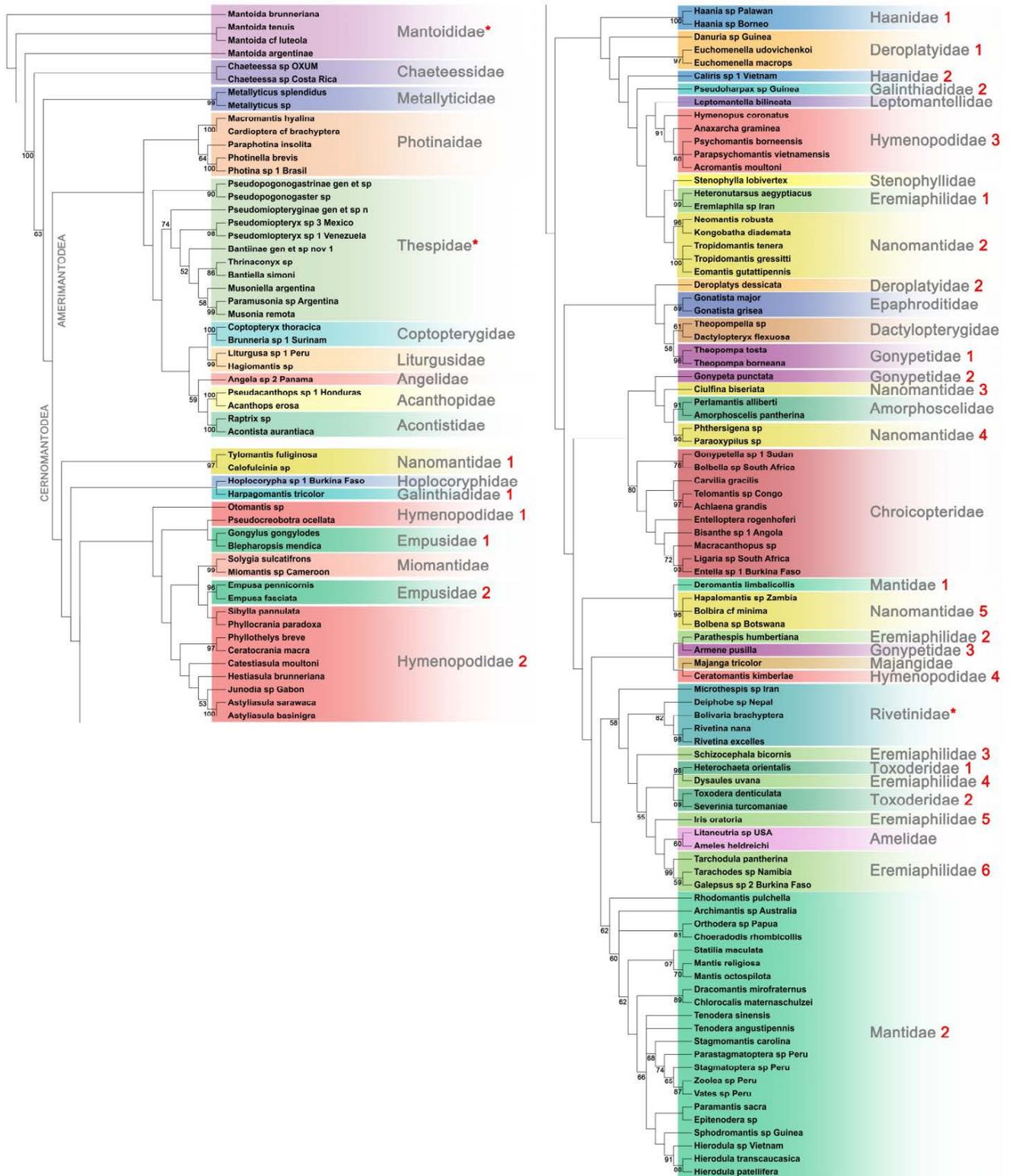
В результате анализа таксономической выборки на основе признаков внешней морфологии получено 29 деревьев длиной 733 шага. Строгое консенсусное дерево длиной 1016 шагов показано на Рисунке 4.7. Оно имеет слабое разрешение:

большинство таксонов собирается в большую политомию, расположенную после третьей дивергенции. Это указывает на сильную противоречивость индивидуальных деревьев, полученных в ходе анализа этого набора данных. Схожий результат был получен и в работе Виланда (Wieland, 2013). Наше консенсусное дерево имеет следующие значения индексов:  $RC = 0.10$ ,  $RI = 0.62$ . Они ниже, чем значения, полученные для консенсусного дерева на основе признаков гениталий, что указывает на меньшую поддержку имеющихся немногочисленных клад синапоморфиями и больший уровень гомоплазии. Индексы отдельных признаков (отсортированные по  $RI$ ) приведены в Приложении 6 (Таблица 6.2).

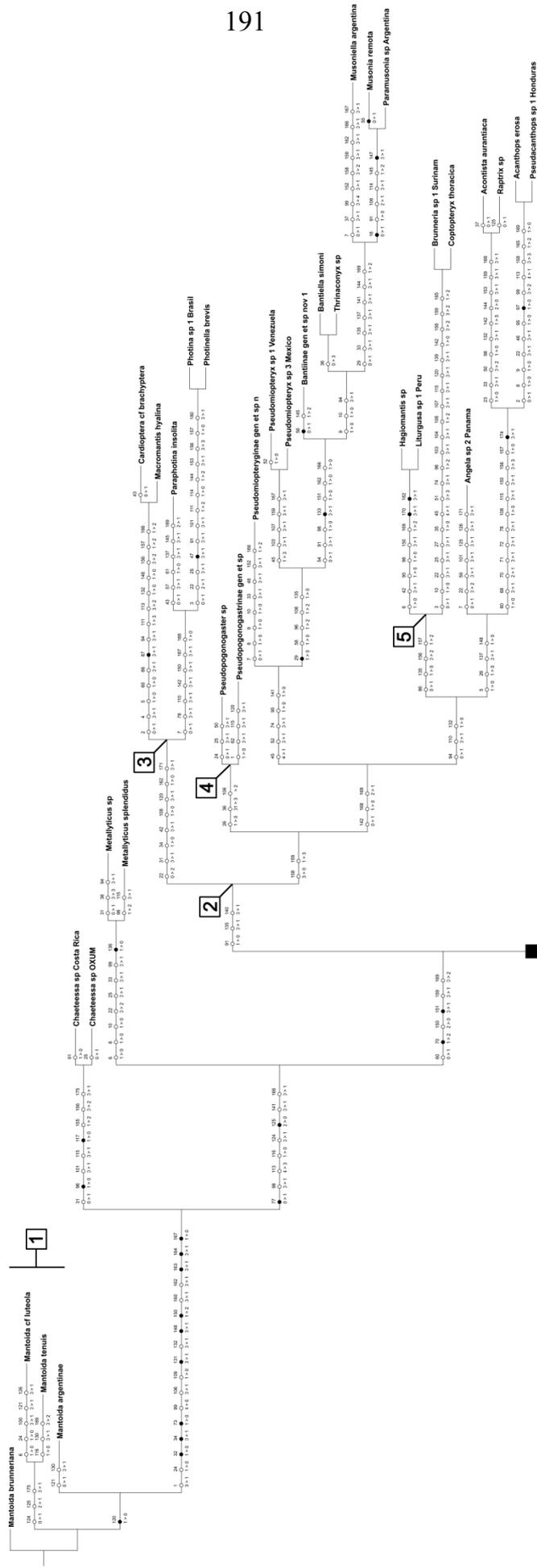
Совместный анализ признаков гениталий и внешней морфологии дал 18 деревьев длиной 2459 шагов. Строгое консенсусное дерево длиной 2378 шагов показано на Рисунке 4.8. Оно имеет множество хорошо разрешенных клад, но взаимоотношения большинства из них остаются неразрешенными. Его индексы имеют следующие значения:  $RC=0.10$ ,  $RI=0.64$ . Оба этих индекса ниже значений для дерева, построенного по признакам только гениталий, но  $RI$  выше, чем у дерева, построенного по признакам только внешней морфологии. Индексы отдельных признаков (отсортированные по  $RI$ ) приведены в Приложении 6 (Таблица 6.3).

Голофилия, парафилия или полифилия семейств актуальной классификации (Приложение 3) на деревьях, построенных на основе признаков гениталий, признаков внешней морфологии и молекулярно-генетических признаков, обобщена в Таблице 4.1. Заметим, что голофилия бóльшего числа семейств на молекулярно-филогенетических деревьях, в сравнении с полученными нами, сама по себе не удивительна, поскольку современная классификация отражает преимущественно их топологию (Глава 1). Тем не менее, монофилетические группировки разных кладограмм, совпадающие по объему, должны рассматриваться как поддержанные независимыми наборами данных, а, значит, являются надежнее обоснованными.

Большинство семейств оказались полифилетическими на консенсусном дереве, построенном по признакам внешней морфологии. Учитывая его слабое разрешение, этот результат не удивителен. Высокий уровень гомоплазии и низкий уровень синапоморфности признаков внешней морфологии (Приложение 6, Таблица 6.2) свидетельствует об их слабой пригодности для использования в надвидовой

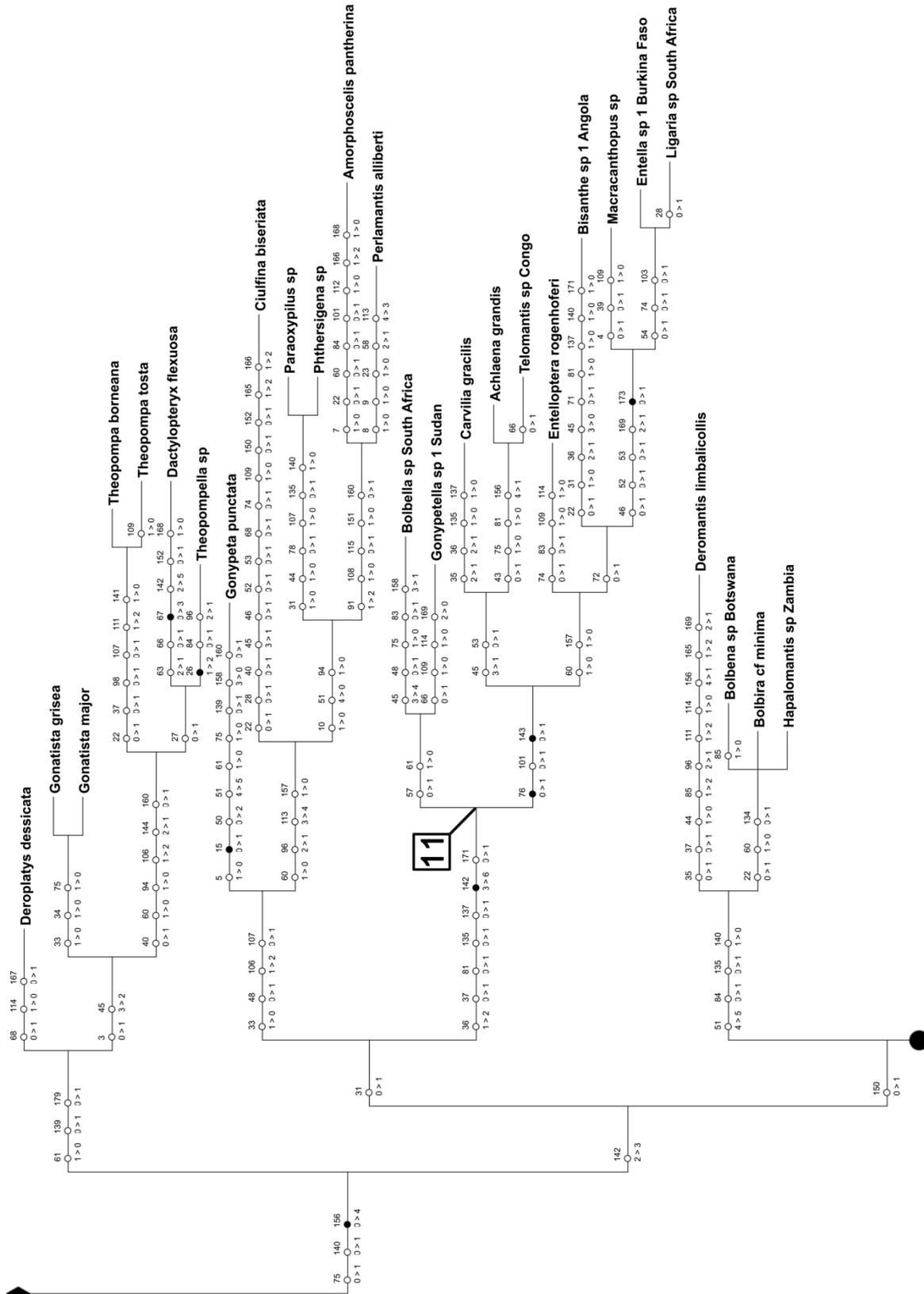


**Рисунок 4.1.** Строгий консенсус филогенетических деревьев Mantodea, полученных на основе анализа признаков гениталий самца. В основании клад указаны значения бутстреп-поддержки (>50%). Звездочка рядом с названием семейства указывает на его парафилию, номер – на полифилию и обозначает локализованные в разных частях дерева таксоны этого семейства.

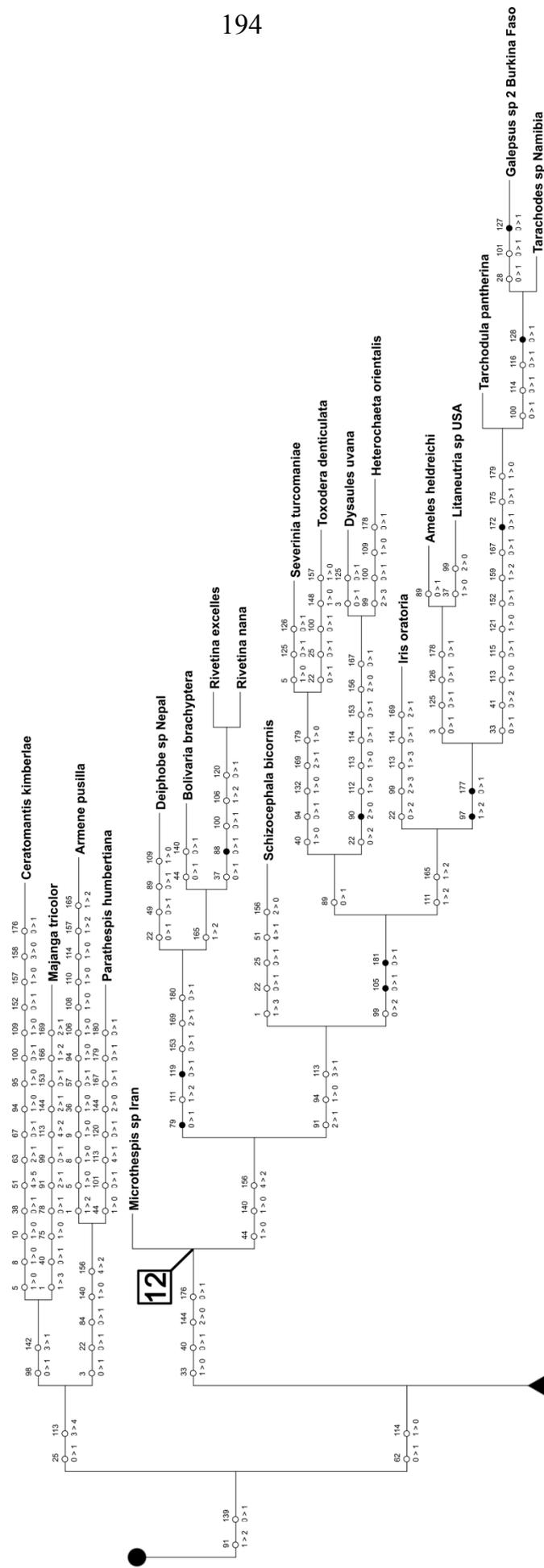


**Рисунок 4.2.** Базальная часть дерева, показанного на Рисунке 4.1, с нанесенными на ветви синанпоморфиями. Номера в квадратах обозначают кланды и иные группировки таксонов, обсуждаемые в тексте.

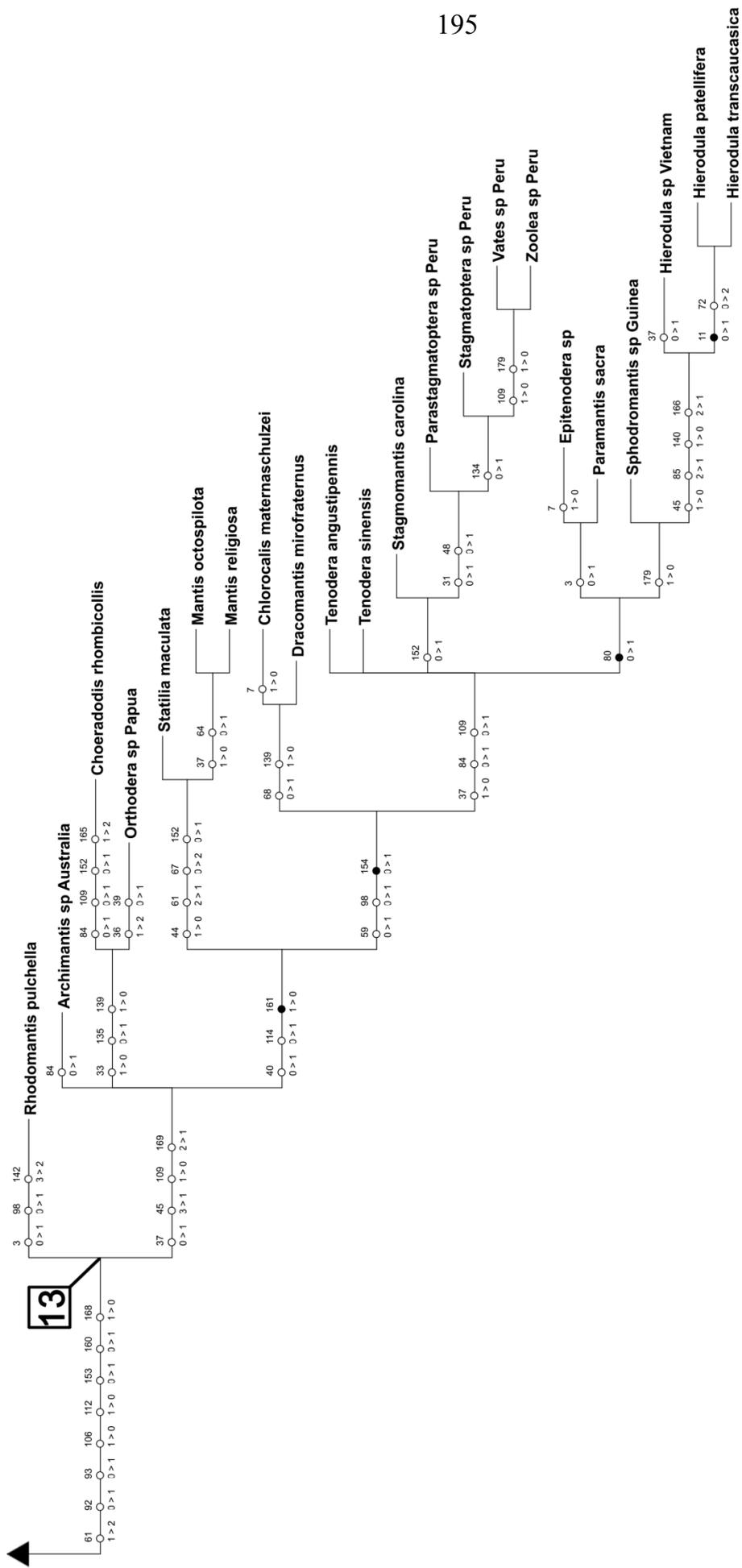




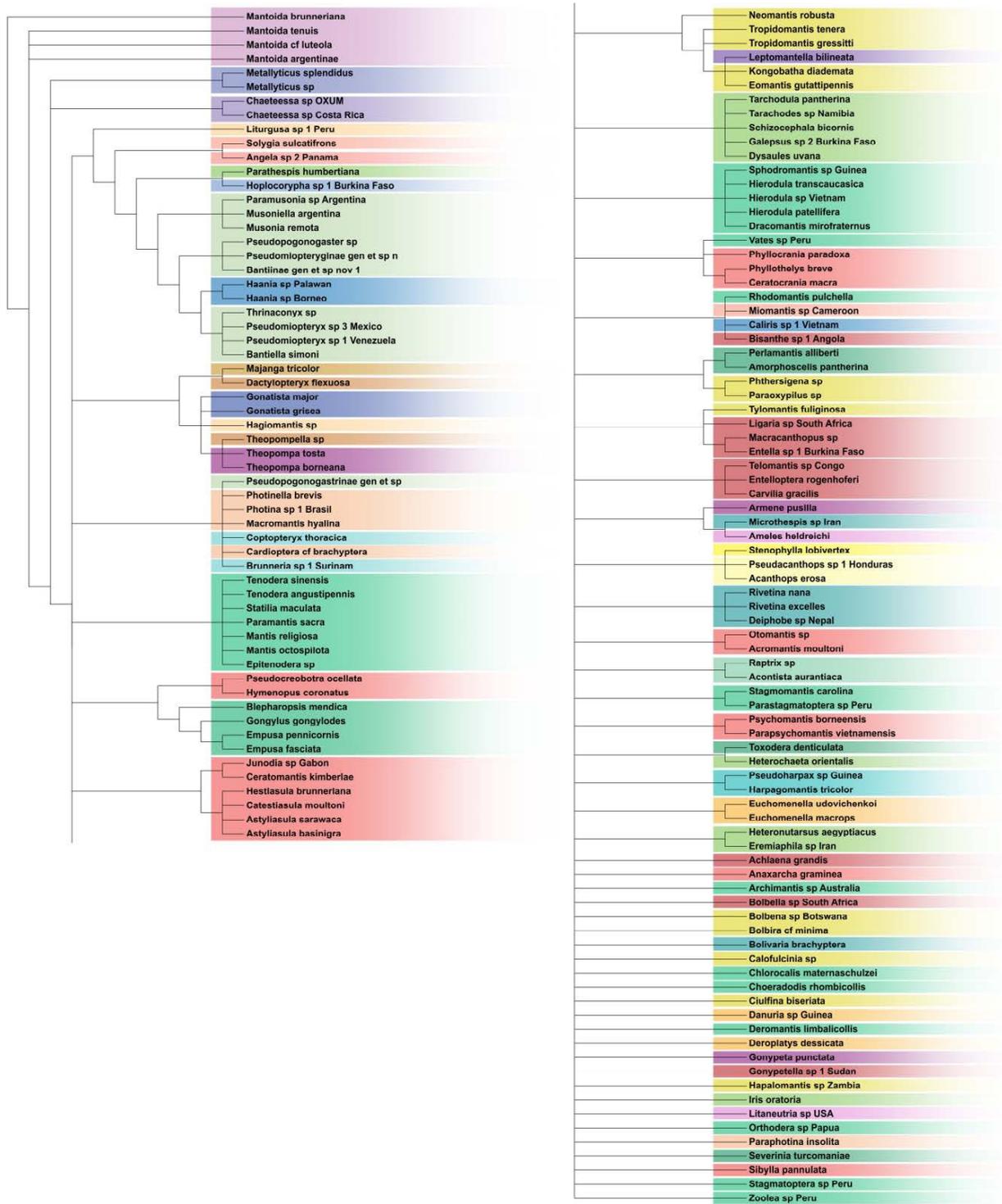
**Рисунок 4.4.** Продолжение дерева, показанного на Рисунке 4.1, с нанесенными на ветви синапоморфиями. Номера в квадратах обозначают клады, обсуждаемые в тексте.



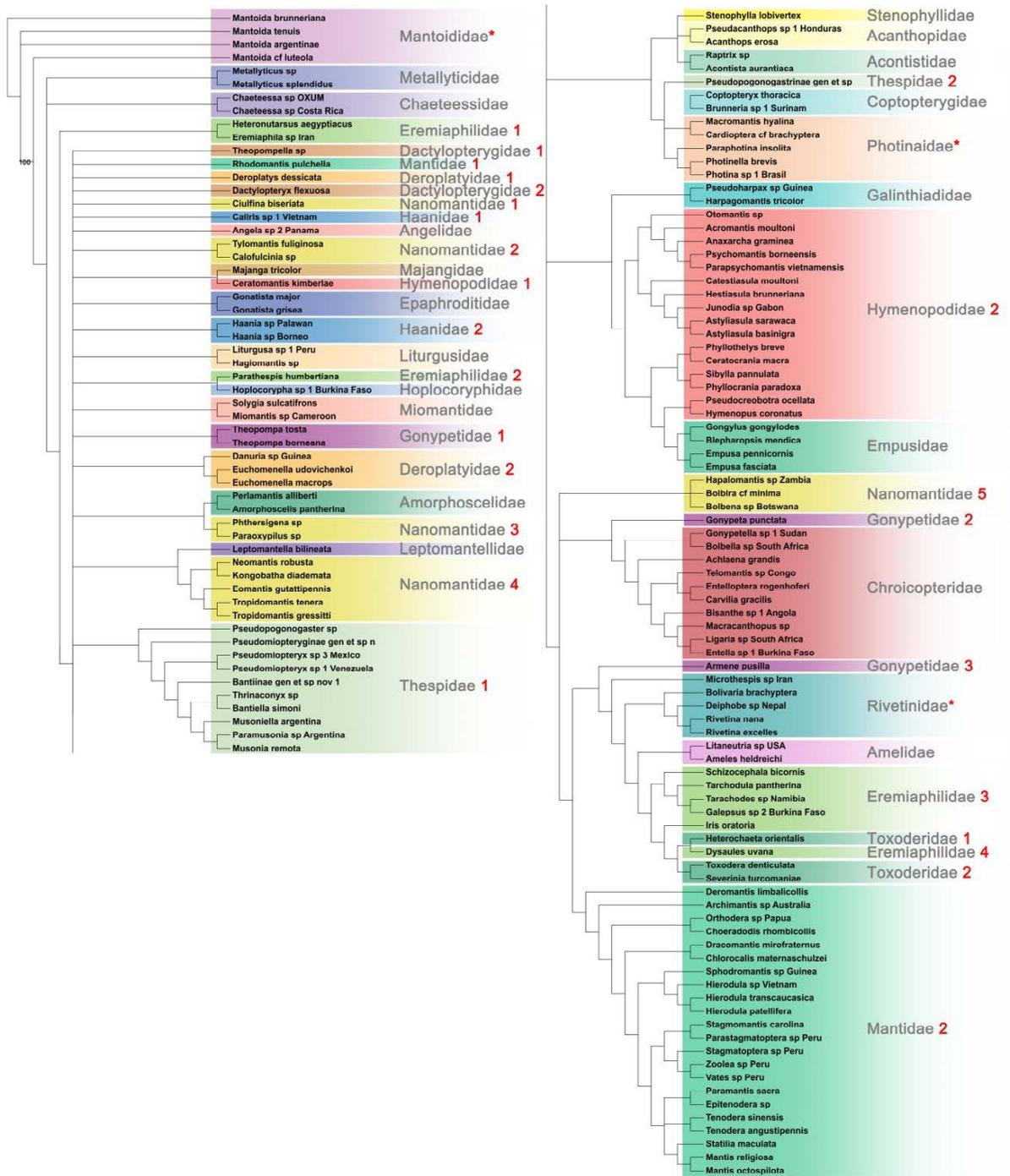
**Рисунок 4.5.** Продолжение дерева, показанного на Рисунке 4.1, с нанесенными на ветви синаноморфиями. Номера в квадратах обозначают клады, обсуждаемые в тексте.



**Рисунок 4.6.** Апикальная часть дерева, показанного на Рисунке 4.1, с нанесенными на ветви синаноморфиями. Номера в квадратах обозначают клады, обсуждаемые в тексте.



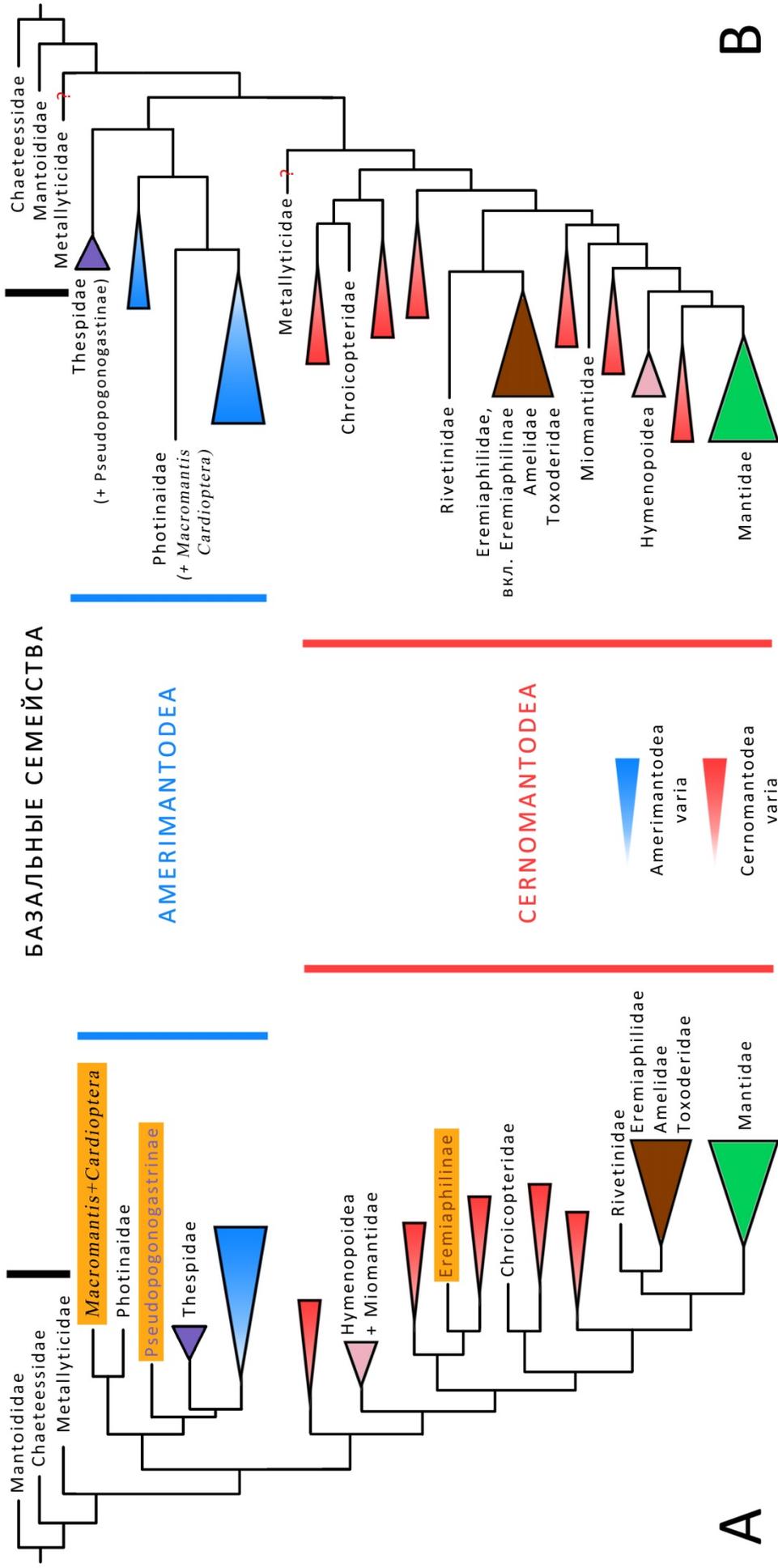
**Рисунок 4.7.** Строгий консенсус филогенетических деревьев Mantodea, полученных на основе анализа признаков внешней морфологии. Цветовые коды семейств соответствуют кодам на Рисунках 4.1, 4.8.



**Рисунок 4.8.** Строгий консенсус филогенетических деревьев Mantodea, полученных на основе совместного анализа признаков внешней морфологии и гениталий самца. Звездочка рядом с названием семейства указывает на его парафилию, номер – на полифилию и обозначает локализованные в разных частях дерева таксоны этого семейства.

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	Grey	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
Galinthiidae	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 4.1.** Монофилия семейств богомолов в филогенетических деревьях, построенных по признакам гениталий (G), внешней морфологии (M), обеих групп признаков (G+M), а также молекулярно-филогенетических кладограммах в работах Ягера и Свенсона (Yager, Svenson, 2008; Y&S), Свенсона и Уайтинга (Svenson, Whiting, 2009; S&W), Лежандр и коллег (Legendre et al., 2015; L), Риверы и Свенсона (Rivera, Svenson, 2016; R&S) и Свенсона и Родригеса (Svenson, Rodrigues, 2017; S&R). Зеленый цвет обозначает голофилию, желтый – парафилию, красный – полифилию, серый цвет означает, что семейство отсутствовало в анализе.



**Рисунок 4.9.** Сравнение обобщенных кладограмм, построенных по признакам гениталий самцов (А, данная работа) и молекулярно-генетических данных (В, работы из Таблицы 1.2, главным образом Svensson, Whiting, 2009). Приведены названия наиболее значимых таксонов, прочие кланды сколлапсированы. На кладограмме, построенной по признакам гениталий, выделены оранжевым кланды, заслуживающие, в силу результатов анализа, возведения в ранг семейства.

систематике богомолов в отрыве от прочих данных. С другой стороны, как общая структура дерева, построенного по признакам гениталий самцов, так и состав многих его клад обнаруживают значительное согласие с деревьями, построенными по молекулярно-генетическим данным (Рисунок 4.9). Например, в отличие от дерева, построенного по совокупности признаков, четко выделяются и совпадают по своему объему клады *Amerimantodea* (безухих богомолов) и *Cernomantodea* (слышащих богомолов). 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.

Максимальные индексы RC и RI среди признаков гениталий, как и следовало ожидать, имеют аутапоморфии отдельных терминальных ветвей. Следом за ними идут 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*.

Ряд группировок на дереве, полученном в результате анализа на основе признаков гениталий, заслуживают особого комментария. Эти группы пронумерованы и рассматриваются ниже (Рисунки 4.2–4.6).

### **Группа 1. Семейство *Mantoididae*.**

Парафилия *Mantoididae* ранее не предполагалась. На нашем дереве она является, прежде всего, формальным следствием его укоренения на *Mantoida brunneriana*, которую мы выбрали внешней группой относительно всех прочих богомолов из-за сходства её гениталий с гениталиями тараканов по признаку дорсальной склеротизации небольшого размера (Глава 2). Остальных богомолов объединяет дорсальная склеротизация, занимающая обширную площадь дорсальной стенки левого фалломера. Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) предлагают в качестве синапоморфии этого семейства уникальный изгиб ложной жилки и задней ветви радиальной жилки R, не встречающийся у других богомолов. В отсутствие данных о морфологии полового аппарата групп, более базальных, чем рецентные семейства богомолов, установить генитальные синапоморфии *Mantoididae* (или отсутствие таковых) не представляется возможным. Внутренняя топология объединяет *Mantoida tenuis* и *Mantoida* cf. *luteola* в

кладу со следующими неуникальными синапоморфиями: вершина лопасти **fd** направлена назад, её форма пальцевидная, поле **pa** имеется. *M. argentineae* объединяется с прочими богомолами уникальной синапоморфией: утратой складки **cv**. На наш взгляд, в равной степени обоснована альтернативная топология, при которой в одну кладу объединяются *Mantoida tenuis* и *Mantoida argentineae* (уникальная синапоморфия: регион **L4I** разделен на два отдельных склерита), в то время как *Mantoida cf. luteola* сохраняет плезиоморфное единство региона **L4I**. Поле **pa** в этом случае, наряду с размером дорсальной склеротизации, будет являться синапоморфией всех трех таксонов с остальными богомолами, независимо утраченной дважды: у *Mantoida argentineae* и после дивергенции Chaeteessidae и остальных богомолов.

Базальное положение Mantoididae согласуется с картиной сегогенеза, впервые предложенной К.-Д. Классом (Klass, 1997) и значительно расширенной и глубже обоснованной нашими исследованиями (Глава 2). Оно противоречит имеющимся реконструкциям филогенеза по молекулярно-генетическим признакам и признакам внешней морфологии, где наиболее базальным семейством богомолов являются Chaeteessidae (в последнем случае единственной синапоморфией остальных богомолов является утрата артикулированных шипов на средних и задних ногах). Из этой альтернативной точки зрения следовала бы глубокая и детальная конвергенция в эволюции левого комплекса (см. раздел 5.2.1) между линией, ведущей к Chaeteessidae, и линией, ведущей к Metallyticidae+Artimantodea от их общих с Mantoididae предков. Для окончательного разрешения вопроса о базальном ветвлении богомолов необходимо изучение гениталий их ископаемых представителей.

## **Группа 2. Amerimantodea.**

Эта кладка, обитающая только в Новом Свете, характеризуется следующими неуникальными синапоморфиями: редукция аподемы **ane**, распространение региона **L4c** на правую складку вентрального фалломера, обособление региона **L4b** мембраной от более задних регионов **L4**. По объему она совпадает с кладой, появляющейся на некоторых молекулярно-филогенетических деревьях (Yager, Svenson, 2008; Svenson, Whiting, 2009; Rivera, Svenson, 2016; Svenson, Rodrigues, 2017). Исключением является семейство Stenophyllidae, положение которого на нашей кладограмме сильно отличается от единственного молекулярно-филогенетического исследования, в которое оно было

включено (Rivera, Svenson, 2016). По признакам внешней морфологии это монотипическое семейство крайне близко к Acanthopidae и Acontistidae и попадает в одну с ними кладу на дереве, построенном по признакам гениталий и внешней морфологии, при этом Amerimantodea в целом на этом дереве полифилетичны (Рисунок 4.8). Причины иного положения этого семейства на дереве, основанном только на признаках полового аппарата, обсуждаются ниже. Внутренняя топология Amerimantodea на нашем дереве отличается от таковой в молекулярно-филогенетических исследованиях. В последнем случае базальной группой является семейство Thespidae, далее от общего ствола последовательно отходят семейства Angelidae, Coptopterygidae, Liturgusidae, Photinaidae, Stenophyllidae, Acanthopidae и Acontistidae. На нашем дереве базальным является семейство Photinaidae, далее идут парафилетические Thespidae, клада Liturgusidae+Coptopterygidae, Angelidae, Acanthopidae и Acontistidae.

Монофилия Amerimantodea может быть подвергнута сомнению. Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) дают единственную синапоморфию: анальная пластинка треугольная (а не поперечная, округлая или обрезанная). Этот признак встречается у меньшей части Amerimantodea (главным образом, у Thespidae), а также встречается и за пределами клады, например, у представителей семейства Rivetinidae. Перечисленные выше генитальные синапоморфии также не являются уникальными. Принятие голофилии Amerimantodea означает трехкратное возникновение второго типа сочленения **L4A-L4B** или двукратное возвращение от второго типа к первому (Рисунок 2.20; признак 141). Возможна также топология, при которой переход от первого типа сочленения ко второму будет однократным (с последующим вторичным слиянием **L4A** и **L4B** внутри Thespidae и Gonypetidae), при этом этот переход будет сопровождаться максимум двукратным изменением ориентации кармана **pnc** с передне-задней на диагональную (признак 68). Эта топология предполагает базальное положение клад *Macromantis+Cardioptera* (обсуждаемой ниже в составе «Группы 3») и Pseudopogonogastrinae («Группа 4») относительно остальных богомолов, а в моно- или парафилетических Amerimantodea *sensu novo* – базальное положение Coptopterygidae. Обоснованность такой альтернативной топологии следует проверить на большей выборке таксонов.

### Группа 3. *Photinaidae*.

В пользу монофилии семейства *Photinaidae* свидетельствуют 8 синапоморфий, все они не являются уникальными. Семейство монофилетично на всех молекулярно-филогенетических реконструкциях. При этом на нашей реконструкции впервые обнаружена клада *Macromantis+Cardioptera*, поддержанная 14 синапоморфиями, в том числе одной уникальной (наличие выроста **abma**). Гениталии этих родов имеют практически идентичное строение, при своеобразии внешней морфологии каждого из родов. При этом они значительно отличаются от гениталий остальных *Photinaidae*, сохраняя многие архаичные черты строения, в том числе продольную ориентацию кармана **pne**, длинную, тонкую и острую **afa**, ограниченное распространение регионов **R1σ** и **R1τ**, и другие. Выше уже обсуждалась топология, при которой монофилия *Photinaidae* в принятом ныне объеме нарушается в пользу морфологически более реалистичного сценария эволюции гениталий. Мы рассматриваем имеющиеся у *Macromantis* и *Cardioptera* состояния признаков как достаточные для выделения их из *Photinaidae* в отдельное семейство.

### Группа 4. *Pseudopogonogastrinae*.

*Pseudopogonogastrinae* рассматривается сейчас как базальное подсемейство семейства *Thespidae* (Rivera, Svenson, 2016; Schwarz, Roy, 2019), но на нашей кладограмме они образуют самостоятельную кладу. Таким образом, семейство *Thespidae* оказывается парафилетическим по отношению к остальным *Amerimantodea*, кроме *Photinaidae*. Подсемейство *Pseudopogonogastrinae* в настоящее время рассматривается как монотипическое с единственным описанным родом *Pseudopogonogaster*. Нам удалось найти в сборах из Перу второй, пока не описанный род, принадлежащий к этой группе.

*Pseudopogonogastrinae* образуют кладу с остальными *Thespidae* на молекулярно-филогенетических реконструкциях. Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) предлагают следующие синапоморфии для семейства: транслокация дистальных антеровентральных шипов передней голени; бескрылость самок; вытянутая дорсальная лопасть переднего тазика; наличие выроста **ldla** (в нашей терминологии). Второй и третий признак встречаются и в других семействах, а первый и четвертый, в действительности, отсутствуют у *Pseudopogonogastrinae*. Таким образом, у *Thespidae* в принятом ныне

объеме не найдено аутапоморфий. Гениталии *Pseudopogonogastrinae* устроены значительно проще, чем у остальных *Thespidae*, и имеют первый тип сочленения **L4A-L4B** (Рисунок 2.20, А). У прочих же *Thespidae*, как и у всех остальных богомоллов (кроме *Macromantis+Cardioptera*), имеются иные типы сочленения **L4A-L4B**. Мы полагаем, что подсемейство *Pseudopogonogastrinae* на этом основании можно выделить из семейства *Thespidae* и придать ему ранг семейства. Монофилию *Pseudopogonogastrinae* подтверждают три неуникальные синапоморфии: укороченные стилусы, направленный вверх вырост **sdp**, узкое углубление кармана **fve** справа.

### Группа 5. *Liturgusidae* + *Coptopterygidae*.

Эти две монофилетические группы расположены по соседству на молекулярно-филогенетических деревьях, отходя от общего ствола *Amerimantodea* друг за другом, но никогда не образуют кладу. На нашем дереве эту кладу объединяет четыре неуникальных синапоморфии: наличие выроста **abca**, утрата региона **L4c** на правой складке вентрального фалломера, вторая схема склеротизации складки **pba** и утрата сочленения **L1-L2**. Вырост **abca** у *Liturgusidae* имеет практически такое же строение, как и у клады *Macromantis+Cardioptera*, однако и полученная в ходе анализа топология, и высказанные выше соображения о возможном более базальном положении этой клады заставляют предположить двукратное независимое возникновение **abca**.

### Группа 6. *Cernomantodea*.

Эта группа имеет хорошо обоснованную уникальную апоморфию: наличие сложно устроенного метаторакального органа слуха (Yager, Svenson, 2008). Её голофилия подтверждается также всеми молекулярно-филогенетическими исследованиями. Мы видим, что и анализ признаков гениталий приводит к такому же результату. Кладу поддерживает одна уникальная (редукция склерита **L1** на плоскости **dvs**) и пять неуникальных синапоморфий: специфическая картина взаимодействия складок левого фалломера (Рисунок 2.13, Е), продолжение бороздки **age** бороздкой **lge**, третий тип сочленения **L4A-L4B**, наличие сочленения **R1A-R1B**.

### Группа 7. *Hymenopoidea* (часть) + *Empusidae* + *Miomantidae*.

Надсемейство *Hymenopoidea* включает в себя семейство *Hymenopodidae* и *Empusidae*. Оба семейства полифилетичны на кладограмме, построенное по признакам

гениталий, причем клада, объединяющая наибольшее число родов Hymenopodidae парафилетична по отношению к обоим клатам Empusidae. На дереве, построенном на основе совместного анализа признаков гениталий и внешней морфологии, Hymenopodidae полифилетичны за счет позиции *Ceratomantis kimberlae* и парафилетичны по отношению к голофилетичным Empusidae. Шварц и Руа (Schwarz, Roy, 2019) предлагают три синапоморфии для надсемейства Hymenopoidea: теменной вырост, глазчатое пятно на брюшке нимф и «короткий и широкий» (а, в действительности, редуцированный) вырост **раа**. Первая синапоморфия не уникальна, вторая отсутствует у большинства представителей семейства, в том числе у тех, которых Шварц и Руа полагают базальными. Третья синапоморфия прослеживается на нашем дереве, но её оказалось недостаточно для сохранения на дереве монофилетических Hymenopoidea в объеме Шварца и Руа. Для семейства Hymenopodidae нам не удалось выявить синапоморфий в строении гениталий. Отметим, что ни один наш анализ, как и ни один из молекулярно-филогенетических анализов, не подтверждает близкое родство Hymenopoidea и Mantidae, постулированное Шварцем и Руа. Не выявлено и никаких потенциальных синапоморфий клаты Hymenopoidea+Mantidae.

### Группа 8. Empusidae.

Семейство Empusidae, распадающееся на дереве, полученном на основе анализа признаков полового аппарата, на две клаты, характеризуется Шварцем и Руа как имеющее две аутапоморфии: двулопастный антенномер и чередование одного длинного и трех коротких антеровентральных шипов переднего бедра. Вторая синапоморфия определяет сохранение монофилетических Empusidae на дереве, полученном в результате совместного анализа признаков гениталий и внешней морфологии. Мы склонны согласиться именно с последним результатом. Топология Empusidae на «генитальном» дереве предполагает двукратное возникновение выроста **vfsp9**, на «комбинированном» - однократное. Соответственно, вырост в конечном итоге полагается нами гомологичным у различных Empusidae и потенциальной аутапоморфией семейства.

### Группа 9. Miomantidae.

Помимо семейства Empusidae, на «генитальном» дереве часть Hymenopodidae парафилетична по отношению к голофилетическим Miomantidae. Этот результат в высшей степени неожиданен и не подтверждается ни одним другим анализом.

Вероятнее всего, это проявление артефакта притяжения длинных ветвей, скорректировать который может увеличенная выборка Hymenopodidae, признавать немонафилетичность которого преждевременно.

**Группа 10. Leptomantellidae + Hymenopodidae (часть) + Eremiaphilidae (часть) + Nanomantidae (часть).**

Эта клада объединяет роды со вторично упрощенным строением гениталий, лишенных большинства выростов и нередко в значительной степени десклеротизованных. Она объединена двумя неуникальными синапоморфиями: редукцией выроста **vifa9** и слабым развитием региона **L2a**. Данная клада крайне разнородна по внешнему строению, не подтверждается совместным анализом признаков гениталий и внешней морфологии и молекулярно-филогенетическими анализами и, безусловно, является артефактом.

**Группа 11. Chroicopteridae.**

Голофилия этого эндемичного для Африки семейства является одной из наиболее хорошо обоснованных комплексом признаков гениталий и внешней морфологии, а также результатами молекулярно-филогенетических анализов. Однозначной уникальной апоморфией (в дополнение к шести неуникальным) является седьмой тип сочленения **L4A-L4B**, который можно назвать «шарнирным». Узкое и крючковидно изогнутое основание склерита **L4B** вкладывается в ямку на вентральной поверхности склерита **L4A** (в своей основе это возможно благодаря сложному изгибу непрерывной кутикулы, несущей оба склерита). В зависимости от топологии, еще одной аутапоморфией семейства может являться жгутик **fla**. Это предполагают Шварц и Руа, которые указывают дополнительную неуникальную синапоморфию – брахиптерность самок (которая, впрочем, широко встречается у Mantodea).

Топология «генитального» дерева предполагает появление жгутика в основании клады, а затем его трехкратную утрату у *Achlaena*+*Telomantis*, *Bisanthe* и *Macracanthopus*. Сходную картину предполагает и незначительно отличающаяся топология «комбинированного» дерева. Можно предположить третью альтернативную топологию на основе выведенного в Главе 2 трансформационного ряда. В этом случае наиболее базальным родом семейства является *Bisanthe*, у которой сохраняется

склеротизованная **afa**, склеротизируется, но еще не приобретает черты **afa** вырост **loa**, а седьмой тип сочленения **L4A-L4B** представлен в своей наименее экстремальной форме. Следующая дивергенция делит кладу на подкладу *Telomantis*+*Achlaena* и остальных хройкоптерид. *Telomantis* и *Achlaena* объединяются утратой **loa**, характерной формой **afa** и идентичной схемой склеротизации складки **pba** (по первому, а не четвертому типу), а также уникальной для этих двух родов морфологией выроста **sdp** и правой складки вентрального фалломера, где регионы **L4c** и **L4d** широко разделены мембраной (признак 137, состояние «0»). Остальные хройкоптериды характеризуются мембранизацией **afa** и появлением на ней жгутика, который, таким образом, становится аутапоморфией не всех, но лишь части Chroicopteridae.

### Группа 12. *Eremiaphiloidea* (часть).

Это надсемейство, введенное Шварцем и Руа, полифилетично во всех молекулярно-филогенетических анализах (Таблица 4.1). Несмотря на это, авторы предлагают пять синапоморфий, из которых одна состоит в брахиптерности самок (см. выше), а четыре относятся к гениталиям самцов. Это три поля волосков на правом фалломере; длинная, нерегулярно зазубренная складка **pia**; волосистый вырост **loa**; наличие смещенного вперед клювовидного выроста **aafa**. При этом ни один член *Eremiaphiloidea* в действительности не имеет выроста **aafa**, с которым Шварц и Руа спутали вырост **abha**, имеющий иной генезис (Глава 2). Прочие предполагаемые синапоморфии присутствуют лишь у части *Eremiaphiloidea*, и распределение этих признаков не было изучено авторами. Распределение состояния признаков полового аппарата на деревьях, полученных в результате наших анализов, дает серьезные основания предположить полифилетичность *Eremiaphiloidea*, а также входящих в него семейств *Eremiaphilidae* и *Toxoderidae* sensu Schwarz & Roy.

На нашей кладограмме можно отметить несколько несомненно голофилетических групп, объединяющих различные таксоны *Eremiaphiloidea*. Во-первых, это кладу *Eremiaphila*+*Heteronutarsus* (семейство *Eremiaphilidae* sensu Roy & Ehrmann). Во-вторых, это часть семейства *Rivetinidae*, которую объединяет аутапоморфия в виде наличия кармана **rve**. В третьих, это подклада клады 12, объединяющая роды *Severinia*, *Toxodera*, *Dysaules*, *Heterochaeta*, *Iris*, *Ameles*, *Litaneutria*, *Tarachodula*, *Galepsus* и *Tarachodes*. Ее аутапоморфия – это наличие выроста **lpva**. Внутри неё несомненно

голофилетическими являются: клада *Heterochaeta+Dysaules*, которые имеют практически идентичное строение гениталий и множество сходств во внешней морфологии, но были отнесены Шварцем и Руа к далеко отстоящим друг от друга таксонам: Toxoderidae и Eremiaphilidae: Iridinae, соответственно; клада *Severinia+Toxodera*; клада *Ameles+Litaneutria* (семейство Amelidae); клада *Tarachodula+Galepsus+Tarachodes* (триба Tarachodini). Исходя из результатов анализа, мы предлагаем назвать кладу 12 Tarachodoidea, придав ей ранг надсемейства; сохранить название Eremiaphilidae лишь для *Eremiaphila+Heteronutarsus*; восстановить название Tarachodidae для клады, объединяющей на нашем дереве роды *Severinia, Toxodera, Dysaules, Heterochaeta, Iris, Ameles, Litaneutria, Tarachodula, Galepsus* и *Tarachodes*; понизить в ранге до подсемейств в составе Tarachodidae семейства Amelidae и Toxoderidae. Топология Tarachodoidea должна быть тщательно исследована на большей выборке таксонов.

### **Группа 13. Семейство Mantidae (часть)**

Семейство полифилетично на кладограмме лишь за счет положения рода *Deromantis*, морфология гениталий которого достаточно оригинальна по комбинации состояний признаков. Остальные мантиды объединены 8 неуникальными синапоморфиями. Топология клады в основном совпадает с результатами молекулярно-филогенетических исследований и классификацией, за исключением значительно более базального положения рода *Archimantis*.

#### **4.4. Пригодность признаков полового аппарата самцов для филогенетики и макросистематики Mantodea**

В проведенных филогенетических анализах Mantodea признаки гениталий показали значительно большую информативность, чем признаки внешней морфологии. При обособленном анализе признаков гениталий консенсус полученных на их основе деревьев демонстрирует высокое разрешение и совпадение участков топологии с деревьями на основе молекулярно-генетических данных. При совместном анализе с признаками внешней морфологии, признаки гениталий играют доминирующую роль, помогая выявить более надежные признаки внешней морфологии. Наблюдаемое

различие между двумя классами морфологических признаков может быть объяснено несколькими причинами.

Средние значения индекса гомоплазии (CI) и индекса синапоморфии (RI) выше для признаков гениталий (0.32 и 0.68), чем для признаков внешней морфологии (0.25 и 0.62). Иными словами, признаки внешней морфологии более подвержены гомоплазии. Это логично, поскольку внешняя морфология подвержена более сильному давлению естественного отбора. Традиционно выделяемые эколого-морфологические формы богомолов – накорная, палочковидная и т.д. – очень гомономны по строению, что неизбежно отражается и на степени гомоплазии состояний признаков. По-видимому, в случае гениталий давление естественного отбора снижено, поскольку фалломеры частично закрыты от внешней среды генитальной пластинкой и терминалиями, а гомоплазия, вероятнее всего, возникает под действием полового отбора. С другой стороны, более высокая гомоплазия признаков генитальной пластинки по сравнению с признаками фалломеров (см. раздел 4.3) может быть объяснена именно тем, что это наиболее контактирующая с внешней средой часть полового аппарата.

Хотя влияние непосредственно самого количества признаков на качество результата филогенетического анализа является предметом дискуссий (см., например, Simões et al., 2016; Laing et al., 2017), более сложная морфология дает возможность выделить и больше качественных признаков, а также в ходе анализа выявить больше синапоморфий, которые и составляют фактическую поддержку любой клады. Сложная и высоко иерархически организованная морфология полового аппарата самцов богомолов (Глава 2) позволила нам выделить 182 признака против 107 выделенных ранее признаков внешней морфологии.

Признаки гениталий также больше подходят для филогенетических реконструкций по той причине, что они нередко могут быть сформулированы более четко, чем признаки внешней морфологии. Элементы гениталий самцов богомолов высоко дискретны, поэтому 103 из 182 (56%) признаков гениталий в нашем наборе составляют неоморфные признаки (присутствие или отсутствие определенной структуры, что может быть четко диагностировано), и лишь 79 (44%) – признаки отношений («X больше или меньше Y», «X доходит или не доходит до Y»), интерпретация состояний которых более размыта. В противоположность этому, при

описании внешней морфологии богомоллов часто приходится привлекать форму структуры, либо отношение размеров двух структур, к которому можно, теоретически, прийти разными путями. Например, между состояниями признака 21 (Приложение 5), соотношение сторон переднеспинки, можно совершить переход через изменение либо длины переднеспинки, либо ширины, и одно и то же итоговое соотношение не будет «гомологичным» между такими таксонами. В наборе признаков внешней морфологии, сформулированных Виландом (Wieland, 2013; Приложение 5), 68% составляют именно признаки отношений. Формулировка их состояний иногда оставляет широкий простор для интерпретации, либо состояния перекрываются. В некоторых случаях достаточно произвольно дискретизируются непрерывные величины. Очевидно, что внешнюю морфологию Mantodea необходимо заново проанализировать на предмет новых признаков, переформулировки старых и включения их в филогенетический анализ как можно большего числа таксонов.

Фундаментальным преимуществом признаков гениталий (как и любых других морфологических), по сравнению с молекулярно-генетическими признаками, является несопоставимо более простая диагностика результата анализа. Объяснение противоречий между топологиями разных молекулярно-филогенетических анализов (Таблица 4.1) требует углубленного анализа исходных данных, еще больших вычислительных ресурсов, чем требовалось для проведения исходных анализов, а зачастую и вовсе невозможно при сравнении анализов с сильно отличающимися выборками таксонов и маркеров. Для диагностики клад на кладограмме, построенной на основе признаков гениталий, достаточно подвергнуть критическому осмыслению соответствующие синапоморфии и биологические и статистические характеристики релевантных состояний. При том важно отметить, что филогенетические деревья, полученные путем анализа двух типов данных, оказались существенно сходными, особенно в отношении глубоких дивергенций. Сравнение топологий анализов с участием признаков гениталий с молекулярно-филогенетическими позволяет выявить наиболее слабые места в систематике богомоллов – группировки, которые хотя и проявляются на молекулярно-филогенетических деревьях как клады, в действительности не имеют синапоморфий и четко не диагностируемы. Для совпадающих клад признаки гениталий дают легко диагностируемые синапоморфии, в

том числе уникальные, которые позволяют сделать классификацию более удобной и создать однозначные определительные ключи.

#### 4.5. Заключение к Главе 4

Нами был проведен первый филогенетический анализ богомолов с использованием признаков строения полового аппарата самцов и методов формального построения деревьев, а также сравнение его результатов с результатами анализов с использованием признаков внешней морфологии и молекулярно-генетических данных.

Признаки структур полового аппарата богомолов представляют большой интерес с филогенетической точки зрения. Они многочисленны, в большинстве случаев их состояния могут быть четко определены и делимитированы. Некоторые признаки гениталий демонстрируют высокую морфологическую сложность своих состояний, что делает их идеальными кандидатами на роль надежных, уникальных синапоморфий. Филогенетические анализы показывают относительно малый уровень гомоплазии при высоком уровне синапоморфности.

В отличие от реконструкций на основе признаков внешней морфологии, результаты филогенетического анализа на основе признаков гениталий во многом совпали с имеющимися реконструкциями на основе молекулярно-генетических данных, подтвердив монофилию большинства выделяемых ныне семейств. В то же время, они дают основания для пересмотра отдельных участков филогенетического дерева богомолов. Согласно полученным результатам, существуют основания для выделения трех новых семейств и понижения до статуса подсемейства трех ныне выделяемых семейств.

## ГЛАВА 5

### Некоторые тенденции эволюции полового аппарата самцов *Mantodea*

#### 5.1. Методы

Для определения возможных тенденций в эволюции полового аппарата самцов богомолов мы использовали дерево, построенное по признакам гениталий (Рисунок 4.1). Это дерево в наибольшей степени согласуется с гипотезами о филогении *Mantodea*, полученными на основе анализа молекулярно-генетических признаков (Глава 4). Тем не менее, мы также проследили эволюцию признаков гениталий и на альтернативных топологиях, полученных в результате анализа их совместно с признаками внешней морфологии (Рисунок 4.8), анализа только признаков внешней морфологии (Рисунок 4.7) и предложенных нами для отдельных участков «генитального» дерева (раздел 4.3). Наши основные выводы подтвердились и на этих деревьях.

Синапоморфии клад (Рисунки 4.2-4.5) служат свидетельством эволюционного пути конкретных морфологических структур. Кроме того, мы сформулировали 15 качественных признаков, которые дают общую характеристику половому аппарату того или иного таксона:

1. Асимметрия.
2. Общее число выростов фалломеров  
Вырост **pda+paа** считался как один, вершины выростов **mdla**, **afa** и **ssa** считались как отдельные выросты, вырост **paа** со всеми вершинами считался как один, складки **pia** и **pva** со всеми выростами учитывались как один вырост каждая. Не учитывались лопасти **vla** и **fda** как таковые, а также лопасти **goa**, не связанные непосредственно со складкой **pba**.
3. Число выростов левого комплекса
4. Число выростов правого фалломера **vph**
5. Число выростов на лопасти **fda**
6. Степень развития выроста **paа**  
Глава 4, признак 62.
7. Число вершин выроста **paа**
8. Наличие стилусов **sl9**

9. Наличие на генитальной пластинке **vf9** каких-либо выростов, килей или вооружения
10. Число выростов на складке **pia**
11. Число выростов на складке **pva**
12. Общее число выростов около выхода из кармана **pne**
13. Число склеротизованных выростов около выхода из кармана **pne**
14. Число мембранозных выростов около выхода из кармана **pne**
15. Число выростов вентрального фалломера **vph**

Признаки 2–5 характеризуют общую сложность строения гениталий. Остальные признаки могут быть индикаторами функциональных адаптаций (Глава 3). Признаки 6–9 могут указывать на адаптации к эффективному вскрытию генитальной камеры самки или удерживания ее во вскрытом состоянии. Признаки 10 и 11 морфологически связаны с зажимом **pia-pva**. Признаки 12–15 относятся к выростам, функция которых попадает в категорию SRD.

Реконструкция эволюции качественных признаков на дереве осуществлялась методом максимальной парсимонии. Мы также исследовали филогенетическую корреляцию распределения состояний этих признаков с помощью метода попарных сравнений (Maddison, 2000). Все расчеты проведены в программе Mesquite 3.61.

## 5.2. Результаты

### 5.2.1. Эволюционные тенденции в общем строении полового аппарата

Сначала кратко коснемся явления «зеркальной» асимметрии. Исходя из её распределения по дереву (Рисунок 5.1), «зеркальная» асимметрия является типичной спорадически возникающей чертой. В главе 4 уже указывалось, что на нашем дереве она не показала филогенетической значимости. Функционально «зеркальная» и «флуктуирующая» асимметрии, вероятно, нейтральны (Глава 3). В то же время, известно, что, помимо родов с отдельными зеркально симметричными видами, есть роды, где она встречается у нескольких видов (Глава 1). На нашем дереве таким родом оказался род *Haania*, у обоих включенных в анализ видов которого гениталии

«отзеркалены» относительно типичного положения. Генетические основы для появления «зеркальной» асимметрии имеются, вероятно, у всех богомолов, но вопрос, почему у каких-то родов это явление проявляется и закрепляется наиболее часто, остается открытым и заслуживает дальнейшего изучения.

Эволюция морфологии гениталий ясно демонстрирует общую тенденцию усложнения от базальных групп к апикальным (Рисунок 5.2).

На раннем этапе этой эволюции произошла сильная перестройка левого комплекса (Рисунок 5.4). На нашей кладограмме этому этапу соответствует ветвь, ведущая от Mantoididae к остальным богомолам. Эта ветвь является одной из самых длинных внутренних ветвей на кладограмме (т.е. имеет большое количество синапоморфий). 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** (Рисунок 2.43), 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 богомолов.

Данная перестройка имеет интересные функциональные последствия, если предположить, что у Mantoididae и общего предка современных богомолов копуляция требует вскрытия генитальной камеры самки с помощью выроста **pda+paa**. У этого выроста сильно ограничена способность двигаться независимо от вентрального фалломера и, в частности, от лопасти **vla**, так как регион **L4l** доходит до этого выроста от переднего края вентрального фалломера. Это означает, что вскрытие генитальной камеры самки у наиболее базальных богомолов, 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. Вероятнее всего, что появление региона **L4π** (и, в дальнейшем, лопасти **pla**), который служит местом прикрепления мышцы **I7**, имеет те же причины. 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: исчезновение последнего мостика склеротизации между дочерними склеритами, прекращение копланарности их концов и различные модификации места контакта. Этот вектор развития приводит к появлению таких экзотических вариантов строения, как «шарнирное» соединение у *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** (это результат сложного изгиба непрерывной кутикулы). 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 **раа** функцию (попадающую в категорию SRD). Наконец, размер кармана **Ive** в силу открытия в него эякулятивного протока **dej** может иметь функциональную связь с устройством сперматофора (как, потенциально, и выросты на **vla**), а этот карман при описанной перестройке сильно разрастается вширь.

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 богомолов, вероятно, была связана с процессом независимой специализации левого и вентрального фалломеров. Движущими силами этой специализации были, с одной стороны, функция выроста **раа** в фазе вскрытия и адаптивное преимущество большей свободы его движения, а, с другой, отбор на независимое от левого фалломера движение лопасти **vla**, появление на ней выростов и размер кармана **Ive**, т.е. признаки, которые могут быть связаны с морфологией сперматофоров.

В дальнейшем сложность строения гениталий (в первую очередь, количество выростов), в основном, увеличивается за счет левого комплекса, правый фалломер остается весьма консервативным (Рисунок 5.3). На этом фоне выделяется несколько небольших неродственных клад-исключений (синие ветви на Рисунке 5.2), гениталии которых вторично упростились, лишившись выростов **sdp**, **loa** и **раа** (последнее явление

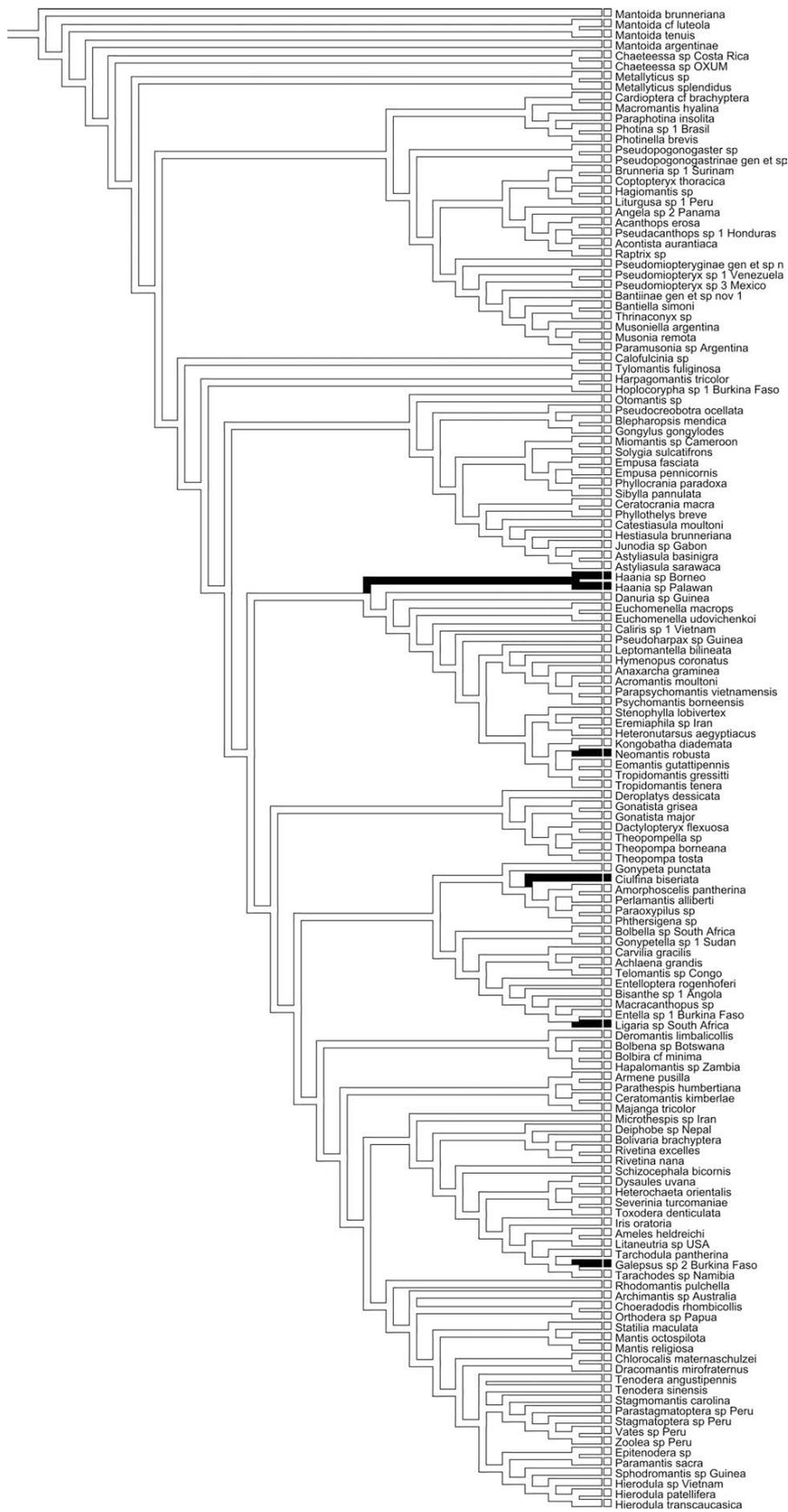
обсуждается ниже). Одна из этих клад, объединяющая роды *Hymenopus*, *Anaxarcha*, *Acromantis*, *Psychomantis* и *Parapsychomantis*, является частью бóльшей клады, где склеротизация гениталий сильно ослаблена, а границы склеритов нечеткие (обозначена вертикальной чертой). Некоторые из этих таксонов, а именно, роды *Neomantis*, *Eomantis*, *Tropidomantis* и *Kongobatha* характеризуются нежным, субтильным и депигментированным телом, наружная кутикула которого у последнего упомянутого рода почти прозрачна. Однако связь этих особенностей внешней морфологии и десклеротизации гениталий далеко не очевидна. Объяснение случаев упрощения гениталий на фоне общего эволюционного тренда их усложнения потребует изучения у соответствующих видов функциональной морфологии, а также строения сперматофоров.

### 5.2.2. Эволюция комплекса **ria-pva**

Принципиальная схема устройства комплекса **ria-pva** у богомолов не меняется, что неудивительно, учитывая выполняемую им критически важную функцию удержания самки во время спаривания (Глава 3). 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. Зажимание яйцеклада обеспечивается очень мощными мышцами **r2** и **r3**, подходящими к складкам **ria** и **pva**, и подвижностью **pva** относительно **ria**.

Однако почему существует только одна очевидная точка фиксации гениталий, является загадкой, поскольку это противоречит рассмотренным выше предположениям для полиандрической системы при наличии в ней каннибализма.

Одним из аспектов динамики эволюции каждой из складок **ria** и **pva** является появление или исчезновение выростов на них (Рисунок 5.5). Весьма вероятно, что эти выросты комплементарны продольным бороздкам на гоноплаках **gl9** самок, для подтверждения чего требуется изучение яйцекладов. Следует отметить, что количество выростов на складке **ria** не коррелирует с таковым на складке **pva**, при этом динамика появления и исчезновения выростов на складке **ria** значительно выше, чем на **pva**.



**Рисунок 5.1.** Реконструкция эволюции «зеркальной» асимметрии гениталий самцов (черные ветви) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата.

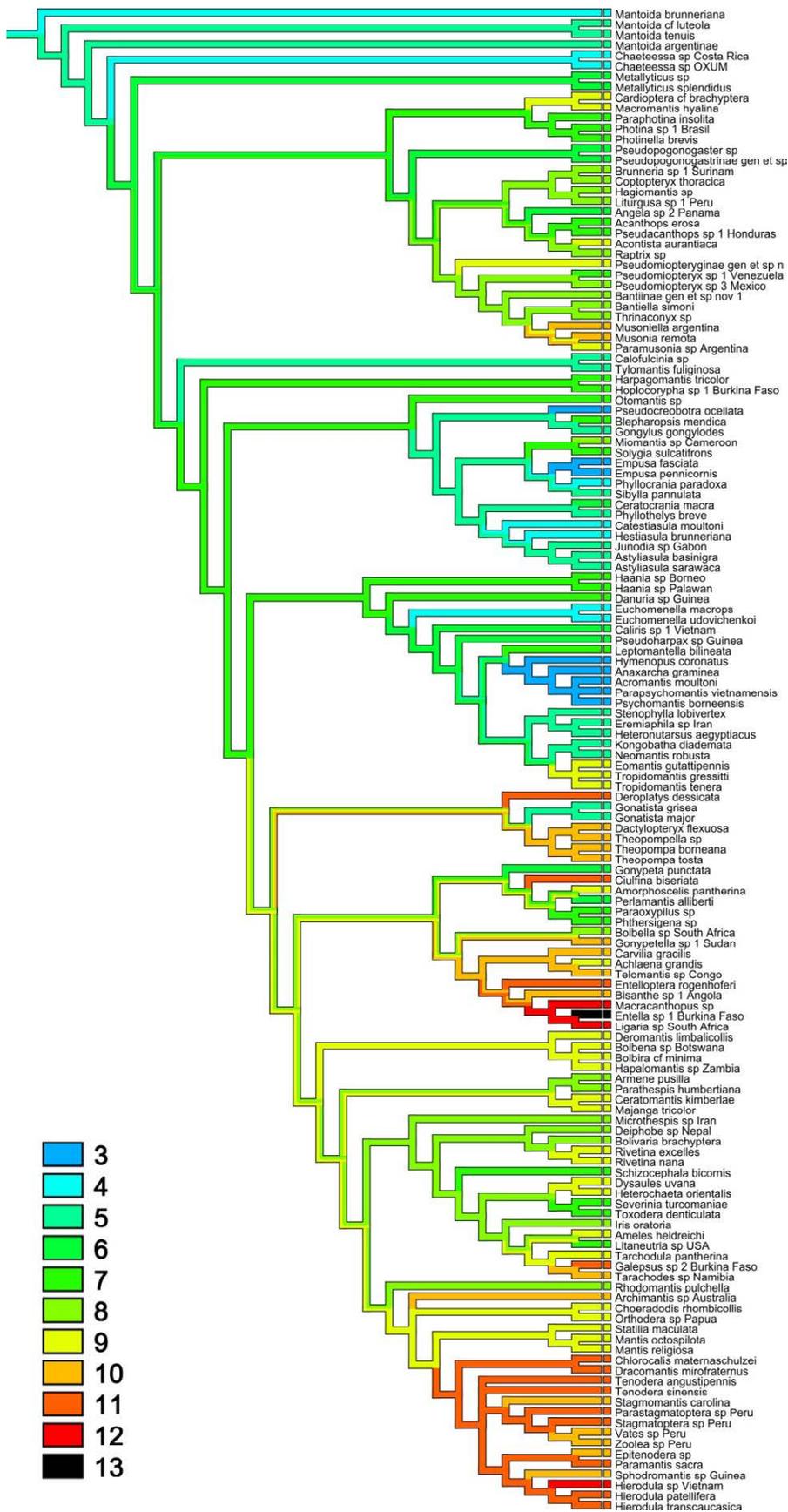


Рисунок 5.2. Реконструкция эволюции общего числа выростов гениталий самцов на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число выростов.

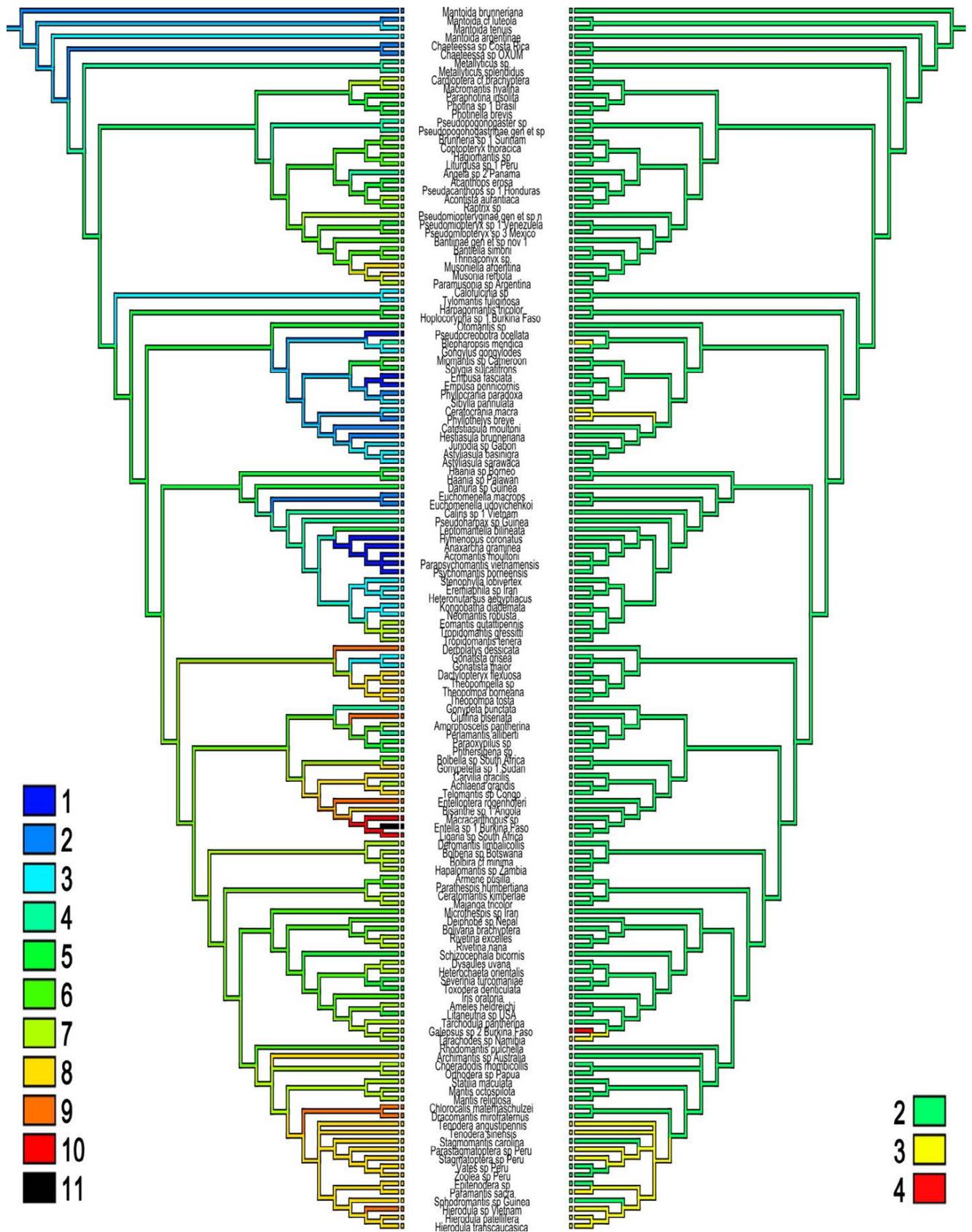
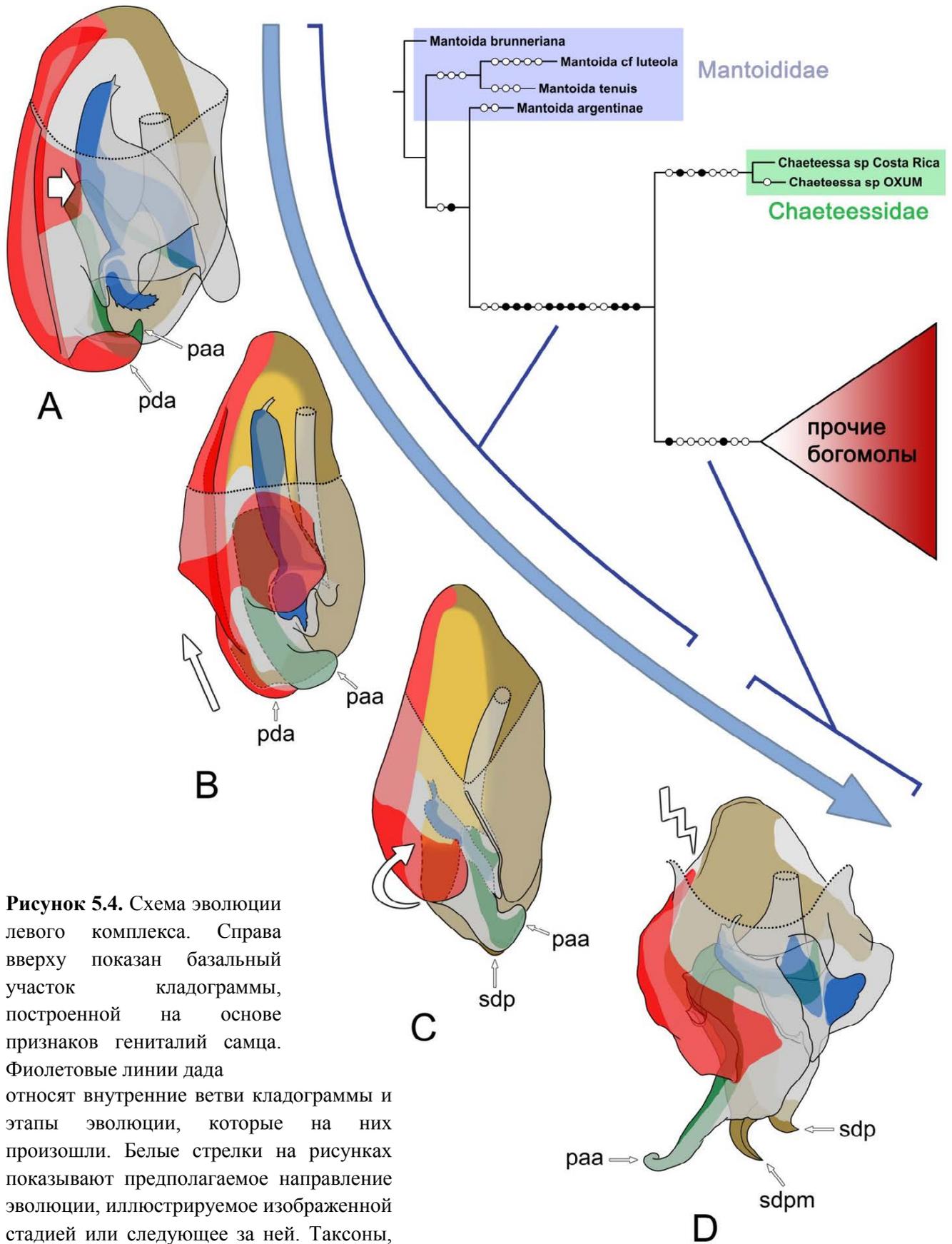


Рисунок 5.3. Реконструкции эволюции числа выростов левого комплекса (слева) и правого фалломера (справа) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число выростов.



**Рисунок 5.4.** Схема эволюции левого комплекса. Справа сверху показан базальный участок кладограммы, построенной на основе признаков гениталий самца. Фиолетовые линии дада относят внутренние ветви кладограммы и этапы эволюции, которые на них произошли. Белые стрелки на рисунках показывают предполагаемое направление эволюции, иллюстрируемое изображенной стадией или следующее за ней. Таксоны, использованные в качестве примеров:

**A** – *Mantoida schraderi*, далее разрастание региона **L4d**; **B** – *Mantoida cf. luteola*, далее сокращение региона **L4l**; **C** – *Chaeteessa* sp., слияние регионов **L4d** и **L4l** и смещение левой ветви **L4** на дорсальную стенку, редукция выроста **pda**; **D** – *Dracomantis mirofraternus*, образование сочленения **L4A-L4B**.

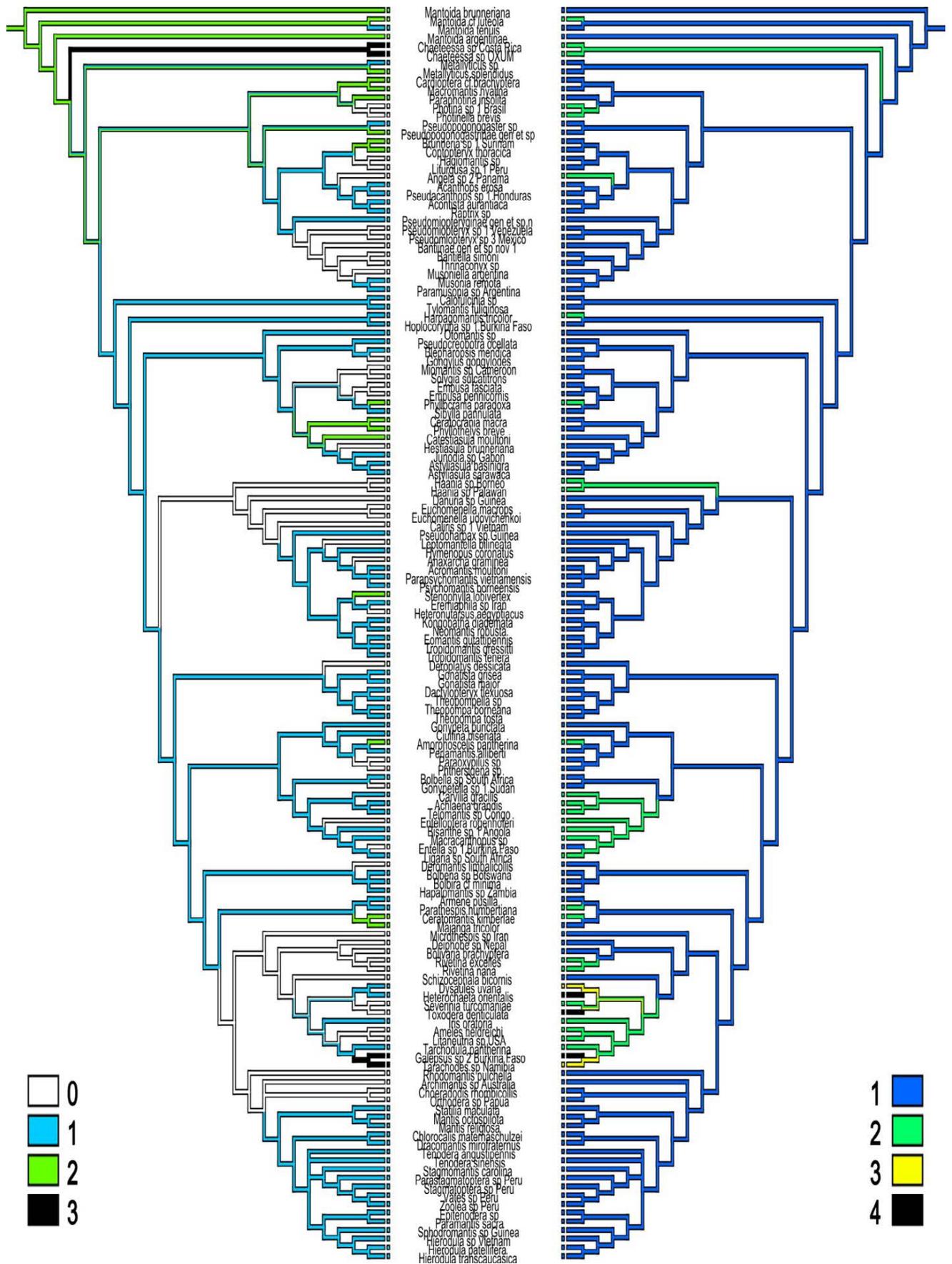


Рисунок 5.5. Реконструкции эволюции числа выростов на складках **pi**a (слева) и **pv**a (справа) правого фалломера на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число выростов.

В эволюции складки **pva** дополнительно можно выделить еще ряд важных событий. Первое из них – это появление регионов **R1σ**, **R1τ** и **R1φ** после дивергенции *Mantoida argentinae* и прочих богомолов. Поскольку упомянутые регионы «обхватывают» дорсальную и вентральную стенки **pva**, это механически усилило складку, создало бóльшую склеротизованную площадь для прикрепления управляющей **pva** мышцы **r2**, что, вероятно, явилось следствием отбора на эффективность захвата яйцеклада самки. В дальнейшем несколько раз независимо правая часть региона **R1τ** укрупняется, что сопровождается углублением кармана **fve**. Очевидно, здесь действуют те же эволюционные механизмы.

Наиболее заметными локальными инновациями в окрестностях складки **pva** характеризуется клада, объединяющая большинство представителей Eremiaphiloidea (Рисунок 4.5, «Группа 12»). Вырост **lpva** является аутапоморфией подклады этой клады. Назначение этого слабо склеротизованного, покрытого волосками выроста не вполне понятно. Если захват яйцеклада при копуляции происходит в этой кладе так же, как и у *Mantis religiosa*, то в этом случае вырост **lpva** будет плотно соприкасаться с правой вентральной **gp8** или внутренней **gp9** гонапофизой самки, там, где могут быть расположены области стимуляции. В другой подкладе, объединяющей *Bolivaria*, *Rivetina* и *Deiphobe* (относимых сейчас к семейству Rivetiniidae) аутапоморфией является карман **rve**. В отличие от выроста **lpva**, этот карман расположен на плоскости **vrs**, а не на плоскости **ars** и складке **pva**. Но так же, как и **lpva**, стенки кармана и область **vrs** вокруг входа в него покрыты четко ограниченным полем волоском. Наличие у двух родственных друг другу клад негомологичных, но одинаково несущих поля волосков структур, расположенных справа от склеротизованной части складки **pva**, весьма любопытно как с таксономической, так и с функциональной точек зрения.

### 5.2.3. Эволюция области вокруг кармана **pne**

Как и левый комплекс в целом, область вокруг отверстия кармана **pne** демонстрирует на древе усложнение от базальных таксонов к апикальным. В апикальной части древа особенно часто меняется схема склеротизации складки **pba** (Рисунок 5.6): 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.

Сам карман **pne**, как и диаметр входа в него, по нашим наблюдениям, сужается от базальных клад к апикальным. Так, если у Mantoididae, Metallyticidae, *Macromantis* и *Cardioptera* щелевидное отверстие (и складка **dpa/mea**) идет почти вдоль всей складки **pba**, то у более апикальных таксонов это отверстие, как правило, очень небольшое, а карман – длинный и узкий (исключениями из этого тренда являются Chaeteessidae с их чрезвычайно маленьким отверстием кармана, а также Eremiaphiloidea и Mantidae, где форма кармана чаще всего треугольная). Сходным образом, склеротизация кармана в общей картине снижается от базальных групп на древе к апикальным, где склеротизована лишь его вентральная и левая стенки. Обращает на себя внимание семейство Chaeteessidae, где склеротизована не только дорсальная стенка кармана, но и финальный отрезок открывающегося в него протока прилежащей железы **phd**.

На складках, окружающих выход из кармана **pne**, почти всегда есть склеротизованный вырост, который часто сопровождается мембранозным (Рисунок 5.7). Как склеротизованные, так и мембранозные выросты не всегда гомологичны друг другу (Глава 2) и возникали неоднократно несколько раз. Основной склеротизованный вырост (**ssa** или **afa**) возникал дважды, в основании древа (**ssa**) и после дивергенции Chaeteessidae и прочих богомоллов (**afa**).

Передний склеротизованный вырост (передняя ветвь **ssa**, **abca**, **abha**, **aaafa** или склеротизованная **loa**) возникал от 11 до 14 раз, в зависимости от выбранного метода картирования признака на древе. 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 (**loa**, **saa**, мембранозная **afa** или **abma**) возникали или ре-эволюционировали от 6 до 11 раз. В семействе Chroicopteridae произошла своеобразная «рокировка» **afa** и **loa**: **loa** стала склеротизованной, а **afa** – мембранозной. В целом, эволюция выростов, ассоциированных с карманом **pne**, в этом семействе протекала уникальным и еще не до конца выясненным путем.

Обобщенная картина сегогенеза выростов около отверстия кармана **pne** приведена на Рисунке 5.8.

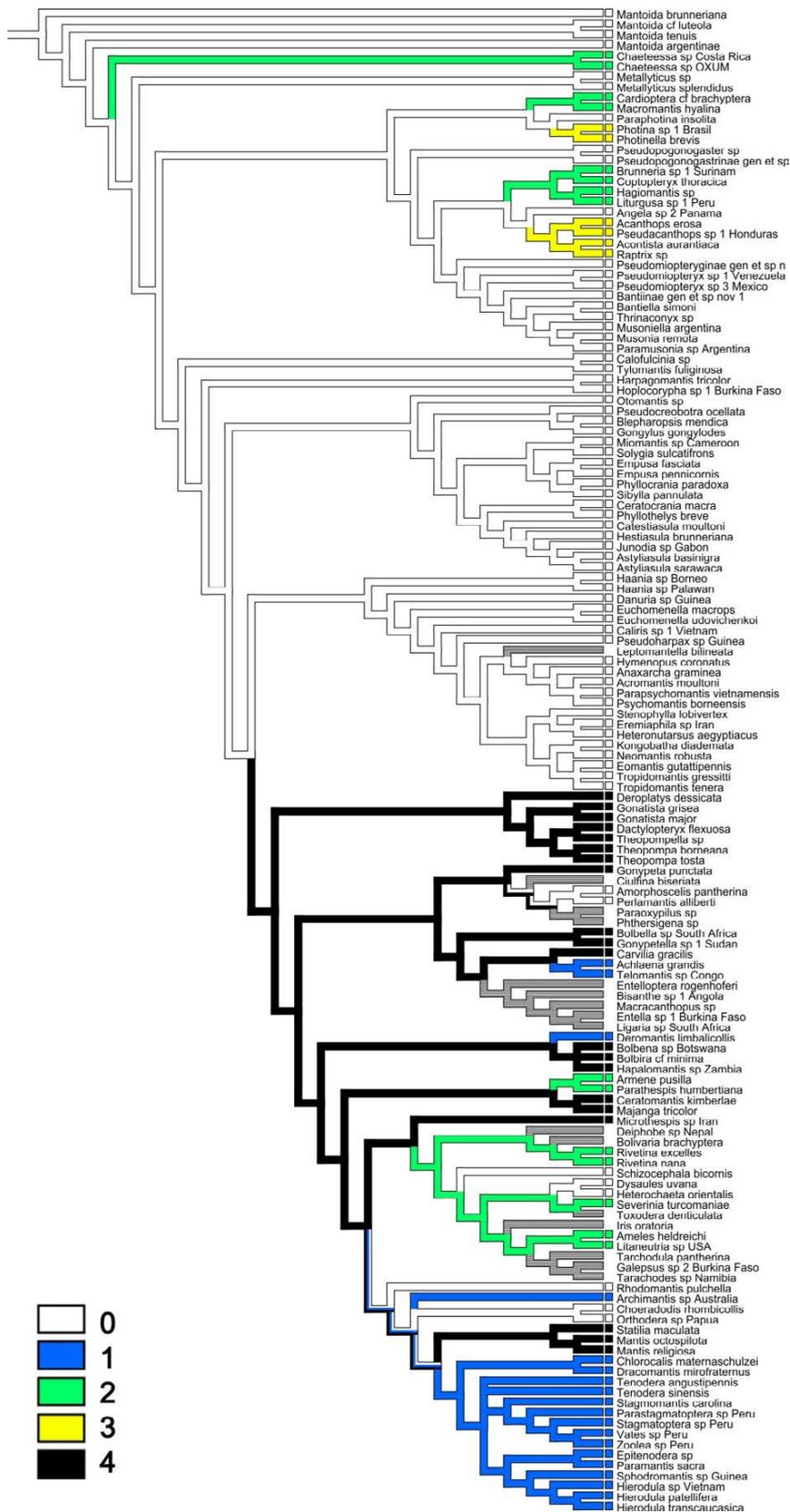
Учитывая, что к выростам левого комплекса не подходят мышцы, и склеротизованный и мембранозный выросты около отверстия **pne** не могут двигаться независимо друг от друга, представляется в высшей степени интересным фактор отбора, раз за разом приводящий к утрате, а затем возникновению вновь их одновременного 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.

Мы также обнаружили отрицательную корреляцию количества мембранозных выростов вблизи от отверстия кармана **pne** и количества выростов на складке **pia**. Это единственная нетривиальная статистически достоверная корреляция, обнаруженная методом попарных сравнений на нашем дереве (Рисунок 5.9;  $p = 0.015$ ). Функциональная значимость этой корреляции неясна, ведь выросты складки **pba** и складки **pia** удалены друг от друга и не взаимодействуют при копуляции. Необходимо проверить эту отрицательную корреляцию на большей выборке таксонов.

#### 5.2.4. Эволюция генитальной пластинки и выроста **raa** и их роль в половом конфликте у богомолов

Как было установлено в Главе 3, во время копуляции генитальная пластинка одних видов может участвовать в поддержании открытого состояния генитальной камеры самки, в то время как у других она не демонстрирует столь ярко выраженной функции. У некоторых групп Mantodea, включая семейство Mantidae, генитальная пластинка самца **vf9** в положении покоя простирается далеко за вершины фалломеров (Рисунок 3.1, А). Она также может сильно сужаться к вершине (Рисунок 2.6, А). 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 – выростов, килей и шипов, описанных в Главе 2, то они возникают редко (Рисунок 5.10). Эти структуры являются локальными апоморфиями нескольких небольших терминальных клад.



**Рисунок 5.6.** Реконструкция эволюции схемы склеротизации складки **pba** (признак 155, Глава 4) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначена схема склеротизации: 0 – первая; 1 – первая с модификацией; 2 – вторая; 3 – третья; 4 – четвертая схема сочленения.

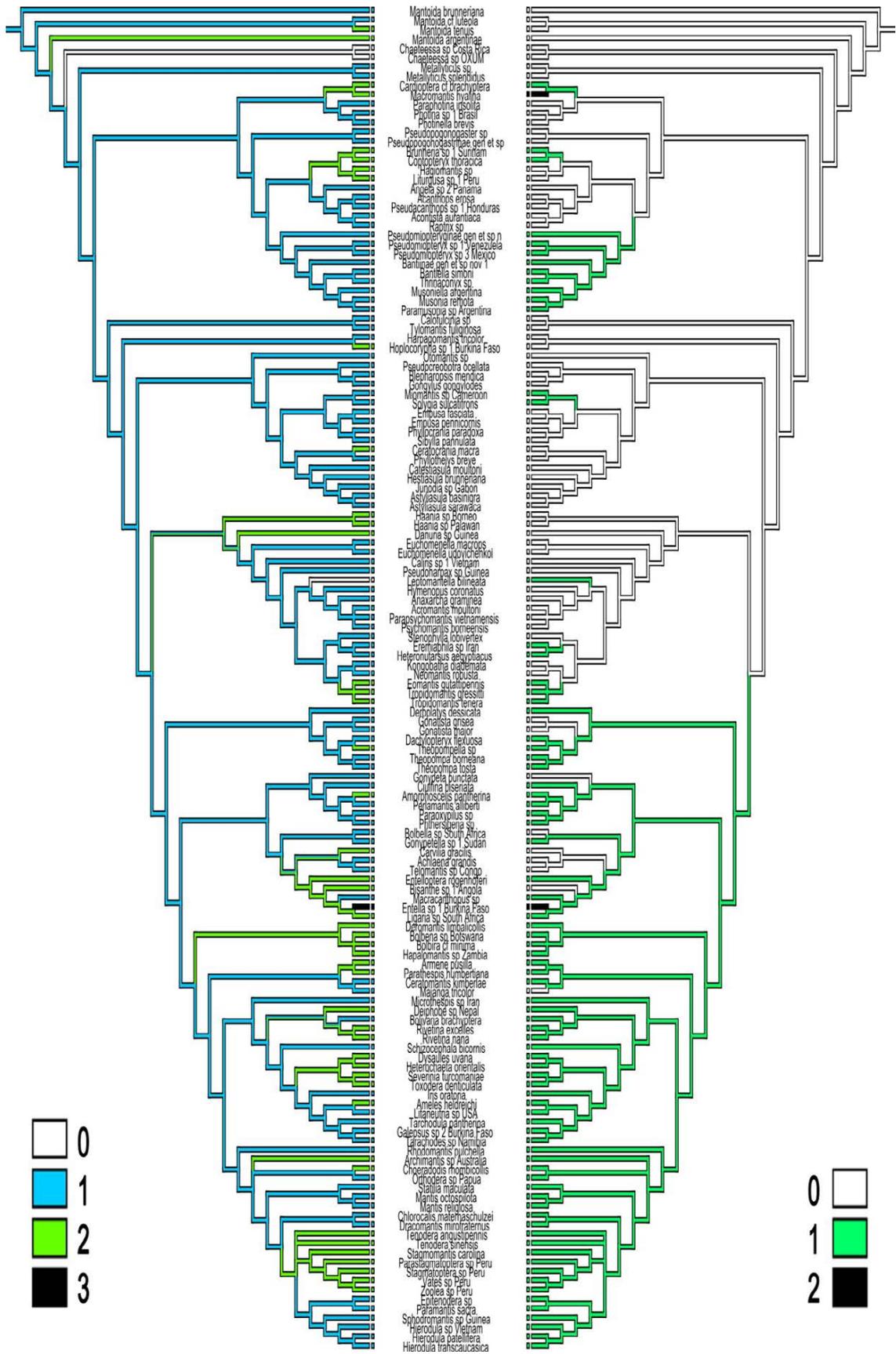
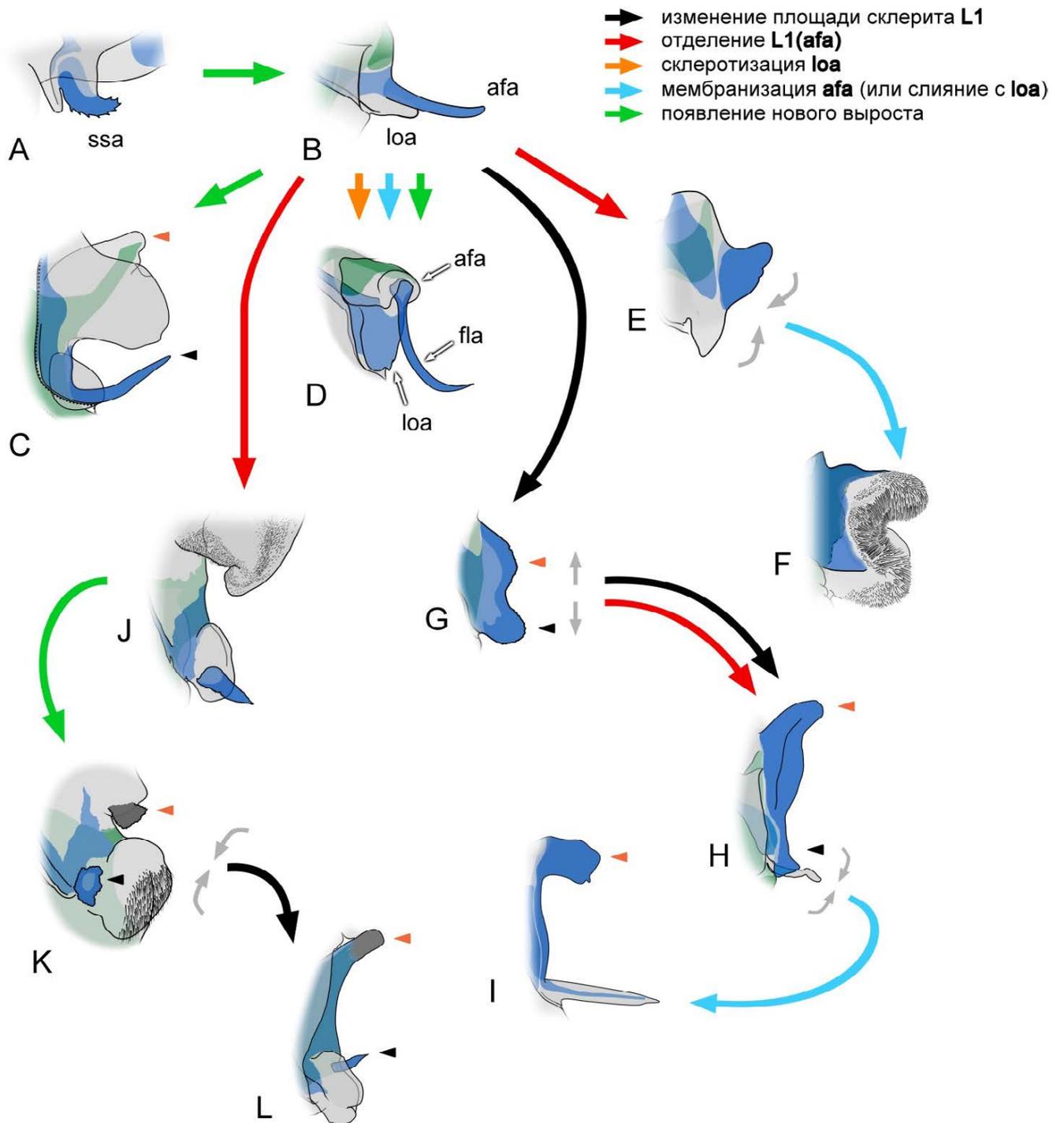
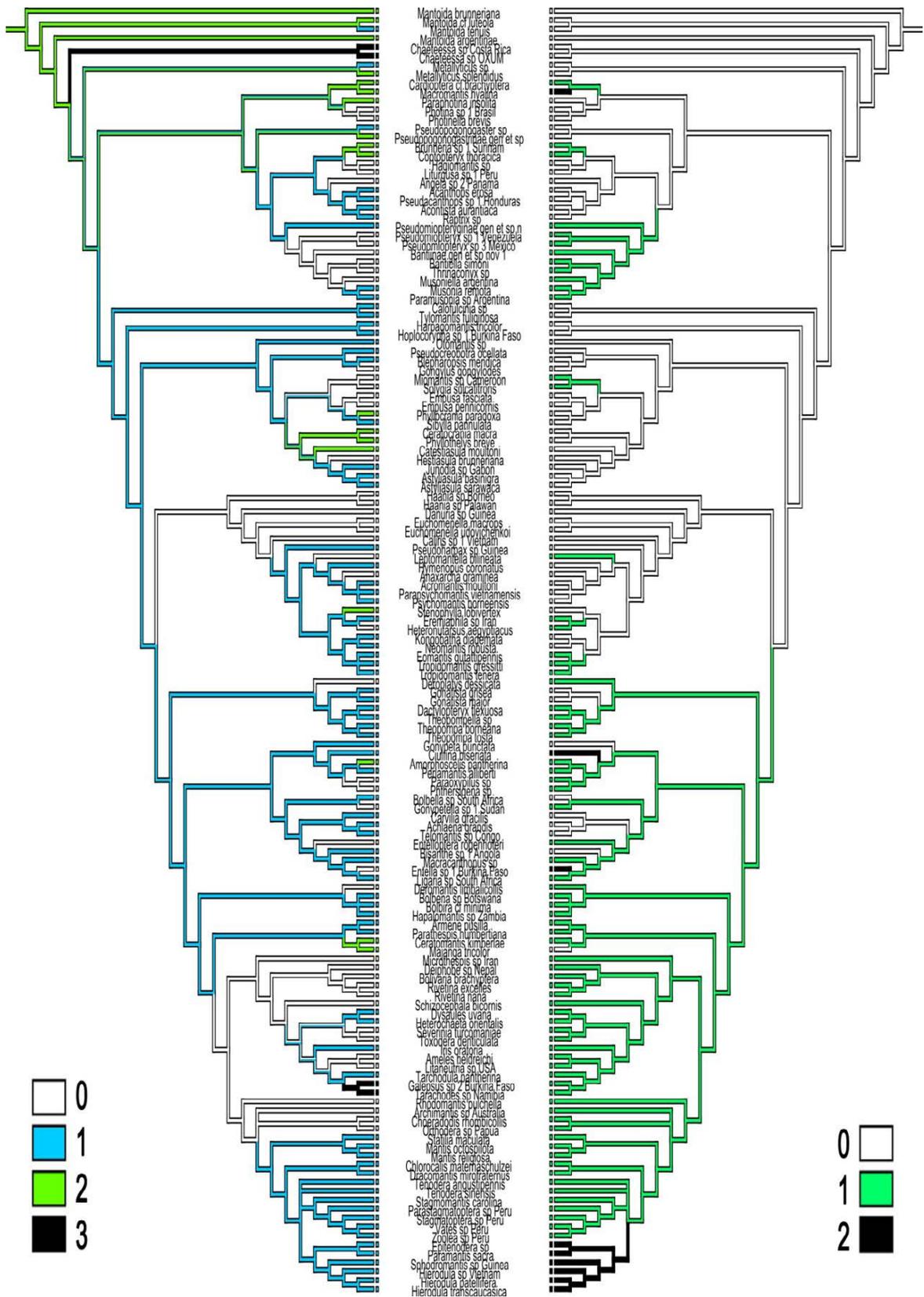


Рисунок 5.7. Реконструкции эволюции числа склеротизованных (слева) и мембранозных (справа) выростов вблизи от выхода из кармана **pnc** левого фалломера на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число выростов.



**Рисунок 5.8.** Схема основных путей эволюции правых выростов левого фалломера. Черный указатель обозначает задний склеротизованный вырост, оранжевый – передний. Серые стрелки обозначают слияние или расхождение выростов. Таксоны, использованные в качестве примеров: **A** – *Mantoida*; **B** – Gonypetidae (обобщенная схема); **C** – *Macromantis*; **D** – *Carvilia*; **E** – *Dracomantis*; **F** – *Mekongomantis*; **G** – *Bolbira*; **H** – *Stagmatoptera*; **I** – *Sphodromantis*; **J** – *Bolivaria*; **K** – *Dysaules*; **L** – *Deiphobe*.



**Рисунок 5.9.** Реконструкции эволюции числа мембранозных выростов вблизи от выхода из кармана **pne** левого фалломера (слева) и числа выростов на складке **pia** правого фалломера (справа) выростов на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число выростов.

То же самое можно сказать и про редукцию стилусов **sl9**, которая появляется на кладограмме 4 раза. За исключением небольшой клады, объединяющей часть подсемейства Охурілінае семейства Нуменородідае, редукция стилусов и присутствие образований на генитальной пластинке не встречаются в пределах одного таксона.

В Главе 3 мы получили свидетельства того, что вырост **раа** необходим самцу для открытия генитальной камеры самки, а самка, в свою очередь, не всегда рецептивна в начале копуляции. Из этого вытекает, пожалуй, самая заметная сторона полового конфликта у богомолов, связанная со строением гениталий. Физическая неспособность самца вскрыть генитальную камеру самки без **раа** позволяет предположить следующие направления отбора, касающиеся процесса копуляции у богомолов.

Во-первых, отбор будет способствовать эволюции и закреплению таких признаков самки, которые сохраняют за ней контроль над спариванием. Доказательства того, что копуляция богомолов не всегда бывает добровольной, были представлены ранее Бергом с соавторами (Berg et al., 2011) для *Mantis religiosa*. Они отметили, что самцы могут использовать свои бегательные ноги, чтобы удерживать крылья самки прижатыми к брюшку. Как следствие, самка не может раскрыть их и сбросить только что запрыгнувшего на неё самца. Однако крылья могут играть здесь и другую роль. Как видно на изученных нами видеозаписях, самка может изгибать и одновременно раздувать брюшко, прижимая его вершину к крыльям снизу. Для самца это как усложнит поиск места прикрепления выроста **раа**, так и потребует приложить большее усилие для оттягивания генитальной пластинки вниз. Очевидно, что такая форма сопротивления будет возможна лишь в том случае, если крылья самки достаточно длинные. Короткокрылость самок богомолов является правилом, а не исключением, и, на первый взгляд, легко объяснить, почему это так. Развитие крыльев требует больших затрат ресурсов, и обычно считается, что этот признак повышает лишь способность к расселению. Вместо этого самки могут вкладывать эти ресурсы в яичники, размер тела и другие факторы, которые непосредственно влияют на репродуктивную способность. В таком случае можно было бы ожидать, что длиннокрылые самки таких родов, как *Mantis* и *Tenodera*, используют свою способность к расселению в полной мере. Однако исследования показали, что большинство самок не особенно подвижны (Hideg, 1995; Hurd, 1999; Berg et al., 2011; Christensen, Brown, 2018) и откладывают оотеки близко

друг к другу в пределах одного местообитания (Hurd, 1999). Учитывая наши наблюдения, можно выдвинуть гипотезу, что у тех богомолов, где самцы имеют полностью развитый вырост **раа**, длинные крылья самок являются результатом положительного отбора на сохранение за самками контроля над инициацией копуляции.

Во-вторых, отбор будет направлен на способность самцов преодолевать сопротивление самки и принуждать ее к спариванию. Главной областью гениталий, испытывающей давление такого отбора, будет вырост **раа**. У видов с длинным **раа** этот вырост демонстрирует разнообразные адаптации. Например, его вершина несет волоски, которые, вероятно, являются механорецепторами. У подавляющего большинства Mantodea вершина **раа** имеет крючковидную форму, которая является плезиоморфной для богомолов. Однако существуют таксоны и с иной формой вершины. На нашей кладограмме имеется от четырех до пяти независимых случаев появления нетипичной морфологии вершины **раа** (Рисунок 5.11). В подсемействе Mantinae семейства Mantidae вершина прямая и заостренная, причем у рода *Mantis* она похожа на гвизарму, обладая боковым шипом. Семейство Miomantidae характеризуется боковым выростом в виде параболической лопасти. У *Dactylopteryx flexuosa* (Dactylopterygidae), *Telomantis* sp. и *Gonypetella* sp. (Chroicopteridae) у **раа** имеются полноценные две вершины, направленные в разные стороны, причем у последних двух родов острая правая вершина значительно больше крючковидной левой. У некоторых других родов, например у *Mekongomantis* (Mantidae: Hierodulinae), ствол **раа** резко изогнут вверх на 90°. Как было продемонстрировано, самец действительно может форсировать вскрытие с помощью **раа**, несмотря на все попытки сопротивления со стороны самки. Это не противоречит случаям, когда самка свободно кооперирует с самцом, а также описанным в литературе случаям, когда самец часами «путешествует» верхом на самке, но копуляция так и не начинается. Как и с другими признаками, в популяции может присутствовать изменчивость по данному признаку, и разные самцы могут обладать разной способностью к принуждению. Набор статистики по способности самцов принудить самку к копуляции разумно начать именно с вышеперечисленных таксонов с необычной морфологией **раа**, которая может повышать эффективность захвата края генитальной пластинки самки, её оттягивания и/или проникновения выроста в генитальную камеру.

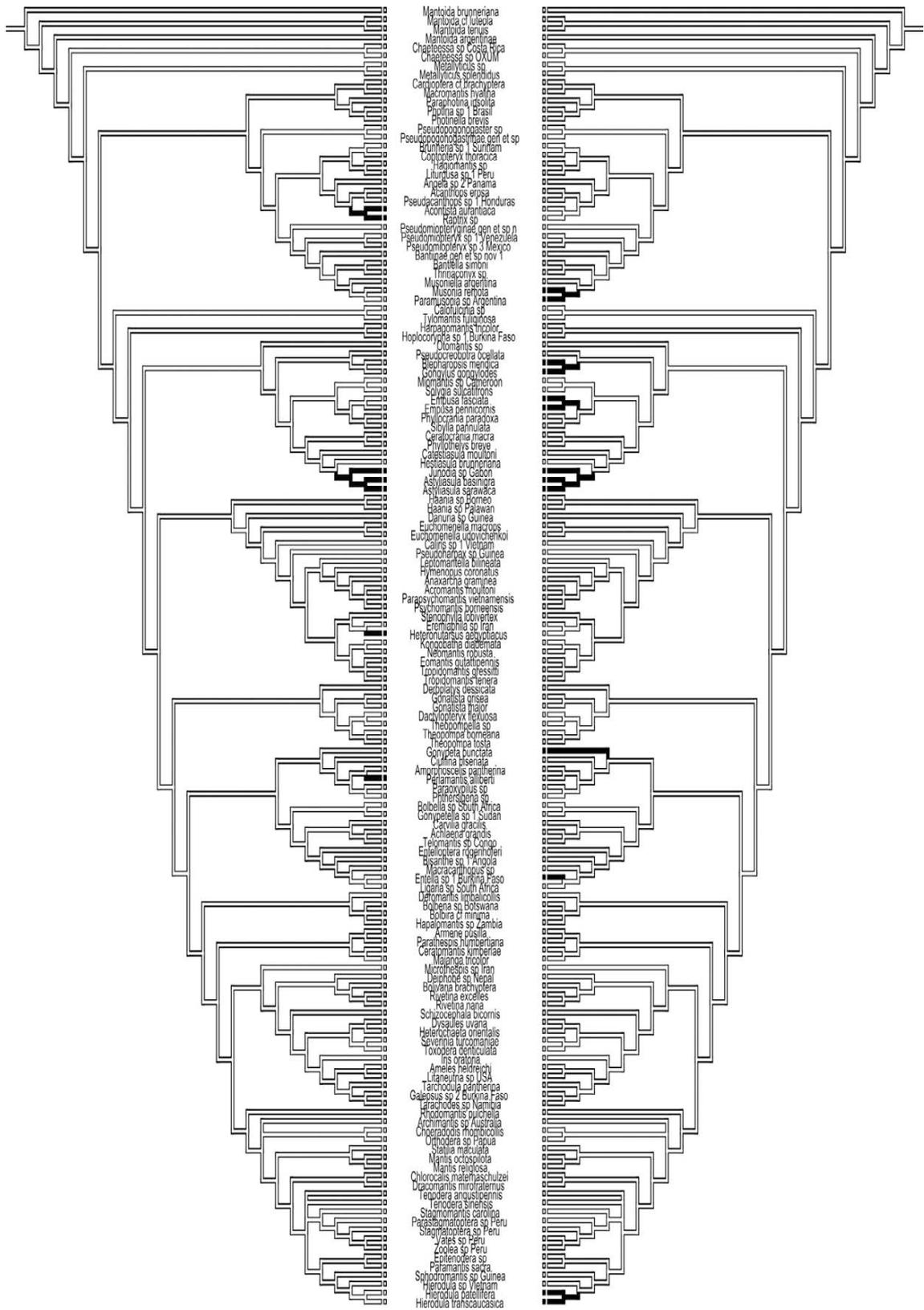
Весьма заманчиво предположить, что уже плезиоморфная крючковидная морфология вершины **раа** появилась именно как средство сексуального принуждения, особенно как часть стратегии «одной попытки» при наличии полового каннибализма. Однако, скорее всего, это не так, о чем свидетельствуют особенности полового поведения самца базального рода *Metallyticus*, имеющего типичный **раа**. Самец приближается к самке в наглой и агрессивной манере, что совершенно не похоже на все другие виды, у которых наблюдалось спаривание, в том числе те, у которых не наблюдали полового каннибализма (Holwell, 2007). Поза спаривания в этом роде отличается от «ложной позы «самец сверху»», возникновение которой у богомоллов связывалось именно с риском каннибализма (Grimaldi, Engel, 2005). Не существует ни одного сообщения о каннибализме у этого вида. Таким образом, каннибализм, похоже, может являться предковым лишь для Artimantodea, но не для Mantodea в целом. Закрытость генитальной камеры самки и половой каннибализм также эволюционно независимы, поскольку, как отмечено в Главе 3, специфическая для Dictyoptera морфология гениталий самки появилась до дивергенции тараканов и богомоллов, а половой каннибализм у тараканов отсутствует.

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 (при условии, что эти волоски действительно являются сенсиллами) 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*: Kohler, 2012a; *Stagmomantis*: Rocha, 2014), передними ногами (*Pseudoharpax*: Kohler, 2010; *Hymenopus*: Kohler, 2013) или и теми, и другими (*Omomantis*: Anonymous, 2011b). 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. Может ли он не просто побудить самку позволить самцу приблизиться, но запустить всю «программу» спаривания от начала и до конца?

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 богомолов копуляция физически невозможна без согласия самки. При этом на нашей кладограмме наблюдается три независимых случая частичной редукции **раа** и два случая полной (Рисунок 5.12). 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 богомолов 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 на дереве следует отметить случай повторного частичного развития **раа** (с полностью редуцированного до частично редуцированного состояния) в роде *Astyliasula*.

Сопоставление редукции или, напротив, усложнения строения выроста **раа** со строением генитальной пластинки показывает, что редукция **раа** сопровождается в двух случаях редукцией стилусов **sl9** (*Heteronutarsus* и *Junodia*+*Astyliasula*) (Рисунок 5.13) и в трех – появлением на генитальной пластинке **vf9** дополнительных структур (у *Empusidae* и *Junodia*+*Astyliasula*) (Рисунок 5.14). Наличие дополнительных вершин у выроста **раа**, напротив, не сопровождается редукцией стилусов или возникновением специфических структур генитальной пластинки.



**Рисунок 5.10.** Реконструкции редукции стилусов (черные ветви слева) и возникновения образований (выростов, шипов) на генитальной пластинке (черные ветви справа) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата.

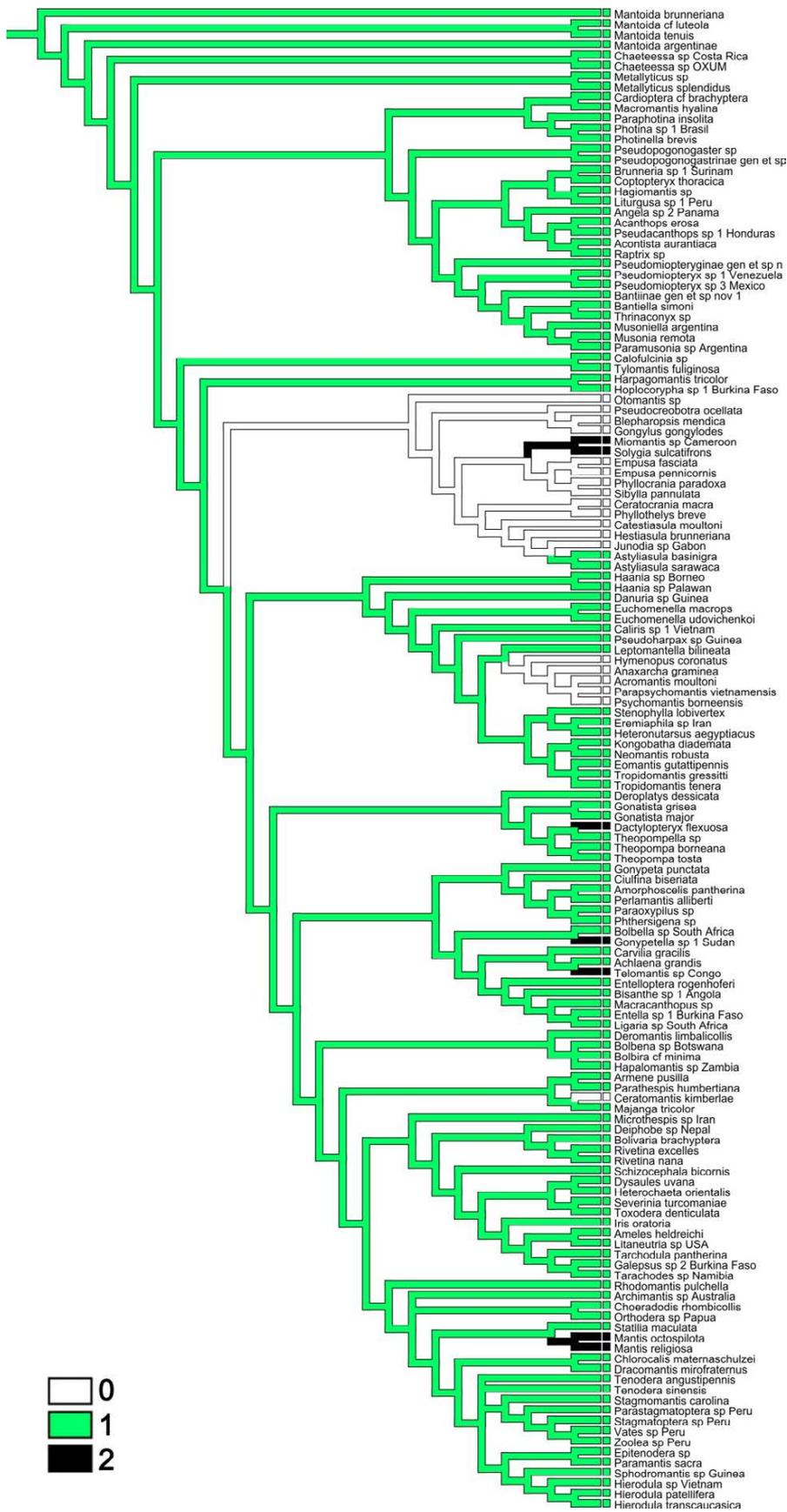
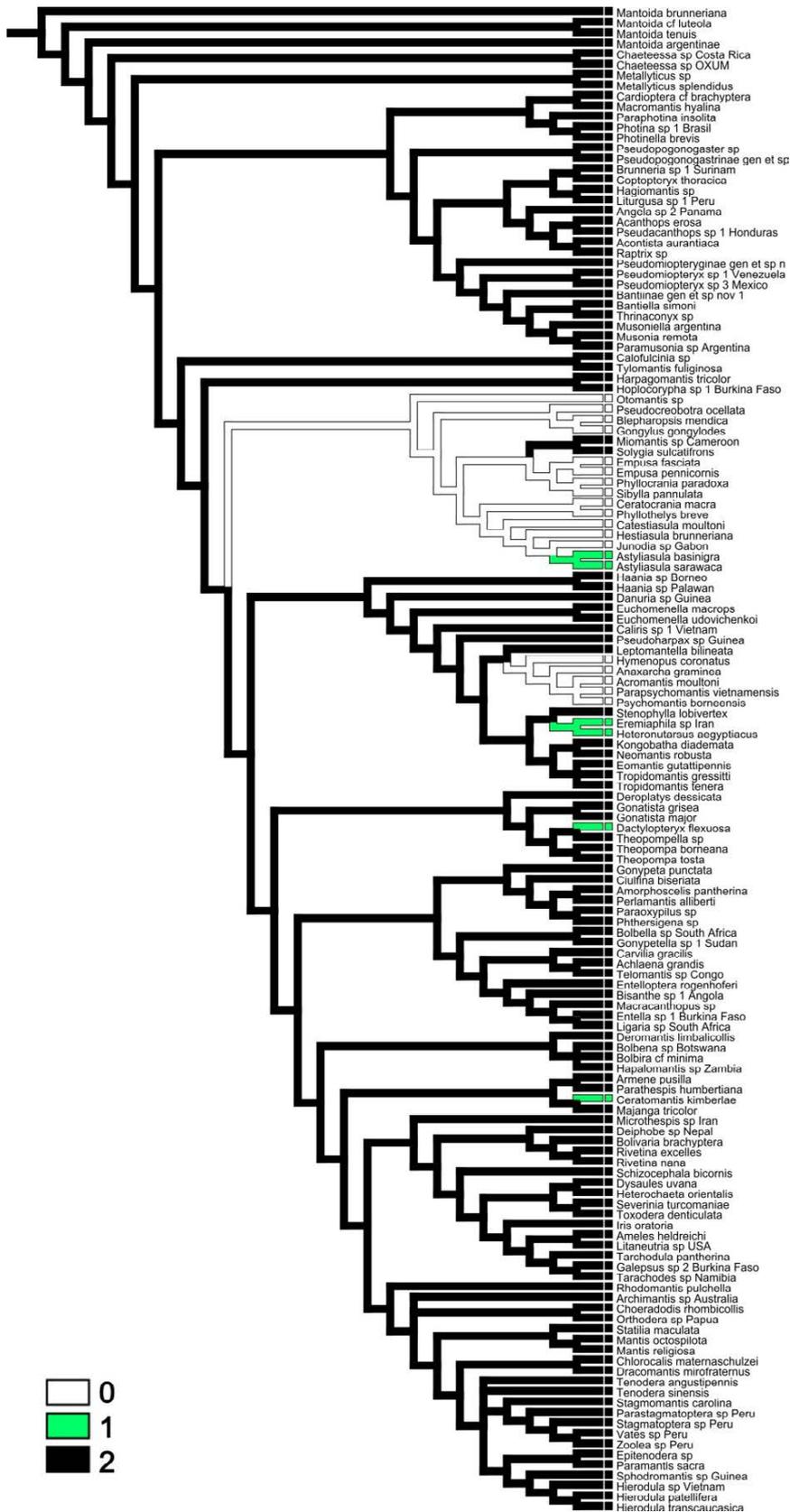
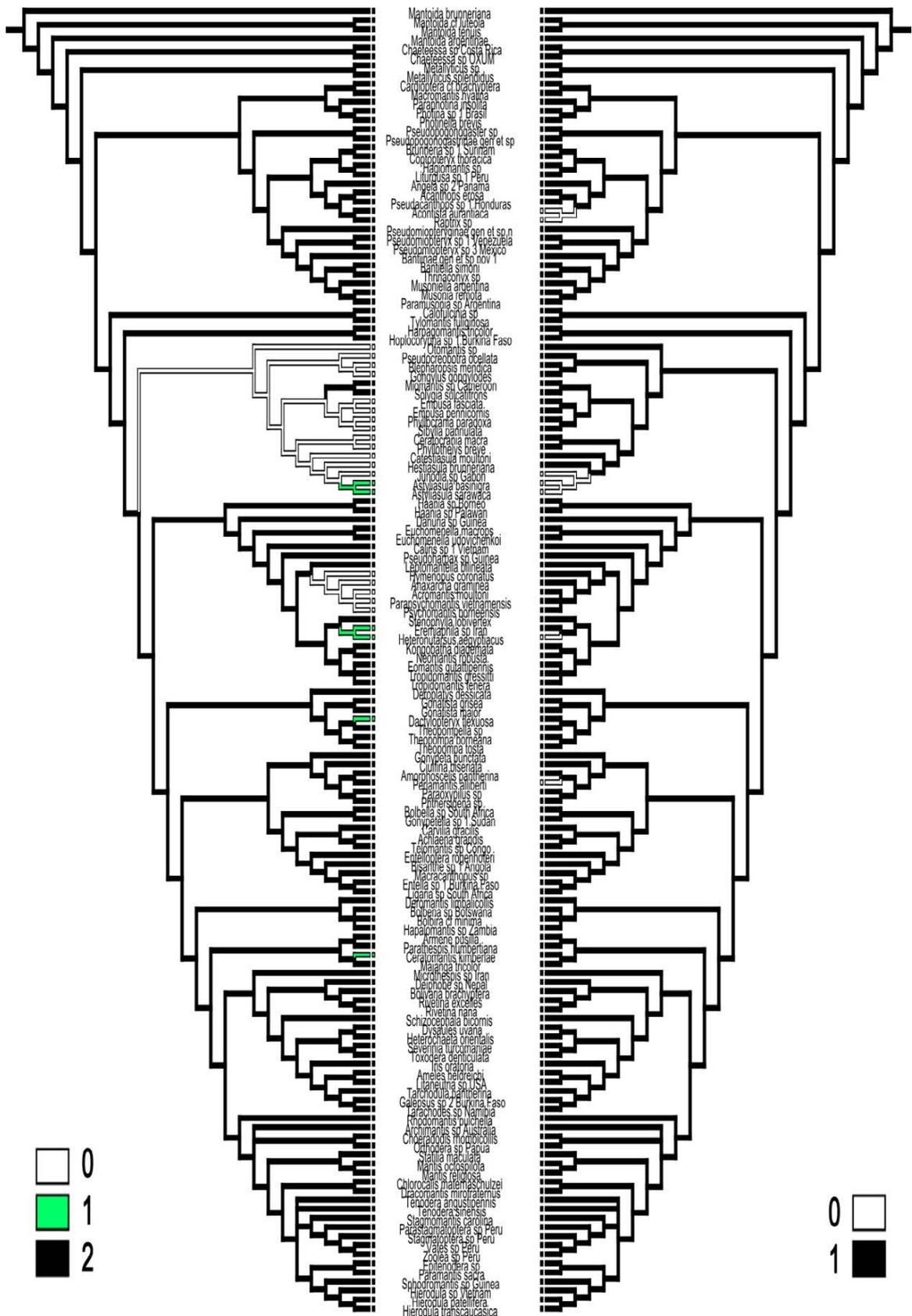


Рисунок 5.11. Реконструкции эволюции числа вершин выроста **раа** левого фалломера на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначено число вершин («0» означает, что **раа** умеренно или полностью редуцирован).



**Рисунок 5.12.** Реконструкции эволюции степени развития выроста **раа** левого фалломера (признак 62, Глава 4) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначена степень развития выроста: 0 – отсутствует; 1 – редуцирован до небольшой лопасти; 2 – полноценно развит.



**Рисунок 5.13.** Реконструкции эволюции степени развития выроста **раа** левого фалломера (слева) и редукции стилусов (справа) на эволюционном дереве Mantodea, построенном по признакам полового аппарата. Цветом обозначены степень развития выроста **раа** (слева, как на Рисунке 5.12) и наличие стилусов (справа, где белый цвет – это отсутствие).



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной целью нашего исследования было комплексное сравнительно-морфологическое исследование полового аппарата самцов богомолов, 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 богомолов, 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. Ежегодно систематиками описывается множество новых видов и от одного до нескольких новых родов Mantodea, и ранее неизвестные науке таксоны могут обладать неописанными структурами гениталий. Здесь мы сделали лишь первые шаги в классификации покровных элементов

и форм выростов. 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. Крупномасштабное разведение разнообразных видов, с большим количеством пар, фиксированных в разные моменты времени, обеспечит достаточное количество снимков, сделанных с помощью микротомографии. В качестве альтернативы, для лишь нескольких, но сильно отличающихся таксонов может быть сделана высокоскоростная радиография живой копулирующей пары под разными углами. Многие тенденции в эволюции морфологии гениталий самцов, в том числе левого комплекса в целом, зажима **pia-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 **pia-pva** у Mantodea, но зажимом **R2-pva** у Blattodea.

7) Выделено 182 признака, характеризующих разнообразие строения полового аппарата самцов богомолов. Большинство из них использованы для филогенетического анализа группы впервые. Благодаря высокой морфологической сложности своих состояний целый ряд признаков гениталий являются уникальными синапоморфиями определенных таксонов богомолов. 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 богомолов 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 **pne**, 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.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Большаков Л.В., Е.О. Щербаков, С.Г. Мазуров, С.К. Алексеев, С.А. Рябов, А.Б. Ручин. Самые северные находки богомола обыкновенного *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758) (Mantodea: Mantidae) в Европейской России // Эверсманния. 2010. Вып. 23–24. С. 22–25.
2. Горохов А.В. О классификации современных сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) с описанием новых таксонов // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. № 11. С. 1641–1651.
3. Горохов А.В. О системе и морфологической эволюции сверчковых семейства Gryllidae (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщение 1 // Зоологический журнал. 1986а. Т. 65. № 4. С. 516–527.
4. Горохов А.В. О системе и морфологической эволюции сверчковых семейства Gryllidae (Orthoptera, Grylloidea) с описанием новых таксонов. Сообщение 2 // Зоологический журнал. 1986б. Т. 65. № 6. С. 851–858.
5. Горохов А.В. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Часть 1 // Труды Зоологического института РАН. 1995а. Т. 260. С. 1–224.
6. Горохов А.В. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Часть 2 // Труды Зоологического института РАН. 1995б. Т. 260. С. 1–213.
7. Иванов В.П. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука, 2000. 279 с.
8. Пономаренко, М.Г. Выемчатокрылые моли подсемейства Dichomeridinae (Lepidoptera, Gelechiidae): функциональная морфология, эволюция и классификация // Чтения памяти А.И. Куренцова. 2004. № 15. С. 5–88.
9. Синицина Е.Е., С.Ю. Чайка. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: МГУ, 2006. 344 с.
10. Шевцова А. [Alena Shevtsova]. Спаривание богомолов (*Mantis mating*) [online]. Дата публикации 29 сентября 2021 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=FyeAEVw2km4>).

11. Agudelo A. A.. Filogenia de Photininae (Dictyoptera: Mantodea: Mantidae) baseada em dados morfológicos e moleculares [Ph. D. Dissertation]. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas de Amazônia, 2015. 240 pp.
12. Anisyutkin L.N.. New data on the genus *Haania* Sauss. (Dictyoptera, Mantidae, Thespinae) of Indochina, with description of a new species // Proceedings of the Russian Entomological Society. 2005. V. 76. P. 15–20.
13. Anisyutkin L.N., A.V. Gorochov. *Haania doroshenkoi*, a new species of mantises from Cambodia (Mantina: Mantidae: Thespinae) and a case of mirror symmetry in the structure of the male genitalia of mantises // Russian Entomological Journal. 2005. V. 13. No. 3. P. 119–122.
14. Anonymous [sakana20]. カマキリの交尾 [online]. 2011a. .Дата публикации 8 сентября 2011 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=salEbTxAFPI>)
15. Anonymous [kitkat39]. Zebra Mantis Mating ( *Omomantis Zebrata* ) [online]. 2011b. Дата публикации 25 ноября 2011 г. ( <https://www.youtube.com/watch?v=2SRD3F7ujCY>)
16. Anonymous [SilentDeviL9786]. Hierodula bipapilla 寬腹螳螂 Successfully Mated part 3 [online]. 2012. Дата публикации 8 июля 2012 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=g-xQV9Buznc>)
17. Anonymous [SilentDeviL9786]. Mating my 5th female Hierodula majuscula 2nd attempt .....Success [online]. 2013. Дата публикации 29 января 2013 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=wx3HT58tuKk>)
18. Anonymous [Mantidarium]. Indian flower mantis *Creobroter gemmatus* mating [online]. 2016. Дата публикации 8 мая 2016 г. ([https://www.youtube.com/watch?v=OzW\\_99-MESM](https://www.youtube.com/watch?v=OzW_99-MESM))
19. Anonymous [Meneer Spoor]. Paring van de spookbidsprinkhaan (*Phyllocrania paradoxa*) Ghost Mantis mating breeding [online]. 2020. Дата публикации 21 октября 2020 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=8ZXrW-eiFng>)

20. Anonymous [ameart tv]. female and male praying mantis eating a forbidden fruit even if pregnant? [online]. 2022. Дата публикации 26 сентября 2022 г.  
(<https://www.youtube.com/watch?v=T0hGnC9no3U>)
21. Arzanov Yu.G., V.V. Grebennikov. Cleonini (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) are monophyletic and flightless: tribe overview, rampant adult homoplasy and illustrated global diversity // *Zootaxa*. 2017. V. 4329. No. 1. P. 001–063.
22. Aspöck U., J.D. Plant, H.L. Nemeschkal. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera) // *Systematic Entomology*. 2001. V. 26. No. 1. P. 73-86.
23. Audinet-Serville J.-G. Revue méthodique des Insectes de l'ordre des Orthoptères // *Annales des Sciences Naturelles*. 1831. V. 22. P. 1–101.
24. Bai M., R.G. Beutel, K.-D. Klass, W. Zhang, X. Yang, B. Wipfler. Alienoptera – A new insect order in the roach–mantodean twilight zone // *Gondwana Research*. 2016. V. 39. P. 317-326.
25. Balderson J. Reversal of the phallic complex in the genera *Ciulfina* Giglio-Tos and *Stenomantis* Saussure (Mantodea: Mantidae: Iridopterygidae) // *Journal of the Australian Entomological Society* 1978. V. 17. P. 235–239.
26. Barry K.L., G.I. Holwell, M.E. Herberstein. Male mating behavior reduces the risk of sexual cannibalism in an Australian praying mantid // *Journal of Ethology*. 2009. V. 27. P. 377e383.
27. Barry K.L., G.I. Holwell, M.E. Herberstein. Multimodal mate assessment by male praying mantids in a sexually cannibalistic mating system // *Animal Behaviour*. 2010. V. 79. No. 5. P. 1165–1172.
28. Barry K.L., G.I. Holwell, M.E. Herberstein. A paternity advantage for speedy males? Sperm precedence patterns and female re-mating frequencies in a sexually cannibalistic praying mantid // *Evolutionary Ecology*. 2011. V. 25. P. 107–119.
29. Bazyluk W. Die geographische Verbreitung und Variabilität von *Mantis religiosa* (L.) (Mantodea, Mantidae), sowie Beschreibungen neuer Unterarten // *Annales Zoologici*. 1960. V. 18. No. 15. P. 231–272.

30. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Hymenopodinae // Genera Insectorum. 1934a. F. 196. P. 1–37.
31. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Sibyllinae und Empusinae // Genera Insectorum. 1934b. F.197. P. 1–10.
32. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Toxoderinae // Genera Insectorum. 1934c. F. 198. P. 1–9.
33. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Thespinae // Genera Insectorum. 1935a. F. 200. P. 1–32.
34. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Orthoderinae – Choeradodinae – Deroplatynae // Genera Insectorum. 1935b. F. 201. P. 1–9.
35. Beier M. Mantodea. Fam. Mantidae. Subfam. Mantinae // Genera Insectorum. 1935c. F. 203. P. 1–146.
36. Beier M. Mantodea. Hymenopodinae // Genera Insectorum. 1937a. F. 196, app. P. 1–2.
37. Beier M. Mantodea. Toxoderinae // Genera Insectorum. 1937b. F. 198, app. P. 1.
38. Beier M. Mantodea. Thespinae // Genera Insectorum. 1937c. F. 200, app. P. 1.
39. Beier M. Zwei neue Mantiden aus dem Congo // Ann. Nathist. Mus.Wien. 1950. V. 57. P. 258–262.
40. Beier M. Some new and interesting south African Mantids from the Transvaal Museum // Ann. Transvaal Mus. Pretoria. 1953. V. 22. No. 2. P. 255-262
41. Beier M. Exploration du Parc National de Upemba. Mantidea und Pseudophyllinae // Mission G. F. de Witt. 1954. V. 20, P. 1-77
42. Beier M. Neues zur Kenntnis der Gattung *Pyrgomantis* Gerst. (Mantidea) // Rev. Zool. Bot. Afr. 1957. V. 55. P. 90-100
43. Beier M. Ordnung: Mantodea Burmeister 1838 (*Raptorinae* Latreille 1802 ; *Mantodea* Handlirsch 1903 ; *Mantidea* auct.). In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1964. 5 III. Abt., 6. Buch, 5, pp. 849–970.

44. Beier M. Mantodea (Fangheuschrecken). In: Handbuch der Zoologie, eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. 1968. V. 4. No. 2. Teil 2/12, pp. 1–47.
45. Belousov I.A. Le complexe générique de *Nannotrechus* Winkler du Caucase et de la Crimée (Coleoptera, Carabidae, Trechini). Sofia, Moscow, St. Petersburg: Pensoft Publ. 1998. 256 p.
46. Berg M., C.J. Schwarz, J.E. Mehl. Die Gottesanbeterin. *Mantis religiosa*. Hohenwarsleben: Westarp Wissenschaften, 2011. 521 p.
47. Berlese A. Ricerche sugli organi genitali degli Ortoteri // Reale Accademia dei Lincei. 1882. V. 11. No. 3. P. 3-5
48. Berlese A. Gli insetti: loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll 'uomo. Milano: Società Editrice libraria, 1909. 1004 p.
49. Brannoch S.K., F. Wieland, J. Rivera, K.-D. Klass, O. Béthoux, G.J. Svenson. Manual of praying mantismorphology, nomenclature, and practices (Insecta, Mantodea) // ZooKeys. 2017. V. 696. P. 1–100.
50. Brunner de Wattenwyl C. Révision du système des Orthoptères et description des espèces rapportées par M. Leonardo Fea de Birmanie // Annali del Museo Civico de Storia Naturale Giacomo Doria, Genova. 1893. V. 13. No. 33. P. 76–101, 217–219.
51. Burmeister H. Handbuch der Entomologie. 1838. V. 2. No. 2. P. 397–756.
52. Chopard L. Mantidae. In: Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911–1912). Résultats scientifiques. A. Schulz, Paris, 1914. pp. 23–80.
53. Chopard L. L'accouplement et le fonctionnement de l'armure copulatrice des Blattidae (Orthopteres). Bulletin de la Société zoologique de France. 1919. V. 44. P. 347–353.
54. Chopard L. Recherches sur les conformations et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères. Rennes: Oberthur, 1920. 352 p.
55. Chopard L. Sous-ordre des Mantodea. In: Grassé, P.-P., Traité de Zoologie, 9. 1949. Masson, Paris, P. 386–407.
56. Christensen T., W.D. Brown. Population structure, movement patterns, and frequency of multiple matings in *Tenodera sinensis* (Mantodea: Mantidae) // Environmental Entomology. 2018. V. 47. No. 3. P. 676–683.

57. Crudgington H.S., M.T. Siva-Jothy. Genital damage, kicking and early death // *Nature*. 2000. V. 407. P. 855–856.
58. Davis W.J., E. Liske. Cerci mediate mating movements in the male praying mantis // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*. 1988. V. 92. No. 1. P. 47–55.
59. Delfosse E., A. Bauduin, C. Bauduin. Taxinomie, biogéographie et biologie de la Mante-orchidée *Hymenopus coronatus* (Olivier, 1792) (Insecta : Mantodea, Hymenopodidae) // *Le bulletin d'Arthropoda*. 2007. V. 34. No. 4. P. 3–21.
60. Dougherty L.R., L.W. Simmons. X-ray micro-CT scanning reveals temporal separation of male harm and female kicking during traumatic mating in seed beetles // *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. V. 284. P. 20170550.
61. Douglas H. Phylogenetic relationships of Elateridae inferred from adult morphology, with special reference to the position of Cardiophorinae // *Zootaxa*. 2011. V. 2900. P. 1–45.
62. Dunbar J., F. Gillies, R. Mann [Team Candiru]. The clumsy mating rituals of the cryptic mantis [online]. 2017. Дата публикации 14 октября 2017 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=HFBAKTcUi7U>)
63. Eberhard W.G. Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions // *Genetica*. 2010. V. 138. P. 5–18.
64. Eberhard W.G. Experiments with genitalia: a commentary // *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. V. 26. No. 1. P. 17–21.
65. Ehl J. [Jan Ehl]. Boxing mantis, *Otomantis scutigera* – copulation [online]. 2015. Дата публикации 30 ноября 2015 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=Nn3mUD4tvag>)
66. Ehrmann R. *Mantodea: Gottesanbeterinnen der Welt*. Münster: Natur und Tier Verlag GmbH, 2002. 519 p.
67. Exner D. [Velve 123]. *Eremiaphila* mating [online]. 2018. Дата публикации 9 марта 2021. (<https://www.youtube.com/watch?v=1PqNiQCLRQQ>)
68. Exner D. [Velve 123]. *Metallyticus splendidus* mating [online]. 2021. Дата публикации 15 июля 2021 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=yzOH5b5afTM>)

69. Farris J.S. The retention index and rescaled consistency index // *Cladistics*. 1989. V. 5. P. 417-419
70. Fisher J.R. [Lisran]. Chinese Mantis Mating [online]. 2013. Дата публикации 22 июня 2013 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=5pxUEb2ciOg>)
71. Gerhardt U. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. II // *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*. 1914. V. 37. P. 1–64.
72. Giglio-Tos E. Mantidi esotici I. Gen. Calidomantis // *Bullettino della Società entomologica italiana*. 1911a. V. 41. P. 151–200.
73. Giglio-Tos E. Mantidi esotici II. Le Polispilote // *Bullettino della Società entomologica italiana*. 1911b. V. 42. P. 3–38.
74. Giglio-Tos E. Mantidi esotici III. Gen. Tarachodes Burm // *Bullettino della Società entomologica italiana*. 1911c. V. 42. P. 94–130.
75. Giglio-Tos E. Mantidi esotici IV. Gen. Galepsus Stål // *Bullettino della Società entomologica italiana*. 1911d. V. 42. P. 142–169.
76. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. V. Mantes, Tenoderae, Hierodulae et Rhomboderae // *Bullettino della Società entomologica Italiana*. 1912. V. 43. P. 3–167.
77. Giglio-Tos E. Orthoptera, Fam. Mantidae, Subfam. Perlamantinae // *Genera Insectorum*. 1913. F. 144. P. 1–13.
78. Giglio-Tos E. Mantidi esotici VI. Perlamantinae // *Bullettino della Società entomologica italiana*. 1914a. V. 45. P. 3–60.
79. Giglio-Tos E. Mantidi esotici VII. Vatinae // *Bollettino dei Musei di Zoologia et Anatomia comparata della R. Università di Torino*. 1914b. V. 29. No. 684. P. 3–88.
80. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. VIII. Acromantinae // *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino*. 1915a. V. 30. No. 702. P. 1–16.
81. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. Generi e specie nuove // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1915b. V. 46. P. 31–108.

82. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. Generi e specie nuove // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1915c. V. 46. P. 134–200.
83. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. Generi e specie nuove // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1916. V. 47. P. 3–44.
84. Giglio-Tos E. Mantidi esotici. Generi e specie nuove // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1917a. V. 48. P. 43–108.
85. Giglio-Tos E. Note al catalogo dei mantidi di Kirby // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1917b. V. 48. P. 139–163.
86. Giglio-Tos E. Saggio di una nuova classificazione dei mantidi // *Bullettino della Società Entomologica Italiana*. 1919. V. 49. P. 50–87.
87. Giglio-Tos E. Orthoptera, Fam. Mantidae, Subfam. Eremiaphilinae // *Genera Insectorum*. 1921. F. 177. P. 1–36.
88. Giglio-Tos E. *Das Tierreich*. 50. Lfg. Orthoptera Mantidae. Berlin, Leipzig: Walter de Gruyter & Co., 1927. XL + 707 p.
89. Gorochov A.V. Evolution and taxonomic significance of the copulatory apparatus in Ensifera (Orthoptera). Part 1: General concepts and origin // *Zoosystematica Rossica*. 2014. V. 23. No. 2. P. 197–209.
90. Gorochov A.V. Evolution and taxonomic significance of the copulatory apparatus in Ensifera (Orthoptera). Part 2: Male genitalia in Grylloidea // *Zoosystematica Rossica*. 2015. V. 24. No. 1. P. 31–41.
91. Govorov V. First record of the courtship behaviour of *Eremiaphila* sp. (Insecta: Mantodea: Eremiaphilidae), from Israel // *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 2019. V. 65. P. 287–289.
92. Grimaldi D., M.S. Engel. *Evolution of the Insects*. Cambridge, New York, Melbourne: Cambridge University Press, 2005. 755 p.
93. Goloboff P.A., M.E. Morales. TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel // *Cladistics*. 2023. V. 39. No. 2. P. 144–153.

94. Gupta P.D. On copulation and insemination in the cockroach *Periplaneta americana* (Linn.) // Proceedings of the National Academy of Sciences, India. 1946. V. 13. P. 65–71.
95. Handlirsch A. Handbuch der Entomologie. Geschichte, Literatur, Technik, Paläontologie, Phylogenie und Systematik. Gustav Fischer, Iena. 1925. V. 3. P. 169–1040.
96. Handlirsch A. Mantodea oder Fangheuschrecken. In: Kükenthal, W. & Krumbach, T. (Ed.), Handbuch der Zoologie, 4. Progoneata-Chilopoda-Insecta I (10) ordnung der Pterygogenea. Walter de Gruyter & Co, Berlin und Leipzig, 1930. P. 803–819.
97. Hashimoto K., K. Suzuki, F. Hayashi. Unique set of copulatory organs in mantises: Concealed female genital opening and extremely asymmetric male genitalia // Entomological Science. 2016. V. 19. P. 383–390.
98. Hebsgaard M.B., N.M. Andersen, J. Damgaard. Phylogeny of the true water bugs (Nepomorpha: Hemiptera–Heteroptera) based on 16S and 28S rDNA and morphology // Systematic Entomology. 2004. V. 29. No. 4. P. 488–508.
99. Hideg J.I. The territorial behavior of the *Mantis religiosa* and its migration propensity // Buletin de Informare Sociatatea Lepidopterologica Romana. 1995. V. 5. No. 3–4. P. 291–296.
100. Holwell G.I. Spermatophore feeding and mating behaviour in praying mantids (Mantodea: Liturgusidae) // Journal of Zoology. 2007. V. 271. P. 255–260.
101. Holwell G.I. Male control of copulation duration in *Ciulfina* praying mantids (Insecta Mantodea) // Ethology Ecology & Evolution. 2008. V. 20. No. 1. P. 61–70.
102. Holwell G.I., M.E. Herberstein. Chirally dimorphic male genitalia in praying mantids (*Ciulfina*: Liturgusidae) // Journal of Morphology. 2010. V. 271. P. 1176–1184.
103. Holwell G. I., K. L. Barry, M. E. Herberstein. Mate location, antennal morphology and ecology in two praying mantids (Insecta: Mantodea) // Biological Journal of the Linnaean Society. 2007. V. 91. P. 307e313.
104. Holwell G.I., O. Kazakova, F. Evans, J.C. O’Hanlon, K.L. Barry. The functional significance of chiral genitalia: Patterns of asymmetry, functional morphology and

- mating success in the praying mantis *Ciulfina baldersoni*. PLoS ONE. 2015. V. 10. No. 6. P. e0128755.
105. Holwell G.I., C. Winnick, T. Tregenza, M.E. Herberstein. Genital shape correlates with sperm transfer success in the praying mantis *Ciulfina klassi* (Insecta: Mantodea) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2010. V. 64. P. 617–625.
  106. Hosken D.J., P. Stockley. Sexual selection and genital evolution // Trends in Ecology and Evolution. 2004. V. 19. No. 2. P. 87-93.
  107. Hörnig M.K., C. Haug, J.W. Schneider, J.T. Haug. Evolution of reproductive strategies in dictyopteran insects – clues from ovipositor morphology of extinct roachoids // Acta Palaeontologica Polonica. 2018. V. 63. No. 1. P. 1–24.
  108. Huber B.A., B.J. Sinclair, M. Schmidt. The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects // Biological Reviews. 2007. V. 82. P. 647–698.
  109. Hünefeld F., N.P. Kristensen. The female postabdomen and internal genitalia of the basal moth genus *Agathiphaga* (Insecta: Lepidoptera: Agathiphagidae): morphology and phylogenetic implications // Zoological Journal of the Linnean Society. 2010. V. 159. P. 905-920.
  110. Hurd L.E. Ecology of Praying Mantids. In: Prete F.R., H. Wells, P.H. Wells, L.E. Hurd (Eds). The Praying Mantids. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, 1999. p. 43–60.
  111. Jantsch L.J. Estudos filogenéticos em Mantódeos Americanos (Insecta: Pterygota: Mantodea) [Ph. D. Dissertation]. Rio Grande do Sul: Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, 1999. 138 p.
  112. Jayaweera A., D.N. Rathnayake, B. Dean, K.L. Barry. Chemical signalling and context dependent polyandry in the false garden mantid *Pseudomantis albofimbriata* (Mantodea: Mantidae) // Austral Entomology. 2019. V. 58. No. 2. P. 463–468.
  113. Jensen D., G.J. Svenson, H. Song, M.F. Whiting. Phylogeny and evolution of male genitalia within the praying mantis genus *Tenodera* (Mantodea: Mantidae) // Invertebrate Systematics. 2009. V. 23. P. 409–421.
  114. Kaltenbach A. Unterlagen für eine Monographie der Mantodea des südlichen Afrika: 1. Artenbestand, geographische Verbreitung und Ausbreitungsgrenzen (Insecta:

- Mantodea) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1996. V. 98B. P. 193–346.
115. Kaltenbach A. Unterlagen für eine Monographie der Mantodea (Insecta) des südlichen Afrika: 2. Bestimmungstabellen für die höheren Taxa, Nachträge zum Artenbestand // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1998. V. 100B. P. 19–59.
116. Khalifa A. Spermatophore production in *Blatella germanica* L. (Orthoptera: Blattidae) // Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A. 1950. V. 25. No. 4–6. P. 53–61.
117. Kirby W.F. A synonymic Catalogue of Orthoptera. Vol. I. Orthoptera Euplexoptera, Cursoria et Gressoria. London: British Museum (Natural History), 1904. X + 501 p.
118. Klass K.-D. The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. Bonner Zoologische Monographien. Bd. 42. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 1997. 341 p.
119. Klass K.-D. The ovipositor of Dictyoptera (Insecta): homology and ground-plan of the main elements // Zoologischer Anzeiger. 1998. V. 236. P. 69–101.
120. Klass K.-D., R. Meier. A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters // Entomologische Abhandlungen. 2006. V. 61. No. 1-2. P. 3–50.
121. Kluge A., J.S. Farris. Quantitative phyletics and the evolution of anurans // Systematic Zoology. 1969. V. 18. P. 1–32.
122. Kohler H. [precarious333]. Gambian Spotted-Eye Flower Mantis [online]. 2010. Дата публикации 2 ноября 2010 г.  
(<https://www.youtube.com/watch?v=m8RQuS5ytnk>)
123. Kohler H. [precarious333]. Rhombodera cf valida coupling (extreme closeup) [online]. 2012a. Дата публикации 6 августа 2012 г.  
(<https://www.youtube.com/watch?v=OxHIsO9tseA>)
124. Kohler H. [precarious333]. Oxyopsis gracilis (RUST) coupling [online]. 2012b. Дата публикации 14 августа 2012 г.  
([https://www.youtube.com/watch?v=kIXOb\\_i8uQw](https://www.youtube.com/watch?v=kIXOb_i8uQw))

125. Kohler H. [precarious333]. Purple Boxers mating [online]. 2012c. Дата публикации 7 октября 2012 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=BhnMmFpUHUE>)
126. Kohler H. [precarious333]. Oxyopsis gracilis (RUST) coupling [online]. 2012b. Дата публикации 4 марта 2013 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=pdmG9aupuCY>)
127. La Greca M. Sulla struttura morfologica dell'apparato copulatore dei Mantoidei // Annali dell'Istituto Superiore di Scienze e lettere "S. Chiara" di Napoli. 1955. V. 1953–54. P. 1–28.
128. La Greca M., A. Rainone. Il dermascheletro e la muscolatura dell'addome di *Mantis religiosa* // Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli. 1949. V. 1. No. 5. P. 1-43
129. Latreille P.A. Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes, 3. Paris: Dufart, 1802. 12 + 467 p.
130. Lawrence J.F., A. Ślipiński, A.E. Seago, M.K. Thayer, A.F. Newton, A.E. Marvaldi. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae // Annales Zoologici. 2011. V. 61. No. 1. P. 1–217.
131. Legendre F., A. Nel, G.J. Svenson, T. Robillard, R. Pellens, P. Grandcolas. Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence // PLoS One. 2015. V. 10. No. 7. P. e0130127.
132. Levereault P. The morphology of the Carolina mantis (*Stagmomantis carolina*) // Bull. Sci. Univ. Kansas. 1936. V. 24. No. 13. P. 205-259.
133. Li X. Disambiguating the scientific names of cockroaches // Palaeoentomology. 2019. V. 2. No. 4. P. 390–402.
134. Lin Y.-J., L.-N. Cai, Y.-Y. Zhao, H.-Y. Cheng, K.B. Storey, D.-N. Yu, J.-Y. Zhang. Novel mitochondrial gene rearrangement and intergenic regions exist in the mitochondrial genomes from four newly established families of praying mantises (Insecta: Mantodea) // Insects. 2022. V. 13. No. 7. P. 564–582.
135. Lin Y.-J., L.-H. Zhang, Y. Ma, K.B. Storey, D.-N. Yu, J.-Y. Zhang. Novel gene rearrangements in mitochondrial genomes of four families of praying mantises (Insecta, Mantodea) and phylogenetic relationships of Mantodea // Gene. 2023. V. 880. P. 147603.
136. Liske E., W.J. Davis. Courtship and mating behavior of the Chinese praying

- mantis, *Tenodera aridifolia sinensis* // *Animal Behaviour*. 1987. V. 35. P. 1524–1537.
137. Liu Q., Y. Liu, Q. Liu, L. Tian, H. Li, F. Song, W. Cai. Exploring the mitogenomes of Mantodea: new insights from structural diversity and higher-level phylogenomic analyses // *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. V. 24. P. 10570.
138. Lombardo F., M.B.D. Stiewe, S. Ippolito. Chirality of male genitalia in *Otomantis casaica* Giglio-Tos, 1915 (Mantodea: Hymenopodidae, Acromantinae) // *Zootaxa*, 2016. V. 4105. No. 2. P. 198-200.
139. Lundqvist T. [Real Wild Wildlife Footage]. Praying Mantis mating on green leaf in rainforest [online]. 2021. Дата публикации 1 декабря 2021 г. (<https://www.youtube.com/watch?v=ZTnJsny56TU>)
140. Luo C., R.G. Beutel, M.S. Engel, K. Liang, L. Li, J. Li, C. Xu, P. Vršanský, E.A. Jarzembowski, B. Wang. Life history and evolution of the enigmatic Cretaceous–Eocene Alienopteridae: A critical review // *Earth-Science Reviews*, 2022. V. 225. P. 103914.
141. Ma Y., L.-P. Zhang, Y.-J. Lin, D.-N. Yu, K.B. Storey, J.-Y. Zhang. Phylogenetic relationships and divergence dating of Mantodea using mitochondrial phylogenomics // *Systematic Entomology*. 2023. In press (10.1111/syen.12596).
142. Maldaner C. Morfologia comparada da genitália feminina de Mantodea (Dictyoptera). [Ph.D. thesis]. Manaus: Instituto Nacional Pesquisas da Amazônia, 2019.
143. Maxwell M.R. Mating behavior. In: Prete F.R., H. Wells, P.H. Wells, L.E. Hurd. (Eds) *The Praying Mantids*. Baltimore, London: The Johns Hopkins University Press, 1999. p. 69–89.
144. Milledge G.A. A revision of *Rhodomantis* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Mantidae: Mantinae) // *Zootaxa*. 2014. V. 3797. No. 1. P. 39–64.
145. Miller J.A. Repeated evolution of male sacrifice behavior in spiders correlated with genital mutilation // *Evolution*. 2007. V. 61. P. 1301–1315.
146. Mirzaee Z., S. Sadeghi, R. Battiston. Biology and life cycle of the praying mantid *Hierodula tenuidentata* Saussure, 1869 (Insecta: Mantodea) // *Iranian Journal of Science and Technology, Transactions A: Science*. 2022. V. 46. P. 1163–1169.
147. Misof B. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // *Science*. 2014. V. 346. P. 763–167.

148. Nagata Y., H. Nishino, K. Kuroda, T. Shinohara, D. Satomi, K. Terada, T. Nishimura, T. Kuroda, Y. Inoue, Y. Park, Y. Takami. Reproductive phenology and female mating frequency of the praying mantid *Tenodera angustipennis* in western Japan // *Ecological Entomology*. 2022. V. 47. P. 423–431.
149. Otte D., L. Spearman, M.B.D. Stiewe. Mantodea Species File Online. Version 5.0/5.0. [online]. 2023. Дата публикации 2 мая 2023 г.  
(<http://Mantodea.SpeciesFile.org>)
150. Palacino-Rodriguez F., E. Gonzalez-Soriano, C.E. Sarmiento. Phylogenetic signal of subsets of morphological characters in the genus *Erythemis* (Anisoptera: Libellulidae) // *Caldasia*, 2014. V. 36. No. 1. P. 85-106.
151. Peytoureau S.A. Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des insectes. Paris: Société d'éditions scientifiques, 1895. 248 p.
152. Puurtinen M., L. Fromhage. Evolution of male and female choice in polyandrous systems // *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. V. 284. No. 1851. P. 20162174.
153. Qadri M.A.H. The life-history and growth of the cockroach *Blatta orientalis*, Linn. // *Bulletin of Entomological Research*. 1938. V. 29. No. 3. P. 263–276.
154. Quesnel V.C. Observations on the reproductive behaviour of the mantis, *Acontiothespis multicolor* // *Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*. 1967. V. 1967. P. 53–56.
155. Remane A. Die Grundlagen des naturlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig, 1956. 400 p.
156. Rivera J., G.J. Svenson. The Neotropical 'polymorphic earless praying mantises' – part I: molecular phylogeny and revised higher-level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea) // *Systematic Entomology*. 2016. V. 41. P. 607–649.
157. Rocha C. [Cleusa Rocha]. Mantis mating and canibalism #246 [online]. 2014. Дата публикации 27 марта 2014 г.  
(<https://www.youtube.com/watch?v=c8wFM1YDcO8>)
158. Roeder K.D. An experimental analysis of the sexual behavior of the praying mantis (*Mantis religiosa* L.) // *The Biological Bulletin*. 1935. V. 69. No. 2. P. 203–220.

159. Roth L.M. The male genitalia of Blattaria. VI. Blaberidae: Oxyhaloinae // *Psyche*. 1971. V. 78. No. 1–2. P. 84–106.
160. Roth L.M., R. H. Bart, Jr. The sense organs employed by cockroaches in mating behavior // *Behavior*. 1967. V. 28. No. 1-2. P. 58–94.
161. Roth L.M., E.R. Willis. A study of cockroach behavior // *The American Midland Naturalist*. 1952. V. 47. No. 1. P. 66–129.
162. Roth L.M., E.R. Willis. The reproduction of cockroaches // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 1954. V. 122. No. 12. P. 1–49.
163. Roy R. A historical review of nomenclature and high-level classification of praying mantises (Mantodea), including a provisional checklist of the names associated to suprageneric ranks // *Zootaxa*. 2014. V. 3792. No. 1. P. 9-28.
164. Saussure H. de. Essai d'un système des mantides // *Mittheilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft*. 1869. V. 3. No. 2. P. 49–73.
165. Saussure H. de. Additions au système des mantides // *Mittheilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft*. 1870. V. 3. No. 5. P. 221–244.
166. Saussure H. de. Mélanges orthoptérologiques. III<sup>me</sup> Fascicule. IV. Mantides // *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*. 1871a. V. 21. No. 1. P. 1–214.
167. Saussure H. de. Mélanges orthoptérologiques. Supplément au III<sup>me</sup> Fascicule. Mantides // *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*. 1871b. V. 21. No. 1. P. 239–337.
168. Saussure H. de. Mélanges orthoptérologiques. IV<sup>me</sup> Fascicule. Mantides et Blattides // *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*. 1872. V. 23. No. 2. P. 1–164.
169. Saussure H. de. Orthoptera Centrali-Americana - Famille des Mantides // *Soc. Entomol.* 1892. V. 7. No. 16. P. 121-124.
170. Saussure H. de. Orthoptera – Mantidae // *Abh. Senckenb. Nat. Ges.*. 1899. V. 1. No. 24. P. 567-664 (586-599).

171. Saussure H. de, L. Zehntner. *Biologia Centrali - Americana. Insecta - Orthoptera – Mantidae* // *Soc. Entomol.* 1894. V. 1. P. 123-197.
172. Schauff M.E., J.C. Jones. The sexual behavior of *Tenodera sinensis* (Sauss.) (Orthoptera: Mantidae) // *Journal of the New York Entomological Society.* 1978. V. 86. No. 4. P. 319.
173. Schilthuizen M. Something gone awry: unsolved mysteries in the evolution of asymmetric animal genitalia // *Animal Biology.* 2013. V. 63. P. 1–20.
174. Schwarz C.J., R. Roy. The systematics of Mantodea revisited: an updated classification incorporating multiple data sources (Insecta: Dictyoptera) // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.).* 2019. V. 55. No. 2. P. 101–196.
175. Sereno P.C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics // *Cladistics.* 2007. V. 23. P. 565-587.
176. Shcherbakov E., V. Govorov. *Statilia maculata* (Thunberg, 1784) – the first invasive praying mantis (Mantodea, Mantidae) in the fauna of Russia // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.).* 2020. V. 56. No. 3. P. 189-202.
177. Shi Y., L.-Y. Li, Q.-P. Liu, M.Y. Ali, Z.-L. Yuan, G. Smaghe, T.-X. Liu. Complete mitochondrial genomes of four species of praying mantises (Dictyoptera, Mantidae) with ribosomal second structure, evolutionary and phylogenetic analyses // *PLoS ONE.* 2021. V. 16. No. 11. P. e0254914.
178. Simmons L.W. Sexual selection and genital evolution // *Austral Entomology.* 2014. V. 51. P. 1-17.
179. Sjöstedt Y. Über einige von Herrn Prof. E. Lönnenberg in Britisch Ostafrika eingesammelte Orthopteren // *Arkiv för Zoologi.* 1912. V. 7. No. 38. P. 1–28.
180. Snodgrass R.E. The male genitalia of orthopteroid insects // *Smithsonian Miscellaneous Collections.* 1937. V. 96. No. 5. P.1–107.
181. Song H., S.R. Bucheli. Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics // *Cladistics.* 2009. V. 25. P. 1-13.
182. Song H., R. Marino-Perez. Re-evaluation of taxonomic utility of male phallic complex in higher-level classification of Acridomorpha (Orthoptera: Caelifera) // *Insect*

- Systematics & Evolution. 2013. V. 44. P. 241-260.
183. Sreng L. Cockroach mating behaviors, sex pheromones, and abdominal glands (Dictyoptera: Blaberidae) // Journal of Insect Behavior. 1993. V. 6. No. 6. P. 715–735.
184. Stål C. Recherches sur le système des Mantides // Bihang till Konglika Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. 1873. V. 1. No. 10. P. 1–26.
185. Stål C. Systema Mantodeorum. Essai d'une systématisation nouvelle des Mantodées // Bihang till Konglika Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. 1877. V. 4. No. 10. P. 1–91
186. Svenson G.J., H.M. Rodrigues. A Cretaceous-aged Palaeotropical dispersal established an endemic lineage of Caribbean praying mantises // Proceedings of the Royal Society B. 2017. V. 284. P. 20172180.
187. Svenson G.J., M.F. Whiting. Phylogeny of Mantodea based on molecular data: evolution of a charismatic predator // Systematic Entomology. 2004. V. 29. P. 359–370.
188. Svenson G. J., M.F. Whiting, Reconstructing the origins of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): the role of Gondwanan vicariance and morphological convergence // Cladistics. 2009. V. 25. P. 468–514.
189. Svenson G.J., N.B. Hardy, H.M. Cahill Wightman, F. Wieland. Of flowers and twigs: phylogenetic revision of the plant-mimicking praying mantises (Mantodea: Empusidae and Hymenopodidae) with a new suprageneric classification // Systematic Entomology. 2015. V. 40. No. 4. P. 789-834.
190. Tarasov S., F. Génier. Innovative Bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters // PLoS ONE. 2015. V. 10. No. 3. P. e0116671.
191. Tarasov S.I., A.Y. Solodovnikov. Phylogenetic analyses reveal reliable morphological markers to classify mega-diversity in Onthophagini dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) // Cladistics. 2011. V. 27. P. 490-528.
192. Umbers K.D.L., G.I. Holwell, A.J. Stow, M.E. Herberstein. Molecular evidence for variation in polyandry among praying mantids (Mantodea: *Ciulfina*) // Journal of Zoology. 2010. V. 284. P. 40–45.
193. Vanitha K., P.S. Bhat, T.N. Raviprasad, K.K. Srikumar. Biology and behaviour of *Ephestiasula pictipes* (Wood-Mason) (Hymenopodidae: Mantodea) under captive

- breeding // International Journal of Pest Management. 2016. V. 62. No. 4. P. 308–318.
194. Wägele J.W. Foundations of phylogenetic systematics. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2005. 365 p.
195. Walker E.M. The terminal abdominal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study. Part II The terminal abdominal structures of the male // Annals of the Entomological Society of America. 1922. V. 15. P. 1–76.
196. Watanabe E., T. Adachi-Hagimori, K. Miura, M. Maxwell, Y. Ando, Y. Takematsu. Multiple paternity within field-collected egg cases of the praying mantid *Tenodera aridifolia* // Annals of the Entomological Society of America. 2011. V. 104. No. 2. P. 348–352.
197. Weggelaar T.A., D. Commandeur, J.M. Koene. Increased copulation duration does not necessarily reflect a proportional increase in the number of transferred spermatozoa // Animal Biology. 2019. V. 69. P. 95–115.
198. Westwood J.O. Revisio insectorum familiae mantidarum, speciebus novis aut minus cognitis descriptis et delineates. London: Gurney & Jackson, 1889. 54 + III pp.
199. Wieland F. The phylogenetic system of Mantodea (Insecta: Dictyoptera) // Species, Phylogeny and Evolution. 2013. V. 3. No. 1. P. 3–222.
200. Wood-Mason J. A catalogue of the Mantodea with descriptions of new genera and species, and an enumeration of the specimens, in the collection of the Indian Museum. Issue 1. Calcutta: Trustees of the Indian Museum, 1889. 48 p.
201. Wojcieszek J.M., P. Austin, M.S. Harvey, L.W. Simmons. Micro-CT scanning provides insight into the functional morphology of millipede genitalia // Journal of Zoology. 2012. V. 287. No. 2. P. 91–95.
202. Wu C. Natural history of Mantodea. Fuzhou: Strait Books, 2021. 112 p.
203. Wulff N.C., G.U.C. Lehmann. Function of male genital titillators in mating and spermatophore transfer in the tettigoniid bushcricket *Metrioptera roeselii* // Biological Journal of the Linnean Society. 2016. V. 117. P. 206–216.
204. Wulff N.C., G.U.C. Lehmann. Sexual selection on bushcricket genitalia operates in a mosaic pattern // Ecology and Evolution. 2020. V. 10. No. 5. P. 2320–2338.
205. Wulff N.C., A.W. Lehmann, C.A. Hipsley, G.U.C. Lehmann. Copulatory courtship by bushcricket genital titillators revealed by functional morphology,  $\mu$ CT scanning for 3D reconstruction and female sense structures // Arthropod Structure &

- Development. 2015. V. 44. No. 4. P. 388–397.
206. Wulff N.C., T. van de Kamp, T. dos Santos Rolo, T. Baumbach, G.U.C. Lehmann. Copulatory courtship by internal genitalia in bushcrickets // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. P. 42345.
207. Xu X.-D., J.-Y. Guan, Z.-. Zhang, Y.-R. Cao, K.B. Storey, D.-N. Yu, J.-Y. Zhang. Novel tRNA gene rearrangements in the mitochondrial genomes of praying mantises (Mantodea: Mantidae): Translocation, duplication and pseudogenization // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2021. V. 185. P. 403–411.
208. Yager D.D., R.R. Hoy. The cyclopean ear: A new sense for the praying mantis // *Science*. 1986. V. 231. P. 727–729.
209. Yager D.D., G.J. Svenson. Patterns of praying mantis auditory system evolution based on morphological, molecular, neurophysiological, and behavioural data // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2008. V. 94. P. 541–568.
210. Yang C.T., T.Y. Chang. The external male genitalia of Hemiptera (Homoptera: Heteroptera). Taichung: Shih Way Publishers, 2000. 746 p.
211. Yassin A., V. Orgogozo. Coevolution between male and female genitalia in the *Drosophila melanogaster* species subgroup // *PLoS One*. 2013. V. 8. No. 2. P. e57158.
212. Ye F., X. Lan, W. Zhu, P. You. Mitochondrial genomes of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): rearrangement, duplication, and reassignment of tRNA genes // *Scientific Reports*. 2016. V. 6. P. 25634.
213. Yoshizawa K., K.P. Johnson. Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications // *Systematic Entomology*. 2009. V. 31. P. 350–361.
214. Zabinski J. Fonctionnement des différentes parties des appareils copulateurs chitonnés males et femelles de la Blatte (*Periplaneta orientalis* L.) // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie et de Ses Filiales et Associées*. 1933. V. 112. P. 598–602.
215. Zhang L.-P., D.-N. Yu, K.B. Storey, H.-Y. Cheng, J.-Y. Zhang. Higher tRNA gene duplication in mitogenomes of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea) and the phylogeny within Mantodea // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2018. V. 111. P. 787–795.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Список изученного материала

В данном приложении перечислен коллекционный материал самцов богомолов, использованный для сравнительно-морфологического изучения и описания морфологии гениталий и терминалий. Таксоны перечислены в соответствии с современной классификацией (Rivera, Svenson, 2016; Schwarz, Roy, 2019; Приложение 3). Указывается место происхождения материала, его депозитарий и количество экземпляров. Звездочками отмечены таксоны, которые были включены в филогенетический анализ.

### БАЗАЛЬНЫЕ СЕМЕЙСТВА

#### Семейство **Mantoididae**

1. *Mantoida brunneriana*\* – Колумбия, личная коллекция – 3 экз.
2. *Mantoida tenuis*\* – Бразилия, RBINS – 1 экз.
3. *Mantoida argentinae*\* – Аргентина, личная коллекция – 1 экз.
4. *Mantoida cf. luteola*\* – Бразилия, INPA – 1 экз.

#### Семейство **Chaeteessidae**

5. *Chaeteessa* sp. 1\* – Коста-Рика, личная коллекция – 1 экз.
6. *Chaeteessa* sp. 2\* – Бразилия, OUMNH – 1 экз.
7. *Chaeteessa* sp. 3 – Бразилия, личная коллекция – 1 экз.
8. *Chaeteessa* sp. 4 – Бразилия, INPA – 1 экз.

#### Семейство **Metallyticidae**

9. *Metallyticus splendidus*\* – Суматра, личная коллекция – 3 экз.
10. *Metallyticus fallax* – Суматра, личная коллекция – 2 экз.
11. *Metallyticus* sp.\* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

### ARTIMANTODEA: AMERIMANTODEA

#### Семейство **Thespidae**

##### Подсемейство **Pseudopogonogastrinae**

12. *Pseudopogonogaster* sp.\* – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.
13. *Pseudopogonogastrinae* gen. et sp. nov.\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.

##### Подсемейство **Pseudomiopteryginae**

14. *Pseudomiopteryginae* gen et sp. nov.\* – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.

15. *Pseudomiopteryx* sp. 1\* – Венесуэла, личная коллекция – 1 экз.  
 16. *Pseudomiopteryx* sp. 2 – Венесуэла, личная коллекция – 1 экз.  
 17. *Pseudomiopteryx* sp. 3\* – Мексика, ЗИН – 1 экз.

#### Подсемейство **Bantiinae**

18. *Bantiella* sp.\* – Венесуэла, личная коллекция – 1 экз.  
 19. *Thrinaconyx* sp.\* – Эквадор, ЗИН – 3 экз.  
 20. *Bantiinae* gen. et sp. nov. 1\* – Колумбия, личная коллекция – 2 экз.  
 21. *Bantiinae* gen. et sp. nov. 2 – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.

#### Подсемейство **Thespinae**

22. *Leptomiopteryx dispar* – Фр. Гвиана, ЗИН – 1 экз.  
 23. *Musoniella argentina*\* – Аргентина, личная коллекция – 2 экз.  
 24. *Thesprotiella latens* – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.  
 25. *Thespis parva* – Мексика, ЗИН – 1 экз.  
 26. *Bistanta* sp. – Мексика, ЗИН – 1 экз.  
 27. *Thesprotiella* sp. – Аргентина, личная коллекция – 1 экз.  
 28. *Musonia remota*\* – Доминиканская Республика, личная коллекция – 4 экз.  
 29. *Musonia* sp. – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.  
 30. *Musoniola* sp. – Гондурас, личная коллекция – 1 экз.  
 31. *Paramusonia cubensis* – Куба, ЗИН – 1 экз.  
 32. *Paramusonia* sp.\* – Аргентина, личная коллекция – 1 экз.  
 33. *Macromusonia* sp. 1 – Перу, личная коллекция – 1 экз.

#### Семейство **Angelidae**

34. *Angela* sp. 1 – Перу, личная коллекция – 1 экз.  
 35. *Angela* sp. 2\* – Панама, личная коллекция – 1 экз.  
 36. *Angela* sp. 3 – Перу, ЗИН – 1 экз.  
 37. *Angela quinquemaculata* – Венесуэла, личная коллекция – 1 экз.

#### Семейство **Coptopterygidae**

38. *Coptopteryx thoracica*\* – Боливия, личная коллекция – 2 экз.  
 39. *Brunneria* sp. 1\* – Суринам, ЗИН – 1 экз.  
 40. *Brunneria* sp. 2 – Аргентина, личная коллекция – 1 экз.

#### Семейство **Liturgusidae**

41. *Liturgusa* sp.\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.  
 42. *Наgiomantis* sp.\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.

#### Семейство **Photinaidae**

##### Подсемейство **Macromantinae**

43. *Macromantis hyaline*\* – Перу, ЗИН, личная коллекция – 2 экз.

Подсемейство **Cardiopterinae**

44. *Cardioptera cf. brachyptera*\* – неизвестно, ЗИН, ЗММУ – 2 экз.

Подсемейство **Photinainae**

45. *Photina sp. 1*\* – Бразилия, ЗИН – 1 экз.

46. *Photina sp. 2* – Бразилия, ЗИН – 1 экз.

47. *Photinella brevis*\* – Боливия, личная коллекция – 2 экз.

48. *Paraphotina insolita*\* – Колумбия, личная коллекция – 1 экз.

Семейство **Stenophyllidae**

49. *Stenophylla lobivertex*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

50. *Stenophylla cornigera* – Бразилия, OUMNH – 1 экз.

Семейство **Acanthopidae**

51. *Pseudacanthops sp.\** – Гондурас, ЗИН – 1 экз.

52. *Plesiakanthops tuberculata* – Фр. Гвиана, личная коллекция – 1 экз.

53. *Acanthops erosa*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

54. *Acanthops sp.* – Боливия, личная коллекция – 1 экз.

55. *Acanthops falcata* – Перу, личная коллекция – 1 экз.

Семейство **Acontistidae**

56. *Raptrix sp.\** – Перу, личная коллекция – 1 экз.

57. *Acontista aurantica*\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.

58. *Acontista fraternal* – Эквадор, личная коллекция – 1 экз.

59. *Metaphotina sp.* – Боливия, личная коллекция – 1 экз.

ARTIMANTODEA: CERNOMANTODEA

Семейство **Chroicopteridae**

Подсемейство **Tarachininae**

60. *Tarachina sp.* – Замбия, личная коллекция – 1 экз.

61. *Gonypetella sp.\** – Судан, ЗИН – 1 экз.

62. *Telomantis sp.* – Конго, RBINS – 1 экз.

Подсемейство **Chroicopterinae**

63. *Bolbella sp.\** – ЮАР, OUMNH – 1 экз.

64. *Achlaena grandis*\* – Камерун, личная коллекция – 2 экз.

65. *Carvilia gracilis*\* – Намибия, личная коллекция – 1 экз.  
 66. *Bisanthe pulchripennis* – Намибия, RBINS – 1 экз.  
 67. *Bisanthe* sp.\* – Ангола, личная коллекция – 1 экз.  
 68. *Entelloptera rogenhoferi*\* – ЮАР, личная коллекция – 1 экз.  
 69. *Pseudodystacta braueri* – Намибия, личная коллекция – 1 экз.  
 70. *Entella* sp. 1\* – Буркина-Фасо, ЗИН – 1 экз.  
 71. *Entella* sp. 2 – Кения, личная коллекция – 1 экз.  
 72. *Ligaria* sp.\* – Ангола, личная коллекция – 1 экз.  
 73. *Ligariella* sp. – Намибия, личная коллекция – 1 экз.  
 74. *Macracanthopus* sp.\* – Конго, RBINS – 1 экз.

#### Семейство **Leptomantellidae**

75. *Leptomantella bilineata*\* – Борнео, личная коллекция – 5 экз.

#### Семейство **Amorphoscelidae**

##### Подсемейство **Perlamantinae**

76. *Perlamantis alliberti*\* – Испания, личная коллекция – 1 экз.  
 77. *Paramorphoscelis godokorensis* – Гвинея, ЗММУ – 2 экз.

##### Подсемейство **Amorphoscelinae**

78. *Amorphoscleis patherina*\* – Иран, личная коллекция – 1 экз.

#### Семейство **Nanomantidae**

##### Подсемейство **Fulciniinae**

79. *Paraohypsilus* sp.\* – Новая Гвинея, личная коллекция – 1 экз.  
 80. *Pththersigena* sp.\* – Австралия, OUMNH – 1 экз.  
 81. *Cliomantis* sp. – Австралия, ЗИН – 1 экз.  
 82. *Volbe* sp. – Австралия, OUMNH – 1 экз.  
 83. *Fulcinia alaris* – Новая Гвинея, личная коллекция – 1 экз.  
 84. *Parugalepsus alata* – Новая Гвинея, личная коллекция – 1 экз.  
 85. *Tylomantis fuliginosa*\* – Новая Гвинея, EMNH – 1 экз.  
 86. *Calofulcinia* sp.\* – Новая Гвинея, личная коллекция – 1 экз.  
 87. *Fulciniola* sp. – Бали, личная коллекция – 1 экз.  
 88. *Ciulfina biseriata*\* – Австралия, NHM, OUMNH – 2 экз.  
 89. *Ciulfina* sp. – Австралия, NHM – 1 экз.  
 90. *Stenomantis* sp. – Новая Гвинея, RBINS – 1 экз.  
 91. *Kongobatha diademata*\* – Австралия, ЗИН – 1 экз.

92. *Neomantis robusta*\* – Новая Гвинея, личная коллекция – 2 экз.

Подсемейство **Haralomantinae**

93. *Enicophlebia pallia* – Мадагаскар, личная коллекция – 1 экз.

94. *Nilomantis* sp. – Судан, ЗИН – 1 экз.

95. *Nilomantis floweri* – Иран, ЗИН, личная коллекция – 5 экз.

96. *Negromantis lutescens* – Камерун, личная коллекция – 1 экз.

97. *Hyalomantis* sp. – Мадагаскар, личная коллекция – 1 экз.

98. *Bolbena* sp.\* – Ботсвана, личная коллекция – 1 экз.

99. *Haralomantis* sp.\* – Замбия, личная коллекция – 1 экз.

100. *Bolbira* cf. *minima*\* – Камерун, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Tropidomantinae**

101. *Eomantis* sp. – Вьетнам, личная коллекция – 1 экз.

102. *Eomantis guttatipennis*\* – Таиланд, личная коллекция – 1 экз.

103. *Tropidomantis gressitti*\* – Вьетнам, ЗИН, ЗММУ, личная коллекция – 3 экз.

104. *Tropidomantis tenera*\* – Борнео, личная коллекция – 3 экз.

105. *Malayamantis malayanus* – Малайзия, личная коллекция – 1 экз.

106. *Malayamantis flavus* – Борнео, личная коллекция – 2 экз.

107. *Malayamantis* sp. – Филиппины, личная коллекция – 1 экз.

108. *Miomantis* sp. – Вьетнам, ЗИН – 1 экз.

109. *Oligocanthopus ornatus* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Nanomantinae**

110. *Sceptuchus simplex* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

111. *Sceptuchus* sp. – Афганистан, ЗИН – 1 экз.

112. *Sinomantis denticulata* – Китай, ЗИН – 1 экз.

Семейство **Gonypetidae**

Подсемейство **Iridopteryginae**

113. *Haralopeza* sp. – Суматра, личная коллекция – 1 экз.

114. *Tricondylomimus соomani* – Вьетнам, RBINS – 1 экз.

115. *Amantis* sp. 1 – Таиланд, личная коллекция – 1 экз.

116. *Amantis* sp. 2 – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Gonypetinae**

117. *Elaea* sp. – Иран, личная коллекция – 1 экз.

118. *Gonypeta punctata*\* – Борнео, личная коллекция – 2 экз.

119. *Murcinus tuberosus* – Борнео, NHMW, личная коллекция – 2 экз.

120. *Elmantis* sp. – Индия, ЗИН – 1 экз.

121. *Gimantis* sp. – Лаос, личная коллекция – 1 экз.

122. *Gonypetillis semuncialis* – Индия, личная коллекция – 1 экз.  
 123. *Compsomantis* sp. – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 124. *Holaptilon* sp. – Иран, личная коллекция – 2 экз.  
 125. *Armene pusilla*\* – Россия, Кыргызстан, Азербайджан, личная коллекция – 5 экз.  
 126. *Humbertiella ocularis* – Борнео, личная коллекция – 3 экз.  
 127. *Theorompa tosta*\* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 128. *Theorompa borneana*\* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Majangidae**

#### Подсемейство **Majanginae**

129. *Majanga tricolor*\* – Мадагаскар, личная коллекция – 1 экз.

#### Подсемейство **Brancsikiinae**

130. *Brancsikia aeroplana* – Мадагаскар, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Eraphroditidae**

#### Подсемейство **Eraphroditinae**

131. *Eraphrodita musarum* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

#### Подсемейство **Gonatistinae**

132. *Gonatista major*\* – Доминиканская Республика, личная коллекция – 1 экз.  
 133. *Gonatista grisea*\* – Куба, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Haanidae**

#### Подсемейство **Caliridinae**

134. *Caliris* sp.\* – Вьетнам, ЗИН, личная коллекция – 2 экз.

#### Подсемейство **Haaninae**

135. *Haania* sp. 1\* – Борнео, личная коллекция – 2 экз.  
 136. *Haania* sp. 2\* – Палаван, личная коллекция – 1 экз.  
 137. *Arria* sp. – Лаос, SMNK – 1 экз.  
 138. *Arria muscoamicta* – Таиланд, THNHM – 1 экз.

### Семейство **Rivetinidae**

#### Подсемейство **Rivetininae**

139. *Microthespis dmitriewi*\* – Иран, личная коллекция – 1 экз.  
 140. *Bolivaria brachyptera*\* – Россия, Иран, Казахстан, ЗИН, ЗММУ, личная коллекция – 10 экз.

141. *Rivetina balcanica* – Греция, личная коллекция – 4 экз.  
 142. *Rivetina excellens\** – ОАЭ, личная коллекция – 1 экз.  
 143. *Rivetina dentata* – Туркмения, Таджикистан, ЗИН, личная коллекция – 2 экз.  
 144. *Rivetina deserta* – Туркмения, Таджикистан, ЗИН, личная коллекция – 8 экз.  
 145. *Rivetina elegans* – Казахстан, ЗИН, ЗММУ – 2 экз.  
 146. *Rivetina nana\** – Россия, Казахстан, ЗИН, ЗММУ, личная коллекция – 14 экз.

Подсемейство **Deiphobinae**

147. *Deiphobe* sp.\* – Непал, личная коллекция – 1 экз.

Семейство **Amelidae**

148. *Litaneutria* sp.\* – США, ЗИН – 1 экз.  
 149. *Ameles heldreichi\** – Россия, Турция, личная коллекция – 3 экз.  
 150. *Ameles persa* – Иран, Туркмения, ЗИН, личная коллекция – 4 экз.

Семейство **Eremiaphilidae**

Подсемейство **Parathespinae**

151. *Parathespis humbertiana\** – Индия, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Iridinae**

152. *Schizocephala bicornis\** – Индия, ЗИН – 1 экз.  
 153. *Didymocorypha lanceolata* – Индия, личная коллекция – 1 экз.  
 154. *Iris oratoria\** – Египет, Греция, личная коллекция – 2 экз.  
 155. *Iris polystictica* – Россия, личная коллекция – 4 экз.  
 156. *Episcopomantis chalybea* – Танзания, ЗИН – 1 экз.  
 157. *Dysaules longicollis* – Индия, OUMNH – 3 экз.  
 158. *Dysaules uvana\** – Шри Ланка, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Eremiaphilinae**

159. *Eremiaphila genei* – Палестина, ЗИН – 1 экз.  
 160. *Eremiaphila* sp.\* – Иран, ЗИН – 1 экз.  
 161. *Heteronutarsus aegyptiacus\** – Алжир, RBINS – 1 экз.

Подсемейство **Tarachodinae**

162. *Galepsus* sp. 1 – Намибия, личная коллекция – 1 экз.  
 163. *Galepsus* sp. 2\* – Буркина-Фасо, ЗИН – 2 экз.  
 164. *Lygdamia* sp. – Замбия, личная коллекция – 1 экз.  
 165. *Paralygdamia* sp. – Мадагаскар, ЗИН – 1 экз.  
 166. *Pyrgomantis* sp. – Гвинея, ЗММУ – 2 экз.  
 167. *Tarachodula pantherina\** – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

168. *Tarachodes* sp. 1\* – Намибия, личная коллекция – 3 экз.  
 169. *Tarachodes* sp. 2 – Намибия, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Toxoderidae**

#### Подсемейство **Heterochaetinae**

170. *Heterochaeta orientalis*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.  
 171. *Heterochaeta strachani* – Гвинея, ЗММУ – 1 экз.  
 172. *Heterochaeta girardi* – Габон, личная коллекция – 1 экз.

#### Подсемейство **Oxyothespinae**

173. *Severinia turcomaniae*\* – Россия, личная коллекция – 20 экз.  
 174. *Severinia persica* – Иран, личная коллекция – 3 экз.

#### Подсемейство **Toxoderinae**

175. *Metatoxodera subparalella* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 176. *Toxodera denticulata*\* – Вьетнам, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Hoplocoryphidae**

177. *Hoplocorypha* sp. 1\* – Буркина-Фасо, ЗИН – 1 экз.  
 178. *Hoplocorypha* sp. 2 – Буркина-Фасо, ЗИН – 1 экз.

### Семейство **Miomantidae**

#### Подсемейство **Solygiinae**

179. *Solygia sulcatifrons*\* – Гвинея, ЗММУ – 1 экз.

#### Подсемейство **Miomantinae**

180. *Miomantis* sp.\* – Камерун, личная коллекция – 2 экз.  
 181. *Parasphendale* sp. 1 – Малави, личная коллекция – 2 экз.  
 182. *Parasphendale* sp. 2 – Танзания, личная коллекция – 2 экз.  
 183. *Cilnia humeralis* – Намибия, личная коллекция – 2 экз.

### Семейство **Galinthiidae**

184. *Pseudoharпах* sp.\* – Гвинея, ЗММУ – 1 экз.  
 185. *Harpagomantis tricolor*\* – ЮАР, личная коллекция – 1 экз.

### Семейство **Empusidae**

#### Подсемейство **Vlepharodinae**

186. *Vlepharodes cornutus* – Буркина-Фасо, ЗИН – 1 экз.  
 187. *Vlepharopsis mendica*\* – Иран, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Empusinae**

188. *Idolomantis diabolicum* – Танзания, личная коллекция – 1 экз.  
 189. *Gongylus gongylodes*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.  
 190. *Empusa fasciata*\* – Россия, личная коллекция – 1 экз.  
 191. *Empusa pennicornis*\* – Таджикистан, личная коллекция – 2 экз.

Семейство **Hymenopodidae**Подсемейство **Phyllocraniinae**

192. *Phyllocrania paradoxa*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Sibyllinae**

193. *Sibylla*\* *pannulata* – Габон, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Hymenopodinae**

194. *Chloroharпах modesta* – Габон, личная коллекция – 1 экз.  
 195. *Panurgica* sp. – Габон, личная коллекция – 1 экз.  
 196. *Pseudocreobotra ocellata*\* – Кения, ЗИН – 1 экз.  
 197. *Chlidonoptera* sp. – Габон, личная коллекция – 1 экз.  
 198. *Hymenopus coronatus*\* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 199. *Helvia cardinalis* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 200. *Creobroter granulicollis* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 201. *Creobroter nebulosa* – Вьетнам, личная коллекция – 6 экз.  
 202. *Anaxarcha limbata* – Борнео, личная коллекция – 2 экз.  
 203. *Anaxarcha graminea*\* – Малайзия, Вьетнам, личная коллекция – 6 экз.  
 204. *Anaxarcha robusta* – Вьетнам, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Phyllothelyinae**

205. *Phyllothelys breve*\* – Вьетнам, личная коллекция – 5 экз.  
 206. *Ceratocrania macra*\* – Борнео, личная коллекция – 3 экз.

Подсемейство **Oxypilinae**

207. *Ceratomantis saussurii* – Вьетнам, личная коллекция – 2 экз.  
 208. *Ceratomantis kimberlae*\* – Борнео, личная коллекция – 3 экз.  
 209. *Junodia* sp.\* – Габон, EMNH – 1 экз.  
 210. *Pachymantis piceifemur* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 211. *Hestiasula brunneriana*\* – Индия, личная коллекция – 1 экз.  
 212. *Hestiasula gyldenstolpei* – Таиланд, личная коллекция – 1 экз.  
 213. *Ephestiasula rogenhoferi* – Непал, личная коллекция – 1 экз.  
 214. *Catestiasula moultoni*\* – Борнео, личная коллекция – 5 экз.  
 215. *Astyliasula phyllopus* – Борнео, личная коллекция – 10 экз.

216. *Astyliasula sarawaca*\* – Борнео, SMNK, личная коллекция – 2 экз.  
 217. *Astyliasula hoffmanni* – Таиланд, личная коллекция – 1 экз.  
 218. *Astyliasula basinigra*\* – Таиланд, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Acromantinae**

219. *Citharomantis falcata* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 220. *Rhomantis moultoni* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 221. *Psychomantis malayensis* – Малайзия, личная коллекция – 1 экз.  
 222. *Psychomantis borneensis*\* – Борнео, личная коллекция – 5 экз.  
 223. *Parapsychomantis vietnamensis*\* – Вьетнам, ЗИН – 1 экз.  
 224. *Acromantis moultoni*\* – Борнео, личная коллекция – 2 экз.  
 225. *Acromantis cf. montana* – Вьетнам, личная коллекция – 2 экз.  
 226. *Ambivia undata* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.  
 227. *Majangella moultoni* – Борнео, личная коллекция – 3 экз.  
 228. *Majangella ophirensis* – Борнео, личная коллекция – 4 экз.  
 229. *Majangella carli* – Малайзия, Борнео, личная коллекция – 2 экз.  
 230. *Otomantis sp.*\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.  
 231. *Oxypiloidea tridens* – Намибия, личная коллекция – 3 экз.

Семейство **Dactylopterygidae**

232. *Dactylopteryx flexuosa*\* – неизвестно, NHM – 1 экз.  
 233. *Theorompella congica*\* – Габон, личная коллекция – 1 экз.

Семейство **Deroplatyidae**

Подсемейство **Popinae**

234. *Popa spurca* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.  
 235. *Danuria sp.*\* – Гвинея, ЗММУ – 1 экз.  
 236. *Stenopyga ziela* – Габон, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Deroplatyinae**

237. *Tagalomantis manillensis* – Филиппины, ЗММУ – 1 экз.  
 238. *Euchomenella matillei* – Борнео, личная коллекция – 4 экз.  
 239. *Euchomenella molucanum* – Малайзия, личная коллекция – 1 экз.  
 240. *Euchomenella macrops*\* – Таиланд, Вьетнам, ЗИН, личная коллекция – 2 экз.  
 241. *Euchomenella udovichenkoii*\* – Борнео, ЗИН – 2 экз.  
 242. *Pseudempusa pinnavonis* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.  
 243. *Deroplatys dessicata*\* – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

Семейство **Mantidae**

Подсемейство **Mellierinae**

244. *Rhodomantis pulchella*\* – Австралия, ЗИН – 1 экз.

Подсемейство **Orthoderinae**

245. *Orthodera* sp.\* – Новая Гвинея, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Choeradodinae**

246. *Choeradodis rhombicollis*\* – Мексика, ЗИН – 1 экз.

247. *Asiadodis yunnanensis* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Mantinae**

248. *Statilia maculata*\* – Россия, Япония, ЗММУ, личная коллекция – 5 экз.

249. *Statilia orientalis* – Борнео, Таиланд, личная коллекция – 3 экз.

250. *Mantis octospilota*\* – Австралия, ЗММУ – 1 экз.

251. *Mantis religiosa*\* – Россия, личная коллекция – 10 экз.

Подсемейство **Deromantinae**

252. *Deromantis limbaticollis*\* – Габон, личная коллекция – 2 экз.

Подсемейство **Omomantinae**

253. *Omomantis zebrata* – Ботсвана, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Tenoderinae**

254. *Paramantis sacra* – ЮАР, личная коллекция – 1 экз.

255. *Sphodromantis* sp.\* – Гвинея, ЗММУ – 2 экз.

256. *Eritenodera* sp.\* – ex culture, личная коллекция – 1 экз.

257. *Tenodera sinensis*\* – Россия, личная коллекция – 1 экз.

258. *Tenodera angustipennis*\* – Тайвань, личная коллекция – 1 экз.

Подсемейство **Hierodulinae**

259. *Archimantis latistyla*\* – Австралия, ЗИН – 2 экз.

260. *Hierodula* sp. 1 – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

261. *Hierodula* sp. 2 – Борнео, личная коллекция – 1 экз.

262. *Hierodula* sp. 3 – Малайзия, личная коллекция – 1 экз.

263. *Hierodula* sp. 4 – Малайзия, личная коллекция – 1 экз.

264. *Hierodula* sp. 5\* – Вьетнам, ЗИН – 1 экз.

265. *Hierodula patellifera*\* – Вьетнам, личная коллекция – 1 экз.

266. *Hierodula transcaucasica*\* – Россия, личная коллекция – 5 экз.

267. *Hierodula dyaka* – Вьетнам, ЗИН – 9 экз.

268. *Hierodula majuscula* – ex culture, личная коллекция – 2 экз.

269. *Camelomantis* sp. – Ява, ЗИН – 1 экз.

270. *Mekongomantis quinquespinosa* – Вьетнам, ЗИН – 3 экз.

271. *Chlorocalis maternaschulzei*\* – Лаос, Вьетнам, ЗИН, личная коллекция – 5 экз.  
272. *Chlorocalis prasina* – Вьетнам, ЗИН, ЗММУ, личная коллекция – 6 экз.  
273. *Dracomantis mirofraternus*\* – Вьетнам, ЗИН, личная коллекция – 6 экз.

Подсемейство **Stagmomantinae**

274. *Stagmomantis carolina*\* – США, личная коллекция – 2 экз.

Подсемейство **Vatinae**

275. *Parastagmatoptera* sp.\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.  
276. *Stagmatoptera* sp.\* – Перу, личная коллекция – 2 экз.  
277. *Vates* sp.\* – Перу, личная коллекция – 1 экз.  
278. *Zoolea* sp.\* – Боливия, личная коллекция – 1 экз.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Список материала, изученного на микротомографе

В данном приложении перечислен материал, подготовленный и отсканированный на рентгеновском микротомографе с целью изучения мускулатуры полового аппарата самца.

вид	происхождение и депозитарий	томограф
<i>Angela</i> sp. 3	Перу, ЗИН	SkyScan 1272
<i>Chaeteessa</i> sp. 2	Бразилия, INPA	SkyScan 1272
<i>Chaeteessa</i> sp. 3	Бразилия, личная коллекция	Neoscan N80
<i>Hierodula transcaucasica</i>	Россия, личная коллекция	SkyScan 1272
<i>Iris polystictica</i>	Россия, личная коллекция	Neoscan N80
<i>Macromantis hyalina</i>	Перу, ЗИН	SkyScan 1272
<i>Mantis religiosa</i>	Россия, личная коллекция	Neoscan N80
<i>Mantoida cf. luteola</i>	Бразилия, INPA	SkyScan 1272
<i>Musonia remota</i>	Доминикана, личная коллекция	SkyScan 1272
<i>Severinia turcomaniae</i>	Казахстан, личная коллекция	Neoscan N80
<i>Thrinaconyx</i> sp.	Эквадор, ЗИН	SkyScan 1272

вид	напряжение, кВ	сила тока, мкА	выдержка, мс	усреднение, кадры
<i>Angela</i> sp. 3	70	100	700	5
<i>Chaeteessa</i> sp. 2	49	95	3025	2
<i>Chaeteessa</i> sp. 3	50	80	79	10
<i>Hierodula transcaucasica</i>	50	83	605	4
<i>Iris polystictica</i>	50	170	14	10
<i>Macromantis hyalina</i>	77	126	320	10
<i>Mantis religiosa</i>	45	200	14	6
<i>Mantoida cf. luteola</i>	54	90	3025	2
<i>Musonia remota</i>	46	105	3025	3
<i>Severinia turcomaniae</i>	50	80	57	10
<i>Thrinaconyx</i> sp.	60	130	1500	3

вид	разрешение, пиксели	размер пикселя, мкм	угловой шаг, градусы
<i>Angela</i> sp. 3	3280x4904	1.50	0.1
<i>Chaeteessa</i> sp. 2	3280x4904	1.12	0.1
<i>Chaeteessa</i> sp. 3	2400x2752	1.25	0.2
<i>Hierodula transcaucasica</i>	3280x4904	4.50	0.2
<i>Iris polystictica</i>	2400x2752	3.00	0.2
<i>Macromantis hyalina</i>	3280x4904	3.75	0.1
<i>Mantis religiosa</i>	2400x2752	4.40	0.2
<i>Mantoida cf. luteola</i>	3280x4904	0.75	0.1
<i>Musonia remota</i>	3280x4904	0.87	0.1
<i>Severinia turcomaniae</i>	2400x2752	1.20	0.3
<i>Thrinaconyx</i> sp.	3280x4904	0.86	0.1

### ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Современная система Mantodea

Ниже дается список семейств и подсемейств по системе Шварца и Руа (Schwarz, Roy, 2019) с изменениями по Ривере и Свенсону (Rivera, Svenson, 2016). Семейства и подсемейства, представители которых были нами изучены, отмечены звездочкой «\*».

Семейство **Chaeteessidae\*** Handlirsch, 1925

Семейство **Mantoididae\*** Giglio-Tos, 1919

Семейство **Metallyticidae\*** Giglio-Tos, 1917

Семейство **Thespidae\*** Saussure, 1869

Подсемейство **Pseudopogonogastrinae\*** Rivera & Svenson, 2016

Подсемейство **Pseudomiopteryginae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Bantiinae\*** Rivera & Svenson, 2016

Подсемейство **Miobantiinae** Roy, 2013

Подсемейство **Thespinae\*** Saussure, 1869

Семейство **Angelidae\*** Beier, 1935

Семейство **Coptopterygidae\*** Giglio-Tos, 1915

Семейство **Liturgusidae\*** Giglio-Tos, 1915

Семейство **Photinaidae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Macromantinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Photiomantinae** Rivera & Svenson, 2016

Подсемейство **Cardiopterinae\*** Rehn, 1911

Подсемейство **Photinainae\*** Giglio-Tos, 1915

Семейство **Stenophyllinae\*** Saussure, 1869

Семейство **Acanthopidae\*** Burmeister, 1838

Семейство **Acontistidae\*** Giglio-Tos, 1915

Семейство **Chroicopteridae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Tarachininae\*** Giglio-Tos, 1915

- Подсемейство **Chroicopterinae\*** Giglio-Tos, 1915
- Семейство **Leptomantellidae\*** Schwarz & Roy, 2019
- Семейство **Amorphoscelidae\*** Stål, 1877
- Подсемейство **Perlamantinae\*** Giglio-Tos, 1913
- Подсемейство **Amorphoscelinae\*** Stål, 1877
- Семейство **Nanomantidae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893
- Подсемейство **Hapalomantinae\*** Beier, 1964
- Подсемейство **Tropidomantinae\*** Giglio-Tos, 1915
- Подсемейство **Nanomantinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893
- Подсемейство **Fulciniinae\*** Ehrmann & Roy, 2002
- Семейство **Gonypetidae\*** Westwood, 1889
- Подсемейство **Iridopteryginae\*** Giglio-Tos, 1915
- Подсемейство **Gonypetinae\*** Westwood, 1889
- Семейство **Majangidae\*** Giglio-Tos, 1915
- Подсемейство **Brancsikiinae\*** Schwarz & Roy, 2019
- Подсемейство **Majanginae\*** Giglio-Tos, 1915
- Семейство **Epaphroditidae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893
- Подсемейство **Gonatistinae\*** Saussure, 1869
- Подсемейство **Epaphroditinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893
- Семейство **Haaniidae\*** Giglio-Tos, 1915
- Подсемейство **Caliridinae\*** Giglio-Tos, 1915
- Подсемейство **Haaniinae\*** Giglio-Tos, 1915
- Семейство **Rivetinidae\*** Ehrmann & Roy, 2002
- Подсемейство **Rivetininae\*** Ehrmann & Roy, 2002
- Подсемейство **Deiphobinae\*** Schwarz & Roy, 2019
- Семейство **Amelidae\*** Westwood, 1889
- Семейство **Eremiaphilidae\*** Saussure, 1869

Подсемейство **Parathespinæ\*** Giglio-Tos, 1916

Подсемейство **Iridinæ\*** Westwood, 1889

Подсемейство **Eremiaphilinæ\*** Saussure, 1869

Подсемейство **Tarachodinæ\*** Giglio-Tos, 1917

Семейство **Toxoderidae\*** Saussure, 1869

Подсемейство **Heterochaetinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Compsothespinæ** Giglio-Tos, 1913

Подсемейство **Oxyothespinæ\*** Giglio-Tos, 1916

Подсемейство **Tarachodinæ\*** Giglio-Tos, 1917

Семейство **Toxoderinae\*** Saussure, 1869

Подсемейство **Heterochaetinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Compsothespinæ** Giglio-Tos, 1913

Подсемейство **Oxyothespinæ\*** Giglio-Tos, 1916

Подсемейство **Toxoderinae\*** Saussure, 1869

Семейство **Hoplocoryphidae\*** Giglio-Tos, 1916

Семейство **Miomantidae\*** Westwood, 1889

Подсемейство **Solygiinae\*** Giglio-Tos, 1919

Подсемейство **Miomantinae\*** Westwood, 1889

Семейство **Galinthiadidae\*** Giglio-Tos 1919

Семейство **Empusidae\*** Burmeister, 1838

Подсемейство **Blepharodinæ\*** Giglio-Tos, 1919

Подсемейство **Empusinae\*** Burmeister, 1838

Семейство **Hymenopodidae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Phyllocraniinae\*** Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Sibyllinae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Hymenopodinae\*** Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Phyllothelyinae\*** Brunner de Wattenwyl 1893

Подсемейство **Oxypilinae**\* Saussure, 1871

Подсемейство **Acromantinae**\* Brunner de Wattenwyl, 1893

Семейство **Dactylopterygidae**\* Giglio-Tos, 1915

Семейство **Deroplatyidae**\* Westwood, 1889

Подсемейство **Popinae**\* Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Deroplatyinae**\* Westwood, 1889

Семейство **Mantidae**\* Latreille, 1802

Подсемейство **Mellierinae**\* Giglio-Tos, 1915

Подсемейство **Orthoderinae**\* Saussure, 1869

Подсемейство **Choeradodinae**\* Saussure, 1869

Подсемейство **Mantinae**\* Latreille, 1802

Подсемейство **Deromantinae**\* Giglio-Tos, 1919

Подсемейство **Omomantinae**\* Giglio-Tos, 1916

Подсемейство **Tenoderinae**\* Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Hierodulinae**\* Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Stagmomantinae**\* Brunner de Wattenwyl, 1893

Подсемейство **Vatinae**\* Stål, 1877

**ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Глоссарий формативных элементов полового аппарата и терминалий**

Звездочкой «\*» обозначены впервые выделенные элементы, восклицательным знаком «!» – элементы, которым даны новые определения.

<i>название</i>	<i>обиходное название и определение</i>	<i>тип</i>
<b>aafa</b>	передняя вершина фаллоидной апофизы передняя вершина фаллоидной апофизы	вырост
<b>aba*</b>	передний вырост вырост на rba спереди от afa, несущий склерит L1, но гомология которого aafa неясна	вырост
<b>abca*</b>	передний вырост коптоптеригидного типа вырост на rba спереди от afa, несущий склерит L2	вырост
<b>abha*</b>	передний вырост гетерогенного типа склеротизованный вырост на переднем конце rba, либо непосредственно спереди от этой складки. Несет небольшой обособленный склерит, а у некоторых таксонов также части L1 и L2	вырост
<b>abma*</b>	передний вырост макромантинного типа мембранозный вырост на rba спереди от afa	вырост
<b>abra*</b>	передний вырост риветинного типа вырост на переднем конце rba, мембранозный сверху и несущий склерит L2 снизу	вырост
<b>afa</b>	фаллоидная апофиза основной склеротизованный вырост на rba, несущий склерит L1. Может разделяться на переднюю (aafa) и заднюю (rafa) вершины	вырост
<b>age</b>	передняя бороздка находится на стыке vrs и vf9, слева переходит в rge либо lge, либо достаточно резко исчезает с началом lrs	бороздка
<b>aha</b>	полость аподемы правого фалломера небольшая полость, в которую вкладывается задняя дистальная часть аподемы ape	карман

<b>ane!</b>	вершинная аподема	киль
	пластинчатый гребень снаружи age в передней ее части. Служит местом прикрепления мышцы b1, может заходить в aha	
<b>ape*</b>	передний карман	карман
	небольшой карман на ars, ограниченный бороздкой age	
<b>apia*</b>	задняя вершина вентральной пластинки	вырост
	наиболее задний вырост на pia, направлен назад. Совпадает с окончанием региона R1	
<b>apva*</b>	главная вершина вентрального зубца	вырост
	наиболее апикальный склеротизованный вырост на складке pva	
<b>are</b>	продольный киль правого фалломера	киль
	небольшой продольный киль снаружи вентральной стенки age в задней части последней	
<b>ars*</b>	антеровентральная стенка правого фалломера	плоскость
	ограничена спереди и справа бороздкой age, сзади и справа бороздкой mge, сзади и слева складками vma и pva	
<b>bla!</b>	базальная лопасть вентрального фалломера	вырост
	лопасть, несущая часть склерита L4 (L4β), расположенная выше goa и заходящая в cbe. См. 3.4.1.	
<b>bma!</b>	передняя часть левого края лопасти fda	складка
	левый край fda образует отчетливый сгиб, нередко будучи мембранозным в месте этого сгиба. На drs левее этого сгиба распространяется регион R1β. Эти два признака помогают разграничить левый край вершины fda и складку bma	
<b>bpia*</b>	передняя вершина вентральной пластинки	вырост
	вырост на pia, расположенный вблизи границы pia и pva и ассоциированный с бороздкой mge	
<b>bpva*</b>	базальная вершина вентрального зубца	вырост
	вырост на pva вблизи от границы pva и pia	
<b>cbe</b>	центральная инвагинация	карман
	дорсовентральный сгиб мембраны-интерфейса между правым и вентральным фалломерами	

<b>ce</b>	церки церки как формативные элементы	вырост
<b>cspr!</b>	латеральные бороздки парапроктов парные продольные бороздки на вентральной стенке sbl, идущие к церкам ce	бороздка
<b>cva*</b>	центральная складка продольная складка на vrs	складка
<b>dds*</b>	дорсальная стенка левого фалломера ограничена слева общим левым краем левого комплекса и складкой lpa; спереди складкой, после которой мембрана идет к парапроктам, а также складкой на интерфейсе между левым комплексом и правым фалломером, сзади складками lpa и gra, справа складками dra и dra/mea	плоскость
<b>dee</b>	семяизвергательный карман карман, куда открывается проток dej	карман
<b>dej</b>	семяизвергательный проток семяизвергательный проток	
<b>df10!</b>	дорсальная лопасть 10 сегмента морфологически передняя граница лопасти (выроста) df10 проходит по сгибу интертергальной мембраны 9 сегмента, морфологически задняя по сгибу, ведущему к df11, ce и sbl)	вырост
<b>df11</b>	дорсальная лопасть 11 сегмента вырост над анальным отверстием	вырост
<b>dfme</b>	дорсомедиальное расширение дорсальной складки df дорсомедиальное расширение дорсальной складки df	вырост
<b>dfme10!</b>	анальная пластинка сильно вытянутая назад медиальная часть задней складки лопасти df10 между церками ce (в дорсовентральной проекции)	вырост
<b>dlma*</b>	дорсолатеральная лопасть вентрального фалломера узкая лопасть вдоль правого края лосати vla, образуемая ее дорсальной стенкой и ясно обособленная сгибом от правого края вентрального фалломера	вырост

<b>dlse</b>	расширение латеродорсального киля ldca расширение латеродорсального киля ldca	вырост
<b>dpa*</b>	надкарманная складка складка, непосредственно нависающая над входом в карман rpe и ограничивающая плоскость dvs. Сзади ограничена бороздкой ige. В ряде случаев может исчезать при напознании сверху складки tea	складка
<b>drs*</b>	дорсальная стенка правого фалломера ограничена спереди сгибом мембраны, идущей к парапроктам и генитальной пластинке, слева складкой bma и интерфейсом с левым комплексом, сзади и справа – краями лопасти fda	плоскость
<b>dvs*</b>	дорсальная стенка кармана rpe ограничена слева, спереди и отчасти сзади стенками кармана rpe, отчасти сзади и справа складкой dpa	плоскость
<b>fda</b>	главная лопасть правого фалломера ограничена сверху сгибом, идущим к парапроктам, снизу интерфейсом между правым фалломером и левым комплексом, складками vma и rva, бороздками tge и lge	вырост
<b>fla!</b>	жгутик один или несколько тонких, длинных и острых выростов на aafa	вырост
<b>fve*</b>	передний карман карман, разделяющий lrs, vrs и ars, открывающийся налево и назад. Расположен дорсальнее pia и rva	карман
<b>goa</b>	генитальные папиллы мембранозные лопасти, окружающие dej-o, либо окаймляющие правый и дорсальный края dee при его наличии. Чаще всего в той или иной степени соединяют левый и вентральный фалломеры. Гомологизация отдельных лопастей в большинстве случаев затруднена.	вырост
<b>ige*</b>	бороздка кармана rpe узкая бороздка, являющаяся открытым продолжением задней/левой стенки rpe. Располагается на плоскости mds, но может поворачиваться так что её дно ориентировано назад или налево	бороздка

<b>ila*</b>	межкарманная складка  складка, разделяющая карманы <i>dee</i> и <i>lve</i> , если они совмещены в дорсовентральной проекции	складка
<b>laa*</b>	мезальная лопасть левого фалломера  широкий плоский вырост на <i>гра*</i> , как правило, мембранозный	вырост
<b>lae*</b>	аподема левого фалломера  утолщение <i>L2 (L2<math>\alpha</math>)</i> , которое спереди идет как пластинчатый гребень склерита на <i>mvs</i> вдоль загнутой вверх левой стенки <i>lve</i> , а у ряда таксонов продолжается дальше назад и, начиная примерно от переднего конца <i>lde</i> , уходит в полость и идет вдоль <i>lde-v</i> до <i>dwe</i> . Вероятно, у всех них служит местом прикрепления <i>l5</i> и <i>l4</i>	киль
<b>ldca</b>	латеродорсальный киль тергита  латеродорсальный киль тергита	складка
<b>lde*</b>	лево-вентральный карман  узкая дорсальная инвагинация дорсальной стенки кармана <i>lve</i> , открывающаяся налево. Край ее вентральной стенки является продолжением левого края выроста <i>раа</i> , и вместе с самой стенкой частично несет склерит <i>L2</i>	карман
<b>ldla!</b>	латеральная дорсальная лопасть  наиболее латеральный из выростов <i>lpa</i> , расположенный на её резком повороте	вырост
<b>lge</b>	леволатеральная бороздка  расположена на <i>lrs</i> , идёт от начала <i>age</i> до <i>ria</i>	бороздка
<b>lma*</b>	антеролатеральная лопасть вентрального фалломера  направленная вперед лопасть на правом крае <i>vla</i> вблизи от <i>goa</i> , но позади <i>bla</i> , мембранозная или несущая часть склерита <i>L4</i> . Расположена вентральнее <i>sbe</i> и не входит в нее	вырост
<b>loa!</b>	прилежащая лопасть левого фалломера  обычно мембранозный вырост, вентральнее и/или позади <i>a<math>\alpha</math></i> или <i>раfa</i> , всегда непосредственно связанный с передней стенкой <i>ige</i> и нередко её продолжающий. Иногда несет часть склерита <i>L1</i>	вырост

<b>lpa*</b>	левая складка левого фалломера  резкий левый дорсальный край на левом фалломере. Как правило, несёт часть склерита L4. Справа исчезает в дорсальной стенке раа, кармане lde либо переходит в складку meа. Слева-сзади может нести выросты ldla и mdlaпереходит в складку meа. Слева-сзади несет выросты ldla и mdla	складка
<b>lph</b>	левый фалломер  левый фалломер. Сверху соединяется с субанальной складкой sbl слева и с правым фалломером справа, снизу и сзади соединяется с вентральным фалломером vph.	вырост
<b>lpva*</b>	латеральная вершина вентрального зубца  расширение pva влево от арва, несущее поле волосков lрva	вырост
<b>lrs*</b>	латеровентральная стенка правого фалломера  ограничена спереди интерфейсом с генитальной пластинкой, началом бороздки age, передней/левой стенкой бороздки lge (включительно) и складкой pva, слева складкой p1а и карманом fve, справа и сзади краями правого фалломера	плоскость
<b>lve</b>	вентральный карман  карман, расположенный между левым и вентральным фалломерами	карман
<b>maa</b>	мезальный вырост правого фалломера  вырост на bma	вырост
<b>mcsa!</b>	медиококостернальные аподемы  медиококостернальные аподемы 9 сегмента. Дорсальные плоскости парных карманов в интеркокостернальной складке 8 сегмента.	вырост
<b>mdca</b>	продольный киль тергита  продольный киль тергита	складка
<b>mdca10</b>	продольный киль анальной пластинки  центральный продольный киль анальной пластинки dfme10	киль
<b>mdla!</b>	медиальная дорсальная лопасть  вырост на lpa*, непосредственно примыкающий к раа. При наличии lde* вентральная стенка mdla* переходит в дорсальную стенку lde*	вырост

<b>mds*</b>	<p>вентральная стенка кармана рне</p> <p>является той же плоскостью, на которой находится вентральная стенка кармана рне, но продолжается дальше вправо. Ограничена слева, спереди и отчасти справа стенками кармана рне, сзади бороздкой іге, спереди и справа складкой рба</p>	плоскость
<b>mea!</b>	<p>дорсо-мезальная складка</p> <p>складка, начинающаяся на dds в основании раа или от дистальной части кармана lde и идущая справа вперед. Сзади может переходить в складку гра или lpa. Следует вдоль правого края дорсальной склеротизации левого фалломера</p>	складка
<b>mge*</b>	<p>прилежащая бороздка</p> <p>разграничивает складки ріа и рва</p>	бороздка
<b>mpia*</b>	<p>средняя вершина вентральной пластинки</p> <p>медиальный вырост на ріа, обычно совпадает с окончанием региона R1λ</p>	вырост
<b>mpva*</b>	<p>средняя вершина вентрального зубца</p> <p>обычно поперечный вырост на рва, находящийся на некотором расстоянии как от арва, так и от границы рва и ріа</p>	вырост
<b>mvs*</b>	<p>вентральная стенка левого фалломера</p> <p>является также и дорсальной стенкой кармана lve. Ограничена слева и спереди стенками кармана lve, сзади складкой гра, справа складкой рба</p>	плоскость
<b>раа</b>	<p>апикальный вырост левого фалломера</p> <p>наиболее дистальный вырост левого фалломера, несущий склерит L2</p>	вырост
<b>рае</b>	<p>поперечный киль правого фалломера</p> <p>небольшой поперечный киль снаружи вентральной стенки age в задней части последней. Частично расположен на киле age и перпендикулярен ему</p>	киль
<b>рафа</b>	<p>задняя вершина фаллоидной апофизы</p> <p>задняя вершина фаллоидной апофизы</p>	вырост
<b>рба!</b>	<p>правая складка левого фалломера</p> <p>складка, идущая вдоль правой границы левого фалломера, обычно несущая основные правые выросты левого фалломера. Сзади прерывается бороздкой іге, либо в редких случаях переходит в вырост раа. Разделяет плоскости mvs и mds</p>	складка

<b>pda!</b>	первичный дистальный вырост вентрального фалломера апикальный вырост вентрального фалломера, у богомолов сохранился лишь у сем. Mantoididae в составе pda+paа. См. 3.4.1.	вырост
<b>phd!</b>	проток придаточной железы проток придаточной железы. Открывается в карман pne	проток
<b>pia!</b>	вентральная пластинка складка, разделяющая lrs и vrs. Может переходить в pva либо быть отделена от нее бороздкой mge	складка
<b>pla</b>	придаточная лопасть вентрального фалломера небольшая лопасть вентрального фалломера вблизи от левого переднего угла кармана lve, несущая снизу склерит L4 (L4π)	вырост
<b>pma*</b>	постеролатеральная лопасть вентрального фалломера направленная назад и вправо лопасть на правом крае вентрального фалломера непосредственно перед его вершиной, мембранозная или несущая часть склерита L4 (L4μ).	вырост
<b>pne</b>	дорсальный карман дорсальный карман в левом фалломере, открывающийся направо и назад	карман
<b>pva!</b>	вентральный зубец складка, разделяющая agrs и vrs. Может переходить в pia либо быть отделена от нее бороздкой mge	складка
<b>re</b>	прямая кишка прямая кишка	проток
<b>rge</b>	праволатеральная бороздка находится на стыке lrs и заднего участка мембраны, идущей к vf9	бороздка
<b>rla*</b>	латероапикальный вырост правого фалломера вырост на левом крае вершины лопасти fda	вырост
<b>rma*</b>	апикальный вырост правого фалломера вырост непосредственно на вершине лопасти fda	вырост

<b>rpa*</b>	задняя складка левого фалломера  складка вершины и правого края левого фалломера, ограниченная спереди бороздкой <i>ige</i> . На всем своем протяжении занимает вентральное положение относительно других складок	складка
<b>rph</b>	правый фалломер  правый фалломер. Наиболее дорсальный из трех фалломеров. Сверху соединяется с субанальной складкой <i>sbl</i> , а снизу соединяется, слева направо, с левым комплексом и с вентральной складкой <i>vf9</i>	вырост
<b>rve*</b>	дорсальный карман  небольшой продольный карман на <i>vrs</i> левее <i>fve</i>	карман
<b>saa*</b>	мембранозная надкарманная лопасть  лопасть, нависающая над входом в <i>rpe</i> . Структурно отделена от <i>mea</i> , которая нередко при этом отсутствует	вырост
<b>sbde*</b>	дорсальные кили парапроктов  парные поперечные кили на дорсальной стенке <i>sbl</i> , идущие к вершинам <i>sbla</i>	киль
<b>sbl</b>	парапрокты  парные выросты, соединяющиеся латерально с лопастью <i>df10</i> , дорсально – с церками <i>se</i> и лопастями <i>df10</i> и <i>df11</i> , вентрально – с фалломерами и генитальной пластинкой <i>vf9</i>	вырост
<b>sbla*</b>	вершины парапроктов  апикальные выступы, которые на каждой лопасти <i>sbl</i> несут часть склерита парапрокта <i>PP</i>	вырост
<b>sbve*</b>	вентральные кили парапроктов  парные поперечные кили на вентральной стенке <i>sbl</i> (в том числе на части, не склеротизованной парапроктами <i>PP</i> ), идущие от церков <i>se</i> к центру	киль
<b>sdp</b>	главный вторичный дистальный вырост вентрального фалломера  наиболее правый дистальный вырост на <i>vla</i>	вырост
<b>sdpm</b>	медиальный вторичный дистальный вырост вентрального фалломера  левый из двух дистальных выростов на <i>vla</i>	вырост

<b>sl</b>	стилусы парные задние выросты генитальной пластинки vf9	вырост
<b>slba9*</b>	стилонесущие выросты парные выросты на задней складке vf9, на которых расположены стилуса	вырост
<b>ssa*</b>	склеротизованная надкарманная лопасть склеротизованный вырост на dra/mea	вырост
<b>swe</b>	утолщение левого комплекса продольное утолщение, нередко сопровождающееся сгибом поверхности, всегда идет по поверхности, несущей L4. Областью начала swe можно положить участок vvs непосредственно возле переднего края вентрального фалломера. В дальнейшем слева swe может идти параллельно левому краю левого комплекса, может переходить на dds, а справа может распространяться на bla или идти вдоль правого края вентрального фалломера	киль
<b>vds*</b>	дорсальная стенка вентрального фалломера является также и вентральной стенкой карманов lve и dee. Ограничена передними стенками этих карманов, краями фалломера и интерфейсом с левым и правыми фалломерами	плоскость
<b>vf9!</b>	генитальная пластинка вентральная складка 9 сегмента. Лопать, спереди ограниченная интеркоккостеральной мембраной 8 сегмента, но включая медиококкостеральные аподемы mcsa9, а сзади соединяющаяся через сгиб с фалломерами	лопась
<b>vfaa9*</b>	заднекилевой вырост генитальной пластинки вырост на заднем конце кия vfprge9	вырост
<b>vfage9*</b>	передний дорсальный киль генитальной пластинки киль на дорсальной стенке генитальной пластинки vf9 в правой средней её части, идущий под острым углом к килю vfge9-г и сливающийся с ним	киль
<b>vfba9*</b>	латеральный вырост генитальной пластинки вырост на киле vfge9-г примерно на середине его длины или чуть дистальнее, но далеко не доходя до оснований стилусов sl9	вырост
<b>vfca9*</b>	апикальный дорсальный вырост генитальной пластинки вырост по линии кия vfge9, направленный дорсально	вырост

<b>vfda9*</b>	игловидный вырост генитальной пластинки  вырост на киле vfge9-г примерно на 2/3 его длины, но далеко не доходя до оснований стилусов sl9. Направлен вверх, тонкий, вершина заострена.	вырост
<b>vfge9*</b>	латеральные кили генитальной пластинки  парные латеральные кили на дорсальной стенке генитальной пластинки vf9	киль
<b>vfifa9*</b>	вырост соединительной складки [генитальной пластинки]  вырост на складке vfla9	вырост
<b>vfla9*</b>	соединительные складки генитальной пластинки  парные складки на поверхности, соединяющей генитальную пластинку vf9 с субанальной лопастью sbl и с левым (с левой стороны) и правым (с правой) фалломерами	складка
<b>vfma9*</b>	медиальный вырост генитальной пластинки  вырост на дорсальной стенке генитальной пластинки vf9, расположенный медиальнее киля vfge9 и ориентированный более или менее параллельно ему	вырост
<b>vfme</b>	вентромедиальное расширение вентральной складки  вентромедиальное расширение вентральной складки vf	вырост
<b>vfpa9*</b>	задний вырост генитальной пластинки  вырост, в который может вытягиваться задняя складка генитальной пластинки vf9 между стилусами	вырост
<b>vfpe9*</b>	задний дорсальный киль генитальной пластинки  киль на дорсальной стенке генитальной пластинки vf9 в правой средней её части. Расположен медиальнее киля vfge9	киль
<b>vfsp9*</b>	надстилевой вырост  вырост на киле vfge9-г над основанием правого стилуса sl9-г	вырост
<b>vla</b>	главная лопасть вентрального фалломера  часть вентрального фалломера, ограниченная слева и спереди стенками карманов lve и dee, а справа и спереди основанием bla*	вырост
<b>vma*</b>	вентральная складка  складка, разделяющая ags, с одной стороны, и vrs и поверхность, ведущую к sbe, с другой. Может переходить в rva	складка

<b>vph</b>	<p>вентральный фалломер</p> <p>вентральный фалломер. Наиболее вентральный из трех фалломеров. Слева и сверху переходит в левый фалломер lph, справа соединяется с правым фалломером грh, а справа и снизу соединяется с вентральной складкой vf9.</p>	вырост
<b>vrs*</b>	<p>постероventральная стенка правого фалломера</p> <p>ограничена спереди и слева центральной инвагинацией cbe, спереди и справа складками vma, rva и ria, слева интерфейсом между правым фалломером и левым комплексом и складкой bma, сзади краями правого фалломера</p>	плоскость
<b>vsr</b>	<p>стернальный киль</p> <p>вентральный продолжный киль на стерните</p>	киль
<b>vvs*</b>	<p>вентральная стенка вентрального фалломера</p> <p>ограничена краями фалломера, а слева также килем swe</p>	плоскость

## ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Список признаков внешнего строения Mantodea

Признаки сформулированы согласно Виланду (Wieland, 2013). Все признаки неордированные. Некоторые признаки из работы Виланда в нашем списке пропущены. Признаки 4, 5, 25, 30, 32, 36, 38, 54, 68, 98, 102, 112, 118, 129 пропущены, поскольку их состояние одинаково для всех богомоллов. Признаки 137, 138 и 142 описывают генитальную пластинку, которая включена в нашу матрицу генитальных признаков. Признак 135 дублирует признак 134. Признаки 17 (длина антенн), 18 (количество члеников антенн) и 151 (количество члеников церков) пропущены, поскольку антенны и церки коллекционных экземпляров часто бывают обломаны, а количество церкомеров может различаться от экземпляра к экземпляру и даже между левым и правым церком. Исключены все признаки самок по причине отсутствия этого пола в материале для большей части видов. Состояния, не встречающиеся у богомоллов, также пропущены. Состояния всех признаков перекодированы так, что нумерация состояний начинается с 0, и состояние отсутствия какой-либо структуры всегда имеет номер «0».

0. Голова, темя, медиальный вырост: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
1. Голова, темя, медиальный вырост, форма: 0 – симметричный, мощный; 1 – симметричный и мощный в основании, дистально асимметричный и плоский; 2 – симметричный, в форме небольшого бугорка за глазками.
2. Голова, темя, выросты у латеральных глазков: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
3. Голова, нижний лоб, форма: 0 – поперечный; 1 – квадратный; 2 – продольный.
4. Голова, нижний лоб, форма дорсальной грани: 0 – прямая или слегка округлая; 1 – сильно закругленная или угловатая; 2 – формирует мощный срединный шип.
5. Голова, нижний лоб, параллельные кили: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
6. Голова, нижний лоб, организация килей: 0 – единственный медиальный киль; 1 – два параллельных киля; 2 – три параллельных киля.
7. Голова, нижний лоб, сильная поперечная складка: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
8. Голова, наличник, вертикальный киль: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
9. Голова, наличник, поперечная складка: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
10. Голова, латеральные бугорки: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.

11. Голова, сложные глаза, форма: 0 – конические, в «глазницах» при взгляде сбоку; 1 – овальные; 2 – почти круглые.
12. Голова, сложные глаза, форма относительно головной капсулы: 0 – выпуклые, выдающиеся латерально; 1 – не выдающиеся латерально, «вписанные» в контур головной капсулы; 2 – сильно выдаются за контур вертикально.
13. Голова, сложные глаза, слепой бугорок: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
14. Голова, форма члеников антенн: 0 – симметричные, без каких-либо выростов; 1 – асимметричные, слегка расширенные с одной стороны (*antenna imbricate*); 2 – каждый членик имеет вырост, каждый второй вырост искривлен (*antenna rectinata*); 3 – каждый членик с двумя выростами (*antenna bipectinata*); 4 – каждый членик с двумя плоскими, округлыми или одной более-менее сердцевидной лопастью (*antenna lobata*).
15. Переднеспинка, шейный отдел, вентральные цервикальные склериты: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
16. Переднеспинка, шейный отдел, вентральные цервикальные склериты, количество: 0 – 1; 1 – 2.
17. Переднеспинка, шейный отдел, интерцервикальные склериты, медиальное соединение: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
18. Переднеспинка, шейный отдел, интерцервикальные склериты, *torus intercervicalis*: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
19. Переднеспинка, простернит, передняя поперечная часть Т-образного склерита, форма: 0 – короткая, не вытянута в пластинку; 1 – вытянут краниально в постцервикальную пластинку.
20. Переднеспинка, передний край: 0 – не накрывает сверху заднюю часть головы; 1 – накрывает сверху заднюю часть головы.
21. Переднеспинка без пластинчатого края, отношение сторон: 0 – длина вдвое и более больше ширины; 1 – длина менее чем вдвое больше ширины или переднеспинка квадратная; 2 – длина меньше ширины.
22. Переднеспинка, пластинчатый край, максимальная ширина с каждого края по сравнению с половиной ширины переднеспинки у супракоксальной бороздки: 0 – меньше; 1 – равна или больше.

23. Переднеспинка, прозона по сравнению с метазоной: 0 – почти равна по длине; 1 – слегка короче, до половины длины метазоны; 2 – менее половины длины метазоны.
24. Передние тазики, антеро-дистальные лопасти, форма: 0 – расходящиеся; 1 – сближены; 2 – перекрывающиеся.
25. Передние тазики, вентральная антеро-дистальная лопасть, копьевидное удлинение: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
26. Переднее бедро, форма дорсального края по отношению к форме бокового края переднеспинки: 0 – не комплементарна; 1 – комплементарна.
27. Переднее бедро, когтевая бороздка, положение: 0 – у основания бедра; 1 – в проксимальной трети бедра; 2 – посередине бедра; 3 – дистальнее середины бедра.
28. Переднее бедро, бедренная кисточка, положение: 0 – на плоскости бедра или слегка приподнята; 1 – на отчетливом возвышении.
29. Переднее бедро, бедренная кисточка, организация хет: 0 – плотно посажены, образуя четко ограниченную область кисточки; 1 – далеко отстоят друг от друга, границы кисточки нечеткие.
30. Переднее бедро, антеровентральные шипы: 0 – отсутствуют, 1 – имеются.
31. Переднее бедро, постеровентральные шипы: 0 – отсутствуют, 1 – имеются.
32. Переднее бедро, структура антеро- и постеровентральных шипов: 0 – два ряда, антеро-вентральные шипы стоят вплотную друг к другу; 1 – два ряда, между антеровентральными шипами имеются промежутки; 2 – два ряда, проксимальные антеровентральные шипы резко отличаются от прочих, короткие, тупые и стоят в два ряда; 3 – имеются лишь 4 антеровентральных шипа, постеровентральные шипы отсутствуют; 5 – два ряда очень мелких, но все еще острых рудиментов шипов.
33. Переднее бедро, антеровентральные шипы, паттерн: 0 – почти одинаковые; 1 – чередуются, один длинный, один короткий; 2 – чередуются, длинный - три коротких – длинный; 3 – смещены проксимально, короткие и тупые; 4 – огромные и плоские.

34. Переднее бедро, проксимальные 5-10 антеровентральные шипы, паттерн: 0 – один ряд, основания шипов перекрываются при виде снизу; 1 – два ряда, основания шипов не перекрываются при виде снизу.
35. Переднее бедро, антеровентральные шипы, количество: 0 – 1-5; 1 – 6-12; 2 – 13-19; 3 – 20-25; 4 – 26 и более.
36. Переднее бедро, постеровентральные шипы, количество: 0 – 1-3; 1 – 4; 2 – 5; 3 – 6 и более.
37. Переднее бедро, постеровентральные шипы, положение основания: 0 – вровень с кутикулой бедра; 1 – на резком тонком киле; 2 – на индивидуальных «ножках».
38. Переднее бедро, постеровентральные шипы, длина: 0 – не слишком удлинены, не заходят за толщину голени, когда нога сложена; 1 – все шипы сильно удлинены, заходят за тощину голени, когда нога сложена; 2 – проксимальных 2 шипы значительно длиннее остальных.
39. Переднее бедро, проксимальный постеровентральный шип, форма относительно других: 0 – почти такой же; 1 – в несколько раз длиннее и намного толще.
40. Переднее бедро, проксимальные постеровентральные шипы 1 и 2, положение относительно остальных: 0 – не сближены вместе; 1 – сближены вместе.
41. Переднее бедро, когтевая ямка между проксимальными постеровентральными шипами: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
42. Переднее бедро, дискоидальные шипы, количество: 0 – 1; 1 – 2; 2 – 3; 3 – 4.
43. Переднее бедро, проксимальный (или единственный) дискоидальный шип, положение относительно остальных: 0 – на возвышении; 1 – не на возвышении.
44. Переднее бедро, 4 дискоидальных шипа, длина от проксимального к дистальному, в порядке уменьшения: 0 –  $3 > 2 > 1 = 4$ ; 1 –  $3 > 2 = 4 > 1$ ; 2 –  $2 = 3 > 1 = 4$ ; 3 –  $3 > 1 = 2 > 4$ ; 4 –  $3 > 1 > 2 = 4$ ; 5 –  $3 > 2 > 1 > 4$ ; 6 –  $3 > 2 > 4 > 1$ .
45. Переднее бедро, 3 дискоидальных шипа, длина от проксимального к дистальному, в порядке уменьшения: 0 –  $2 > 3 > 1$ ; 1 –  $2 > 1 > 3$ ; 2 –  $1 > 2 > 3$ .
46. Переднее бедро, 2 проксимальных из 4 имеющихся дискоидальных шипов, положение: 0 – сближены; 1 – не сближены.
47. Переднее бедро, 2 проксимальных из 3 имеющихся дискоидальных шипов, положение: 0 – сближены; 1 – не сближены.

48. Переднее бедро, 2 дистальных из 4 имеющихся дискоидальных шипов, положение: 0 – сближены; 1 – не сближены.
49. Переднее бедро, 2 дистальных из 3 имеющихся дискоидальных шипов, положение: 0 – сближены; 1 – не сближены.
50. Передняя голень, антеровентральные шипы: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
51. Передняя голень, постеровентральные шипы: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
52. Передняя голень, структура вооружения: 0 – в два вентральных ряда; 1 – в два ряда, дистальные шипы смещены дорсально; 2 – имеются только антеровентральные шипы; 3 – шипы (кроме терминального когтя) отсутствуют.
53. Передняя голень, дистальные 2-3 антеровентральных шипа, положение: 0 – посажены вентрально, направлены вентро-апикально; 1 – посажены спереди или дорсально, направлены дорсо-апикально.
54. Передняя голень, длина: 0 – не длиннее половины длины бедра; 1 – длиннее половины бедра.
55. Передняя голень, терминальный коготь, длина относительно голени: 0 – 1/5 или длиннее; 1 – заметно короче, чем 1/5, образуя только вершину апикальной лопасти голени; 2 – короче, чем 1/5, но голень очень длинная и стройная.
56. Передняя голень, форма: 0 – прямая или слегка изогнутая; 1 – сильно, почти на 90 градусов, изогнутая посередине.
57. Передняя голень, расширение антеровентральных и постеровентральных краев: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
58. Передняя голень, антеровентральные шипы, паттерн: 0 – равны по длине; 1 – удлиняются к вершине; 2 – нерегулярно чередуются; 3 – нерегулярно расположены на голени, или имеется только один шип; 4 – удлиняются от основания, становятся короче в дистальной трети, затем вновь удлиняются.
59. Передняя голень, антеровентральные шипы (исключая терминальный коготь), количество: 0 – 1-5; 1 – 6-12; 2 – 13-15; 3 – 16-19; 4 – 20-25; 5 – 26 и более.
60. Передняя голень, постеровентральные шипы, паттерн: 0 – равны по длине; 1 – удлиняются к вершине; 2 – удлиняются в проксимальной трети, затем становятся короче, затем снова удлиняются; 3 – нерегулярно расположены на голени, или имеется только один шип.

61. Передняя голень, постероventральные шипы, ориентация: 0 – напоминают антероventральные шипы: сближены, ширина промежутков меньше ширины основания шипа, не наклонены; 1 – уменьшены и наклонены, самое большее, в проксимальной половине голени, намного меньше и плотнее расположены, чем антероventральные шипы; 2 – все шипы уменьшены и наклонены, намного плотнее расположены, чем антероventральные шипы; 3 – не сближены, ширина промежутка меньше основания шипа, но наклонены; 4 – ширина промежутка больше ширины шипа, не наклонены.
62. Передняя голень, постероventральные шипы, количество: 0 – 1-3; 1 – 4-7; 2 – 8-12; 3 – 13; 4 – 18-21; 5 – 22 и более.
63. Передняя голень, количество постероventральных шипов относительно количества антероventральных шипов: 0 – равно или меньше не более чем на треть; 1 – меньше более чем на треть; 2 – больше.
64. Передняя лапка, первый членик, длина относительно остальных члеников, вместе взятых: 0 – длиннее; 1 – равен по длине или короче.
65. Передняя лапка, первый членик, длина относительно голени: 0 – равен по длине или длиннее; 1 – короче.
66. Среднее и заднее бедра, антеродистальный апикальный шип: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
67. Среднее и заднее бедра, сочлененные шипы на поверхности: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
68. Среднее и заднее голени, сочлененные шипы на поверхности: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
69. Средняя голень, длина относительно бедра: 0 – длиннее; 1 – равна или короче.
70. Средняя лапка, первый членик, длина относительно остальных, вместе взятых: 0 – длиннее; 1 – равен по длине или короче.
71. Задняя лапка, первый членик, длина относительно остальных, вместе взятых: 0 – длиннее; 1 – равен по длине или короче.
72. Задняя голень, длина относительно бедра: 0 – длиннее; 1 – равна или короче.
73. Среднее и заднее бедра, лопасти: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.

74. Среднее и заднее бедра, лопасти, положение: 0 – в проксимальной трети; 1 – посередине; 2 – дистальнее середины; 3 – вдоль всей длины, или несколько лопастей распределены по бедру.
75. Средняя и задняя голени, лопасти: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
76. Средняя и задняя голени, форма в передней или задней проекции: 0 – почти параллельная и симметричная; 1 – сильно асимметричная, некоторые области вздуты.
77. Лапки, эуплантулы всех или некоторых члеников 2-4, проксимальное удлинение: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
78. Лапки, эуплантулы члеников 1-3, глубокая V-образная вырезка и латеральное расширение: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
79. Средние и задние лапки, эуплантулы членика 4, длина относительно эуплантул предыдущих члеников: 0 – не более чем в 1.5 раз длиннее; 1 – в 1.5 и более раз длиннее.
80. Лапки, медалиальная эуплантула членика 5: 0 – отсутствует, членик с узким продольным швом или без него; 1 – имеется.
81. Лапки, коготки, относительная длина: 0 – равны; 1 – передний коготок заметно длиннее заднего.
82. Лапки, коготки, длина относительно членика 5: 0 – не длиннее членика 5; 1 – по крайней мере один коготок намного длиннее членика 5.
83. Переднее и заднее крылья, длина: 0 – оставляют открытыми самое большее тергиты 8-10; 1 – сильно укорочены.
84. Переднее крыло, задние ветви R: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
85. Переднее крыло, CuP, количество точек изгиба: 0 – 1; 1 – 2.
86. Переднее крыло, поле между C и ScP в проксимальной части крыла, ширина относительно ширины поля между ScP и R: 0 – шире вдвое и больше; 1 – лишь слегка шире или такой же ширины.
87. Переднее крыло, передние ветви R: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
88. Переднее крыло, костальный край, вентральные зубцы: 0 – отсутствуют; 1 – имеются.
89. Переднее крыло, основные жилки, количество точек изгиба: 0 – одна; 1 – две.
90. Переднее крыло, CuA, количество ветвей: 0 – 0-8; 1 – 9 и больше.

91. Переднее крыло, количество ветвей всех анальных жилок, включая A1: 0 – 2-3; 1 – 4-5; 2 – 6 и более.
92. Переднее крыло, A1, ветвление: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
93. Переднее крыло, A1, длина: 0 – почти или вполне достигает заднего края крыла; 1 – далеко не достигает заднего края крыла, исчезая в мембране или сливаясь с другими жилками.
94. Переднее крыло, югальное поле, пересечение анальными жилками: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
95. Заднее крыло, R, ветвление: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
96. Заднее крыло, CuA, ветвление: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
97. Заднее крыло, анальные жилки (включая A1, но исключая ветви A3), количество: 0 – менее 5; 1 – 5-8; 2 – 8 и более.
98. Заднее крыло, A3, количество ветвлений: 0 – 1-2; 1 – 3-4; 2 – 5 и более.
99. Заднее крыло, ScP, длина относительно длины крыла: 0 – заканчивается за дистальной третью; 1 – заканчивается проксимальнее середины.
100. Заднее крыло, поперечные жилки между CuA и CuP, форма: 0 – хотя бы частично сигмовидная; 1 – прямая или слегка изогнутая.
101. Метаторакальное ухо, тип: 0 – DK; 1 – DNK; 2 – DO; 3 – MSMT.
102. Брюшко, анальная пластика, отношение длины к ширине: 0 – ширина больше длины; 1 – ширина равна длине; 2 – длина больше ширины.
103. Брюшко, анальная пластинка, киль mdca10: 0 – отсутствует; 1 – имеется.
104. Брюшко, анальная пластика, форма: 0 – почти прямоугольная; 1 – почти треугольная; 2 – округлая или полукруглая, иногда слегка заостренная; 3 – с вырезкой и двумя закругленными или заостренными лопастями.
105. Брюшко, церки, форма поперечного сечения: 0 – сильно уплощенная, по крайней мере, в дистальной половине церка; 1 – округлая или слегка уплощенная, за исключением, возможно, апикального церкомера.
106. Брюшко, церки, апикальный церкомер, форма: 0 – более чем вдвое короче предыдущего церкомера, иногда слегка вытянут или чуть уплощен; 1 – сильно уплощен, но более чем вдвое короче предыдущего церкомера, не образует большую лопасть; 2 – сильно уплощен и формирует большую лопасть, более чем вдвое длиннее предыдущего церкомера.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Статистика признаков

№	RC	RI									
10	1.00	1.00	142	1.00	1.00	138	0.08	0.84	59	0.05	0.74
12	1.00	1.00	146	1.00	1.00	149	0.15	0.84	143	0.05	0.74
13	1.00	1.00	153	1.00	1.00	41	0.42	0.83	105	0.06	0.72
15	1.00	1.00	160	1.00	1.00	50	0.21	0.83	112	0.13	0.72
17	1.00	1.00	162	1.00	1.00	167	0.08	0.83	161	0.12	0.72
29	1.00	1.00	169	1.00	1.00	39	0.10	0.82	30	0.07	0.72
31	1.00	1.00	171	1.00	1.00	71	0.41	0.82	107	0.07	0.72
46	1.00	1.00	172	1.00	1.00	139	0.06	0.81	44	0.12	0.72
64	1.00	1.00	173	1.00	1.00	53	0.40	0.80	73	0.14	0.71
72	1.00	1.00	176	1.00	1.00	62	0.16	0.80	133	0.24	0.71
75	1.00	1.00	180	1.00	1.00	85	0.40	0.80	140	0.14	0.71
76	1.00	1.00	181	1.00	1.00	144	0.40	0.80	47	0.12	0.71
78	1.00	1.00	154	0.58	0.97	170	0.20	0.79	157	0.14	0.70
79	1.00	1.00	175	0.47	0.94	93	0.05	0.78	168	0.05	0.70
86	1.00	1.00	58	0.47	0.93	101	0.26	0.78	178	0.05	0.70
87	1.00	1.00	92	0.30	0.91	155	0.18	0.77	35	0.16	0.70
96	1.00	1.00	57	0.25	0.89	34	0.09	0.76	90	0.05	0.69
104	1.00	1.00	91	0.15	0.88	95	0.12	0.76	60	0.09	0.69
116	1.00	1.00	74	0.10	0.88	97	0.05	0.76	33	0.08	0.68
117	1.00	1.00	111	0.22	0.88	43	0.05	0.75	4	0.07	0.67
118	1.00	1.00	61	0.15	0.88	28	0.38	0.75	11	0.33	0.67
127	1.00	1.00	141	0.28	0.88	70	0.38	0.75	26	0.33	0.67
130	1.00	1.00	109	0.21	0.86	32	0.05	0.74	51	0.13	0.67
132	1.00	1.00	69	0.42	0.85	150	0.12	0.74	52	0.22	0.67
135	1.00	1.00	152	0.14	0.84	159	0.05	0.74	63	0.33	0.67

**Таблица 6.1.** Индексы гомоплазии (RC) и синапоморфности (RI) признаков строения полового аппарата самца, отсортированные по RI.

№	RC	RI	№	RC	RI	№	RC	RI
66	0.40	0.67	177	0.20	0.60	114	0.03	0.44
77	0.17	0.67	131	0.06	0.59	108	0.02	0.44
89	0.44	0.67	40	0.17	0.58	106	0.05	0.42
115	0.17	0.67	102	0.10	0.58	49	0.10	0.40
120	0.10	0.67	156	0.08	0.58	81	0.10	0.40
122	0.33	0.67	67	0.08	0.57	0	0.05	0.39
123	0.33	0.67	68	0.08	0.57	21	0.05	0.38
134	0.05	0.67	80	0.14	0.57	24	0.02	0.35
136	0.10	0.67	84	0.14	0.57	7	0.03	0.33
163	0.22	0.67	8	0.11	0.56	23	0.07	0.33
174	0.22	0.67	36	0.03	0.55	42	0.11	0.33
179	0.22	0.67	1	0.06	0.53	56	0.11	0.33
164	0.11	0.66	113	0.02	0.53	121	0.05	0.29
165	0.09	0.65	100	0.05	0.52	99	0.04	0.25
158	0.09	0.64	9	0.04	0.52	125	0.06	0.25
110	0.12	0.64	3	0.17	0.50	27	0.04	0.20
83	0.05	0.63	16	0.25	0.50	37	0.00	0.00
98	0.23	0.63	18	0.25	0.50	38	0.00	0.00
147	0.08	0.63	22	0.13	0.50	48	0.00	0.00
2	0.04	0.63	103	0.25	0.50	65	0.00	0.00
148	0.05	0.62	124	0.14	0.50	82	0.00	0.00
119	0.10	0.62	137	0.25	0.50	129	0.00	0.00
6	0.02	0.60	145	0.17	0.50			
19	0.20	0.60	151	0.05	0.50			
25	0.30	0.60	166	0.03	0.50			
45	0.20	0.60	5	0.05	0.47			
88	0.20	0.60	94	0.07	0.46			

Таблица 6.1. (продолжение)

№	RC	RI	№	RC	RI	№	RC	RI	№	RC	RI
7	1.00	1.00	21	0.12	0.81	23	0.05	0.64	106	0.16	0.55
25	1.00	1.00	66	0.12	0.81	54	0.03	0.63	103	0.02	0.54
29	1.00	1.00	48	0.20	0.80	73	0.06	0.63	18	0.03	0.53
31	1.00	1.00	78	0.15	0.77	15	0.07	0.62	62	0.10	0.53
32	1.00	1.00	43	0.38	0.75	27	0.09	0.61	89	0.03	0.53
39	1.00	1.00	74	0.45	0.75	80	0.02	0.60	0	0.06	0.53
50	1.00	1.00	75	0.38	0.75	41	0.03	0.60	72	0.03	0.52
51	1.00	1.00	102	0.14	0.75	8	0.05	0.59	24	0.07	0.50
52	1.00	1.00	65	0.12	0.74	4	0.04	0.59	28	0.05	0.50
53	1.00	1.00	70	0.12	0.74	98	0.06	0.59	76	0.08	0.50
67	1.00	1.00	101	0.18	0.74	61	0.09	0.59	92	0.25	0.50
68	1.00	1.00	40	0.07	0.73	5	0.07	0.59	95	0.17	0.50
82	1.00	1.00	94	0.12	0.72	91	0.08	0.59	104	0.13	0.50
86	1.00	1.00	1	0.36	0.71	11	0.12	0.58	97	0.04	0.48
90	1.00	1.00	6	0.36	0.71	45	0.23	0.57	79	0.03	0.47
26	0.46	0.92	33	0.28	0.70	10	0.03	0.57	2	0.09	0.43
58	0.72	0.90	34	0.18	0.70	44	0.09	0.57	13	0.09	0.43
20	0.44	0.88	12	0.06	0.69	36	0.13	0.57	64	0.03	0.43
84	0.44	0.88	9	0.03	0.68	105	0.07	0.56	69	0.06	0.38
88	0.44	0.88	35	0.16	0.67	42	0.12	0.56	96	0.06	0.38
60	0.43	0.86	47	0.33	0.67	100	0.02	0.56	38	0.08	0.36
37	0.57	0.86	49	0.22	0.67	16	0.11	0.56	83	0.04	0.36
57	0.42	0.83	87	0.33	0.67	85	0.02	0.55	22	0.00	0.00
77	0.42	0.83	63	0.06	0.66	93	0.02	0.55			
17	0.21	0.82	46	0.09	0.65	14	0.21	0.55			
19	0.27	0.82	71	0.04	0.64	59	0.09	0.55			

**Таблица 6.2.** Индексы гомоплазии (RC) и синапоморфности (RI) признаков внешней морфологии, отсортированные по RI.

№	RC	RI									
10	1.00	1.00	169	1.00	1.00	57	0.25	0.89	74	0.05	0.77
12	1.00	1.00	171	1.00	1.00	202	0.44	0.88	167	0.05	0.76
13	1.00	1.00	172	1.00	1.00	266	0.44	0.88	28	0.38	0.75
15	1.00	1.00	181	1.00	1.00	58	0.29	0.87	176	0.38	0.75
17	1.00	1.00	189	1.00	1.00	283	0.32	0.85	225	0.38	0.75
29	1.00	1.00	211	1.00	1.00	111	0.17	0.84	255	0.11	0.75
31	1.00	1.00	213	1.00	1.00	239	0.42	0.83	256	0.45	0.75
46	1.00	1.00	214	1.00	1.00	61	0.10	0.83	270	0.25	0.75
64	1.00	1.00	221	1.00	1.00	182	0.21	0.82	50	0.12	0.73
72	1.00	1.00	232	1.00	1.00	199	0.21	0.82	241	0.18	0.73
75	1.00	1.00	233	1.00	1.00	71	0.41	0.82	191	0.04	0.72
78	1.00	1.00	249	1.00	1.00	141	0.19	0.81	73	0.14	0.71
86	1.00	1.00	250	1.00	1.00	152	0.12	0.81	133	0.24	0.71
87	1.00	1.00	264	1.00	1.00	109	0.16	0.81	170	0.14	0.71
116	1.00	1.00	268	1.00	1.00	53	0.40	0.80	183	0.36	0.71
117	1.00	1.00	272	1.00	1.00	76	0.40	0.80	219	0.36	0.71
118	1.00	1.00	91	0.32	0.95	79	0.40	0.80	279	0.10	0.71
122	1.00	1.00	175	0.47	0.94	96	0.53	0.80	205	0.07	0.71
127	1.00	1.00	234	0.69	0.92	144	0.40	0.80	138	0.04	0.71
130	1.00	1.00	92	0.30	0.91	154	0.16	0.80	260	0.12	0.71
132	1.00	1.00	153	0.46	0.91	150	0.16	0.79	190	0.08	0.70
135	1.00	1.00	201	0.46	0.91	247	0.16	0.79	43	0.04	0.70
142	1.00	1.00	235	0.46	0.91	248	0.10	0.77	168	0.05	0.70
146	1.00	1.00	62	0.30	0.90	242	0.29	0.77	143	0.04	0.69
160	1.00	1.00	104	0.44	0.89	39	0.08	0.77	119	0.14	0.69
162	1.00	1.00	180	0.44	0.89	69	0.31	0.77	194	0.06	0.69

**Таблица 6.3.** Индексы гомоплазии (RC) и синапоморфности (RI) признаков гениталий (0-181) и внешней морфологии (182-288) в совместном анализе, отсортированные по RI.

№	RC	RI									
93	0.03	0.69	223	0.03	0.65	90	0.03	0.59	198	0.11	0.56
149	0.07	0.69	105	0.04	0.65	114	0.05	0.59	44	0.06	0.55
30	0.06	0.69	140	0.11	0.64	59	0.03	0.59	226	0.08	0.55
139	0.03	0.69	155	0.11	0.64	267	0.03	0.59	36	0.03	0.55
11	0.33	0.67	97	0.03	0.64	243	0.09	0.59	157	0.08	0.55
34	0.06	0.67	282	0.03	0.64	164	0.08	0.59	196	0.21	0.55
41	0.22	0.67	244	0.14	0.63	273	0.08	0.59	178	0.03	0.54
51	0.13	0.67	112	0.09	0.63	102	0.10	0.58	230	0.07	0.53
60	0.08	0.67	95	0.07	0.63	110	0.10	0.58	261	0.04	0.53
63	0.33	0.67	197	0.07	0.62	98	0.19	0.58	187	0.06	0.53
66	0.40	0.67	165	0.08	0.62	67	0.08	0.57	228	0.06	0.53
89	0.44	0.67	217	0.13	0.62	68	0.08	0.57	284	0.06	0.53
101	0.17	0.67	285	0.03	0.61	80	0.14	0.57	100	0.05	0.52
161	0.10	0.67	286	0.18	0.61	84	0.14	0.57	253	0.03	0.52
163	0.22	0.67	35	0.11	0.61	188	0.23	0.57	6	0.02	0.52
173	0.33	0.67	186	0.04	0.61	227	0.23	0.57	209	0.06	0.52
179	0.22	0.67	19	0.20	0.60	236	0.02	0.57	156	0.06	0.52
269	0.33	0.67	33	0.06	0.60	245	0.04	0.57	222	0.03	0.52
276	0.10	0.67	45	0.20	0.60	134	0.03	0.56	3	0.17	0.50
159	0.04	0.66	81	0.20	0.60	107	0.04	0.56	16	0.25	0.50
275	0.04	0.66	83	0.05	0.60	287	0.07	0.56	18	0.25	0.50
280	0.08	0.66	85	0.20	0.60	4	0.04	0.56	22	0.13	0.50
203	0.06	0.66	88	0.20	0.60	8	0.11	0.56	23	0.13	0.50
218	0.18	0.65	177	0.20	0.60	77	0.11	0.56	37	0.25	0.50
262	0.03	0.65	216	0.12	0.60	115	0.11	0.56	40	0.13	0.50
215	0.24	0.65	224	0.14	0.60	120	0.06	0.56	52	0.13	0.50
32	0.03	0.65	240	0.30	0.60	136	0.06	0.56	70	0.17	0.50

Таблица 6.3. (продолжение)

№	RC	RI	№	RC	RI	№	RC	RI
103	0.25	0.50	121	0.09	0.43	125	0.06	0.25
131	0.04	0.50	184	0.09	0.43	204	0.06	0.25
137	0.25	0.50	195	0.09	0.43	277	0.06	0.25
151	0.05	0.50	206	0.05	0.42	25	0.07	0.20
166	0.03	0.50	252	0.04	0.42	27	0.04	0.20
174	0.13	0.50	208	0.05	0.42	38	0.00	0.00
192	0.02	0.50	47	0.04	0.41	42	0.00	0.00
207	0.25	0.50	49	0.10	0.40	48	0.00	0.00
231	0.13	0.50	258	0.06	0.40	65	0.00	0.00
257	0.17	0.50	246	0.03	0.38	82	0.00	0.00
259	0.13	0.50	145	0.11	0.38	129	0.00	0.00
274	0.25	0.50	251	0.06	0.38			
278	0.10	0.50	271	0.02	0.38			
113	0.02	0.49	0	0.04	0.36			
148	0.03	0.48	108	0.01	0.34			
9	0.04	0.48	7	0.03	0.33			
147	0.04	0.47	26	0.11	0.33			
193	0.08	0.47	56	0.11	0.33			
1	0.05	0.47	106	0.04	0.33			
5	0.05	0.47	123	0.11	0.33			
2	0.02	0.47	229	0.11	0.33			
94	0.07	0.46	21	0.04	0.32			
288	0.11	0.46	124	0.07	0.30			
158	0.04	0.45	265	0.03	0.29			
254	0.03	0.45	220	0.06	0.27			
210	0.04	0.44	24	0.01	0.26			
200	0.02	0.44	99	0.04	0.25			

Таблица 6.3. (продолжение)