

Морфология гениталий жуков-стафилинид подтрибы *Staphylinina* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) и ее значение для системы этого таксона

Morphology of genitalia of rove beetles of the subtribe *Staphylinina* (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and its significance for the system of this taxon

Э.А. Хачиков
E.A. Khachikov

Ростовское отделение Русского энтомологического общества, Александровский спуск, 59, Ростов-на-Дону 344030 Россия
The Rostov branch of Russian Entomological Society, Alexandrovsky spusk, 59, Rostov-on-Don 344030 Russia. E-mail: e_hachikov@mail.ru

Ключевые слова: Coleoptera, Staphylinidae, морфология гениталий, эндофаллус, вагина.

Key words: Coleoptera, Staphylinidae, genitalia morphology, endophallus, vagina.

Резюме. В статье представлены новые данные по морфологии генитальных структур 11 видов из 6 родов подтрибы *Staphylinina*: *Abemus* Mulsant et Rey, 1876, *Agelosus* Sharp, 1889, *Staphylinus* Linnaeus, 1758, *Creophilus* Leach, 1819, *Ontholestes* Ganglbauer, 1895, *Physetops* Mannerheim, 1830. Анализ структур эндофаллуса и половых протоков самок позволил произвести морфологическую классификацию вышеприведенных родов, выделив следующие группы: 1) секция «биадия» в которую вошел род *Staphylinus* (наличие бититиллятора в аггонопориальном комплексе эндофаллуса и изогнутый в дорсальном направлении эдеагус); 2) секция «триадия» объединяет группу видов *Creophilus* (аггонопориальный комплекс эндофаллуса состоит только из бититиллятора; дорсальные титилляторы-щеточки расположены на отдельных выростах перпендикулярно поверхности эндофаллусов; медиальные фалломеры очень короткие; эндоаппендикс с утолщенными стенками и склеротизованной вершиной; базовентральные титилляторы имеют форму в виде остроконечной арки) и *Abemus*, *Dinothenarus*, *Physetops*, *Oscypus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*, *Protogoerius* (комплекс «триадоформия»: аггонопориальная триада склеротизована и, как правило, состоит из клювообразного, слегка загнутого монотитиллятора и бититиллятора, включающего в себя два иногда слитых удлинённых склерита; между монотитиллятором и бититиллятором находится вторичный аггонопор; эндофаллус разделен на три фалломера – проксимальный, медиальный и дистальный; в вентробазальной части эндофаллуса имеются склеротизованные или мембранозные структуры). Состав родов комплекса *Creophilus* в нашем понимании совпал с таковым Кларка. Комплекс «триадоформия»

состоит из группы родов *Abemus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*, группы родов *Dinothenarus*, *Physetops*, *Oscypus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Protogoerius* и группы «Ангюлефаллия», включающей единственный вид *Oscypus brunripes*.

Abstract. New data on morphology of genital structures in 11 staphylinid species of genera *Abemus* Mulsant et Rey, 1876, *Agelosus* Sharp, 1889, *Staphylinus* Linnaeus, 1758, *Creophilus* Leach, 1819, *Ontholestes* Ganglbauer, 1895, *Physetops* Mannerheim, 1830 of the subtribe *Staphylinina* are presented. Morphological classification of these genera is given after the analysis of endophallus and female genital tubes. The follow groups are distinguished: 1) section “biadia” with the genus *Staphylinus* (presence of bititillator in aggonoporial complex of endophallus and bent in dorsal direction aedeagus); 2) section “triadia” unite *Creophilus* species-group (aggonoporial complex of endophallus consists of only bititillator; dorsal titillator brushes are located on separate appendices perpendicular to surface of endophallus; basalventral titillators have acute arch shape) and genera *Abemus*, *Dinothenarus*, *Physetops*, *Oscypus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*, *Protogoerius* (complex “triadophormia”: aggonoporial triada is sclerotized and often consists of rostral, weakly folded monotitillator and bititillator with 2 sometimes merged elongate sclerites; presence of secondary aggonopore; endophallus is divided on proximal, medial and distal phallobes; aedeagus has sclerotized or membranous structures in ventrobasal part). Composition of our *Creophilus* complex is the same as in D.J. Clarke. Complex “triadophormia” consists of 3 generic groups: 1) *Abemus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*; 2) *Dinothenarus*, *Physetops*, *Oscypus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Protogoerius*; 3) group “Angulephallia” with 1 species *Oscypus brunripes*.

Введение

В работе представлены данные по морфологии генитальных структур ряда родов подтрибы Staphylinina Latreille, 1802 и рассматривается их значение в решениях вопросов по родовой системе подтрибы. В статью включены материалы исследований из более ранних работ автора [Хачиков, 2005, 2006, 2011, 2013; Khachikov, Shavrin, 2010] по следующим родам: *Staphylinus* Linnaeus, 1758, *Platydracus* Thomson, 1858, *Creophilus* Leach, 1819, *Hadropinus* Sharp, 1889, *Liusus* Sharp, 1889, *Dinothenarus* Thomson, 1858, *Ocyrus* Leach, 1819, *Tasgius* Stephens, 1829. Данные по роду *Protogoerius* Coiffait, 1956 привлечены из статьи Куаффе [Coiffait, 1956]. Кроме того, в представляемой работе приводятся результаты новых исследований по родам *Abemus* Mulsant et Rey, 1876, *Agelosus* Sharp, 1889, *Emus* Leach, 1819, *Ontholestes* Ganglbauer, 1895, *Physetops* Mannerheim, 1830 и также *Creophilus* и *Staphylinus*. На основе прежних и вновь полученных данных построена классификация морфологически сходных групп вышеприведенных родов. Данная классификация реализована исключительно в рамках морфологического сходства родов и методологически не может быть привлечена для выяснения филогенетических отношений этих родов.

Материал и методы

В работе использованы материалы из личной коллекции автора. Схемы описания, терминология и номенклатура генитальных структур, а также методики изготовления препаратов гениталий взяты из предыдущих публикаций автора [Хачиков, 2006, 2011, 2013; Khachikov, Shavrin, 2010]. Для обозначения степени склеротизации пениса введен новый термин – открытый тип пенисной трубки, – характеризующий его дорсальную сторону как полностью мембранозную.

В описаниях гениталий использованы термины «пенисная трубка» и «эндофаллус». Данные термины происходят из разных языков, латинского и греческого. Но, исходя из устоявшихся традиций, мы находим вполне возможным сочетание этих терминов в одних и тех же рубриках.

Сокращения в тексте и иллюстрациях:

dt – двойное сухожилие (double tendon);
 eap – эндоаппендикс (endoappendix);
 mu – мышцы (muscles);
 phd – дистальный фалломер (distal phallomer);
 phm – медиальный фалломер (medial phallomer);
 php – проксимальный фалломер (proximal phallomer);
 bt – бититиллатор (bititillator);
 tb – дорсальный титиллатор-щетка (titillator-brush);
 tbb – базодорсальный титиллатор-щетка (basal-dorsal titillator-brush);
 tbv – базовентральный титиллатор (basal-ventral titillator);
 mt – монотитиллатор (monotitillator);
 mtb – медиодорсальный титиллатор-щетка (medial-dorsal titillator-brush);
 spi – титиллатор-ось (titillator spine);

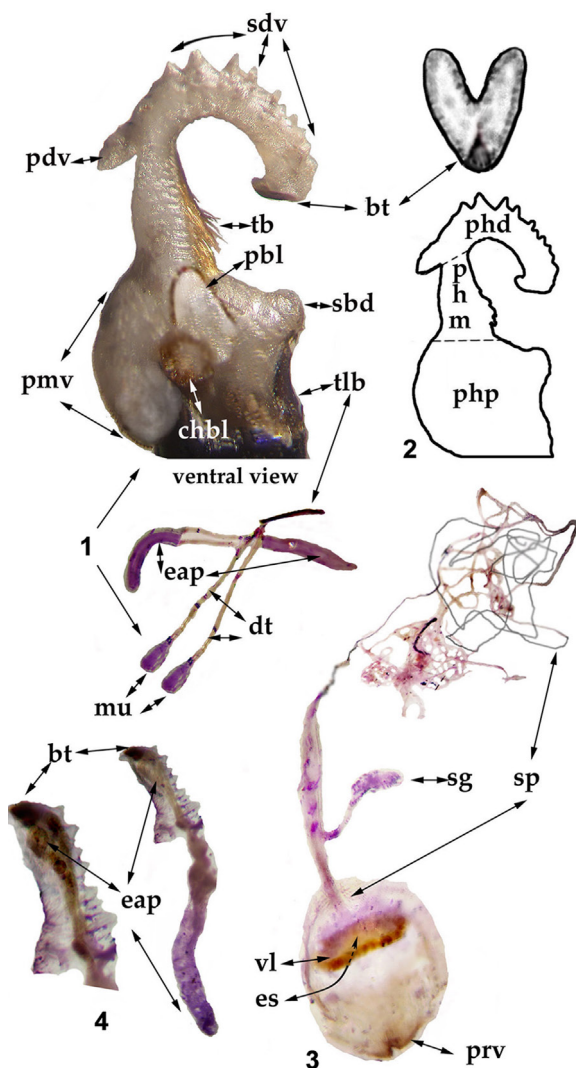


Рис. 1–4. *Staphylinus*, гениталии.

1–3 – *S. erythropterus*: 1 – эндофаллус, 2 – контурная схема эндофаллуса, 3 – структуры гениталий самок; 4 – *S. caesareus*, структуры эндофаллуса.

Figs 1–4. *Staphylinus*, genitalia.

1–3 – *S. erythropterus*: 1 – endophallus, 2 – contour scheme of endophallus, 3 – female genitalia structures; 4 – *S. caesareus*, structures of endophallus.

tbm – титиллатор-щетка-муфта (titillator-brush-muff);
 tlb – титиллатор-ламина (titillator-lamina);
 chbl – базолатеральная камера (basal-lateral chamber);
 chmv – медиовентральная камера (chamber medial-ventral);
 pbl – базолатеральный вырост (basal-lateral projection);
 pd – дорсальный вырост (dorsal projection);
 pdv – дистально-вентральный вырост (distal-ventral projection);
 pmv – медиовентральный вырост (medial-ventral projection);
 sbd – базодорсальный выступ (basal-dorsal swelling);
 sdv – дистально-вентральный выступ (distal-ventral swelling);
 prb – базовентральные выпуклости (basal-ventral prominences);

vag – вагина (vagina);
 sp – сперматека (spermatheca);
 es – вход в сперматеку (entry to spermatheca);
 sg – железа сперматеки (gland of the spermatheca);
 lsp – ламина сперматеки (lamina of spermatheca);
 vl – вагиноламина (vaginolamina);
 prv – проктовагинус (proctovaginus);
 prc – проктодеум (proctodeum).

Описание гениталий и половых протоков

Род *Staphylinus* Linnaeus, 1758

Типовой вид *Staphylinus erythropterus* Linnaeus, 1758.

Staphylinus erythropterus Linnaeus, 1758 (Рис. 1–3)

Материал. Россия: 1♂, 1♀, Воронежская обл., Борисоглебск, Хоперское лесничество, 07.2001 (Д. Селиверстов); 1♂, 1♀, Ростовская обл., ст. Вешенская, 07.2005 (Э. Хачиков); 1♂, Иркутская обл., Иркутск, 9.06.2012 (И. Енущенко).

Гениталии самца. Дорсальная сторона пенисной трубки склеротизована. Эндофаллус средней длины, в дистальной части сильно изогнутый в дорсальном направлении и разделенный на три фалломера: phr, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – tlb, к последнему с внутренней стороны присоединено dt, концы которого прикреплены к mt; sbd; два симметричных rbl; две chbl, несущие микрошипики. Медиальный фалломер – крупный pmv, направленный к основанию и покрытый микрошипиками; дорсальный tb. Дистальный фалломер – гребень, состоящий из небольших остроконечных sdv; крупный pdv; bt, состоящий из двух удлиненных слитных склеритов. Еар длинный, с тонкими мембранозными стенками.

Гениталии самки. Вагина широкая; sp сверхдлинная, в проксимальной части утолщенная, в дистальной нитевидная, свернутая в клубок; vl крупная, поперечная; sg средних размеров, вытянутая и дистально расширенная; prv слабовыраженный, без четких границ, с апикальной выемкой, его поверхность покрыта микрохетами.

Staphylinus caesareus Cederhjelm, 1798 (Рис. 4)

Материал. Россия: 4♂, 2♀, Ростовская обл., Ростов-на-Дону, 04.2009 (А. Рудайков).

Замечание. Иллюстрированное описание гениталий этого вида имеется в предыдущих работах [Хачиков, 2006; Clarke, 2011], поэтому здесь представлены только ранее не выявленные структуры.

Гениталии самца. Еар длинный, мембранозный. С внутренней стороны bt имеются два симметричных, удлиненных, тонких склерита.

Гениталии самки. Sp длинная. В дистальной части нитевидная, свернута в клубок. У входа в нее находится обособленная мембранозная площадка, несколько приподнятая над поверхностью дорсальной стенки вагины.

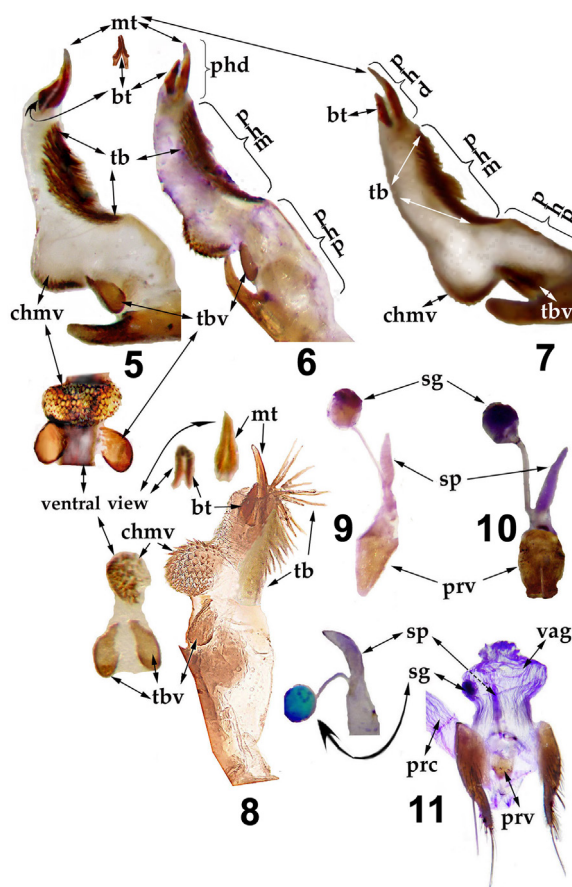


Рис. 5–11. *Ontholestes*, гениталии.

5, 6, 11 – *O. murinus*: 5 – экземпляр из Ростовской области, хутор Недвиговка, 6 – экземпляр из Армении; 7 – *O. haroldi*; 8, 9 – *O. callistus*; 10 – *O. tessellatus*. 5–8 – эндофаллус; 9–11 – структуры гениталий самок.

Figs 5–11. *Ontholestes*, genitalia.

5, 6, 11 – *O. murinus*: 5 – specimen from Rostov Region, Nedvigovka vill., 6 – specimen from Armenia; 7 – *O. haroldi*; 8, 9 – *O. callistus*; 10 – *O. tessellatus*. 5–8 – endophallus; 9–11 – female genitalia structures.

Род *Ontholestes* Ganglbauer, 1895

Типовой вид *Staphylinus murinus* Linnaeus, 1758.

Ontholestes murinus (Linnaeus, 1758) (Рис. 5, 6, 11)

Материал. Россия: 1♀, Ростовская обл., Верхнедонской р-н, окр. ст. Казанская, 20.06.2007 (Э. Хачиков); 3♂, 1♀, пос. Морской Чулек, 05.2008 (Э. Хачиков); 1♂, Мясниковский р-н, х. Недвиговка, 05.2008 (Э. Хачиков). Армения: 1♂, «Armenia: Martuninsky distr., Vardonisskii range, 29.05.1999 (M. Nabozhenko)».

Гениталии самца. Пенисная трубка полузакрытая. Эндофаллус [Coiffait, 1956] короткий, слегка изогнутый в вентральном направлении и разделенный на три фалломера: phr, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – парные tbv с ровной поверхностью. Медиальный фалломер – дорсальный tb, состоящий из длинных микрохет; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер представлен апикальной частью эндофаллуса с агнонопориальной триадой. Агнонопориальная триада состоит из треугольного, клювообразного,

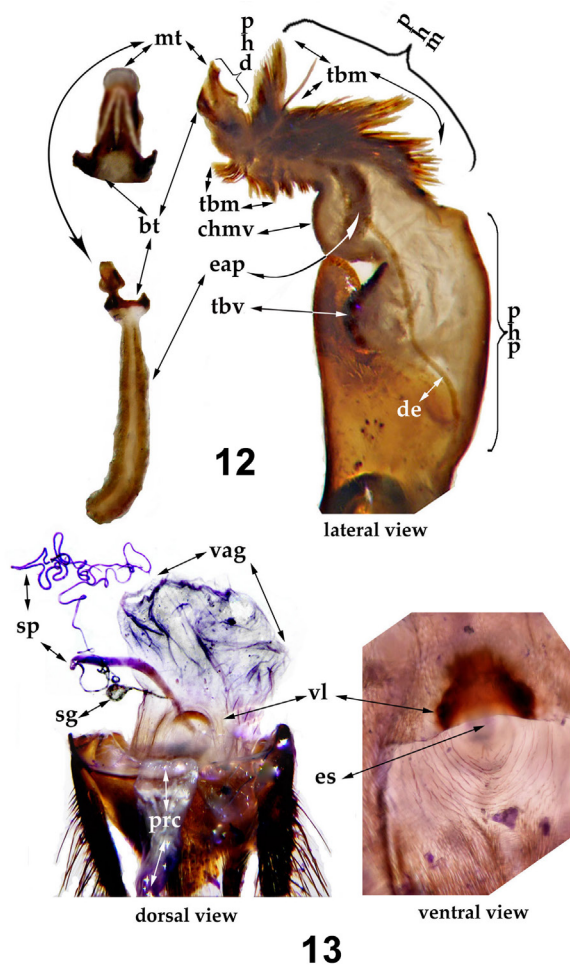


Рис. 12–13. *Emus hirtus*, гениталии.
12 – эндофаллус; 13 – структуры гениталий самок.
Figs 12–13. *Emus hirtus*, genitalia.
12 – endophallus; 13 – female genitalia structures.

заостренного на вершине mt и bt, состоящего из двух удлиненных склеритов, апикально соединенных под острым углом (Λ-образно). Ear короткий.

Гениталии самки. Vag широкая; rgv слабо склеротизован, с четкими границами, проксимально и медиально покрытый пильчатыми микрохетами. Vl отсутствует. Sp короткая, утолщенная. Sg сферическая, присоединена к sp ближе к ее основанию.

Ontholestes haroldi (Eppelsheim, 1884)
(Рис. 7)

Материал. Молдавия: 1♂, «Moldova: Gayany vill., 13.07.2007 (A. Zubov)».

Гениталии самца. Пенисная трубка полузакрытая. Эндофаллус короткий, слегка изогнутый в вентральном направлении [Coiffait, 1956] и разделенный на три фалломера: rhr, rhm и rhd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – два гладких овальных tbv. Медиальный фалломер – tb, состоящий из длинных микрохет; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер представлен апикальной частью эндофаллуса с агнопоральной триадой.

Агнопоральная триада состоит из треугольного, клювообразного, заостренного на вершине mt и Λ-образного bt, похожего на таковой предыдущего вида.

Самка не изучена.

Ontholestes callistus (Hochhuth, 1849)
(Рис. 8, 9)

Материал. Азербайджан: 1♀, «env. Peshtatyuk vill., 14–16.06.2007 (D. Kasatkin)»; 1♂, «env. Kyurechi vill., 29–30.06.2008 (N. Snegovaya & D. Kasatkin)»; 3♂, 3♀, пос. Сым, 05.2012 (Д. Касаткин).

Гениталии самца. Пенисная трубка открытого типа. Эндофаллус короткий, слегка изогнутый в вентральном направлении и разделен на три фалломера: rhr, rhm и rhd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – два овальных tbv. Медиальный фалломер – дорсальный tb, состоящий из длинных микрохет; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер составляет апикальную часть эндофаллуса с агнопоральной триадой. Она состоит из удлиненного треугольного mt и bt, форма которого сходна с таковым предыдущих видов.

Гениталии самки. Vag широкая. Rgv слабо склеротизованный, по апикальному краю с выемкой, без четких границ. Его поверхность покрыта густыми микрохетами, более редкими вдоль срединной линии. Vl отсутствует. Sp короткая, утолщенная. Sg сферическая, присоединена к sp ближе к ее основанию.

Ontholestes tessellatus (Geoffroy, 1785)
(Рис. 10)

Материал. Россия: 1♂, 1♀, Воронежская обл., Воронежский заповедник, 15.08.1980 (Э. Хачиков); 2♂, 1♀, Московская обл., Чеховский р-н, 9.05.2010 (О. Мосолов).

Замечание. Описание эндофаллуса сделано по иллюстрации Куаффе [Coiffait, 1956].

Гениталии самца. Пенисная трубка полузакрытая, склеротизирована только ее базальная часть, на проксимальной части расположен оперкулум. Эндофаллус разделен на три фалломера: rhr, rhm и rhd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – парные овальные tbv. Медиальный фалломер – дорсальный tb, состоящий из длинных микрохет; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер – апикальную часть эндофаллуса с агнопоральной триадой. Последняя состоит из bt и треугольного клювообразного mt, заостренного на вершине.

Гениталии самки. Vag мешковидная, ее вход с вентрально расположенным выступом. Rgv крупный, лопатообразный, апикально выемчатый, с четкими границами, со срединной линией, проксимально и медиально покрытый микрохетами. Vl узкая. Sp короткая. Sg сферическая, присоединена к sp в ее базальной части.

Род *Emus* Leach, 1819

Типовой вид *Staphylinus hirtus* Linnaeus, 1758.

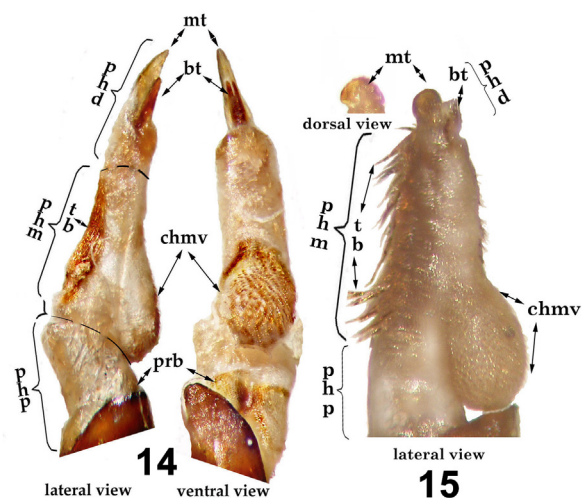


Рис. 14–15. *Physetops, Agelosus*, гениталии.
14, 15 – эндофаллус: 14 – *Physetops tataricus*; 15 – *Agelosus carinatus*.

Figs 14–15. *Physetops, Agelosus*, genitalia.
14, 15 – endophallus: 14 – *Physetops tataricus*; 15 – *Agelosus carinatus*.

Emus hirtus (Linnaeus, 1758)

(Рис. 12, 13)

Материал. Россия: 1♂, Ростов-на-Дону, 2.05.1987 (Ю. Арзанов); 1♂, Карачаево-Черкесия, пос. Архыз, 21.07.1991 (В. Гребенников); 1♂, 1♀, ущ. Даут, 20.07.1992 (Ю. Арзанов); 2♂, Теберда, 10–20.07.2011 (Э. Хачиков).

Гениталии самца. Дорсальная сторона пенисной трубки в проксимальной части склеротизованная, в дистальной мембранозная. Эндофаллус [Coiffait, 1956] короткий, слегка изогнутый в вентральном направлении и разделенный на три фалломера: php, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – парные tbv с неровной, бугристой поверхностью. Медиальный фалломер – tbm, покрывающий всю срединную поверхность и состоящий из длинных и тонких иголок, более коротких с латеральной стороны; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер – агнопориаальную триаду. Она состоит из вытянутого, закругленного на вершине mt и bt, склериты которого слиты основаниями. Еар длинный, с утолщенными стенками.

Гениталии самки. Vag широкая, мешковидная. VI средней величины, скобкообразная. Prv без четких границ, лопатобразный, покрытый микрохетами. Sp сверхдлинная, в проксимальной части утолщенная, в дистальной нитевидная, с маленьким отростком. Sg мелкая, каплевидная.

Род *Physetops* Mannerheim, 1830

Типовой вид *Staphylinus tataricus* Pallas, 1773

Physetops tataricus (Pallas, 1773)
(Рис. 14)

Материал. Россия: 2♂, 6♀, Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, окр. пос. Троицк, балка Шыбынды, на свет, 17.06.2004 (А. Шаповалов); 1♀, Ростовская обл., ст. Вешенская, 24.06.2004 (Э. Хачиков). Туркмения: 3♂, 2♀, 40 км от Небит-Даг, пески Чильмамедкум, Кызыл-Тапыр, 20–28.05.1996 (Ю. Арзанов, П. Ивлиев).

Гениталии самца. Пенисная трубка полностью склеротизованная. Эндофаллус длинный, слегка изогнутый в дорсовентральном направлении, разделен на три фалломера: php, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – две симметричные, сближенные prb, покрытые микрошипиками и частично склеротизированные с внутренних сторон. Медиальный фалломер – дорсальный tb; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер – агнопориаальную триаду. Она состоит из удлиненного узкого mt и bt, состоящего из двух отдельных вытянутых склеритов.

Гениталии самки. Sp длинная. VI крупная, раздвоенная, в виде двух лопастей на общем основании. Prv слабо склеротизованный, без четких границ, покрыт микрохетами.

Род *Agelosus* Sharp, 1889

Типовой вид *Goerius carinatus* Sharp, 1874.

Agelosus carinatus (Sharp, 1889)
(Рис. 15)

Материал. Япония: 2♂, 2♀, «Japan: Niigata pref., Sado sity, Jigokudani forest road (Sado I), 06.06.2011 (Sh. Naoyuki)».

Гениталии самца. Пенисная трубка закрытая. Эндофаллус короткий, слегка изогнутый в дорсовентральном направлении и разделенный на три фалломера: php, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – дорсальный tb; chmv, покрытую шипиками. Дистальный фалломер – агнопориаальную триаду, состоящую из поперечного mt и bt, состоящего из двух отдельных изогнутых склеритов.

Гениталии самки. Sp длинная. VI дугообразной формы. Prv без четких границ, лопатобразный, слабо склеротизованный, покрыт микрохетами. Sg удлиненная.

Род *Abemus* Mulsant and Rey, 1876

Типовой вид *Staphylinus chloropterus* Panzer, 1796.

Abemus chloropterus (Panzer, 1796)
(Рис. 16)

Материал. Болгария: 2♀, «Bulgaria: Plovdiv area, Asenovgrad municipality, Bachkovo monast. env., H~420m 41°56'33.3"N, 24°51'10.47"E, 1-3.05.2012 (S. Dementiev, T. Repina)»; 1♂, 2♀, «Sliven prov., Sliven, 11.05.2012 (E. Shankhiza)».

Гениталии самца. Пенисная трубка открытого типа, ее дорсальная сторона полностью мембранозная. Эндофаллус короткий, слегка изогнутый в дорсовентральном направлении и разделенный на три фалломера: php, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – латерально расположенные парные угловидные tbv. Медиальный фалломер – дорсальный tb; chmv, покрытую плоскими шипиками. Дистальный фалломер – агнопориаальную триаду, состоящую из треугольного mt и Λ-образного bt.

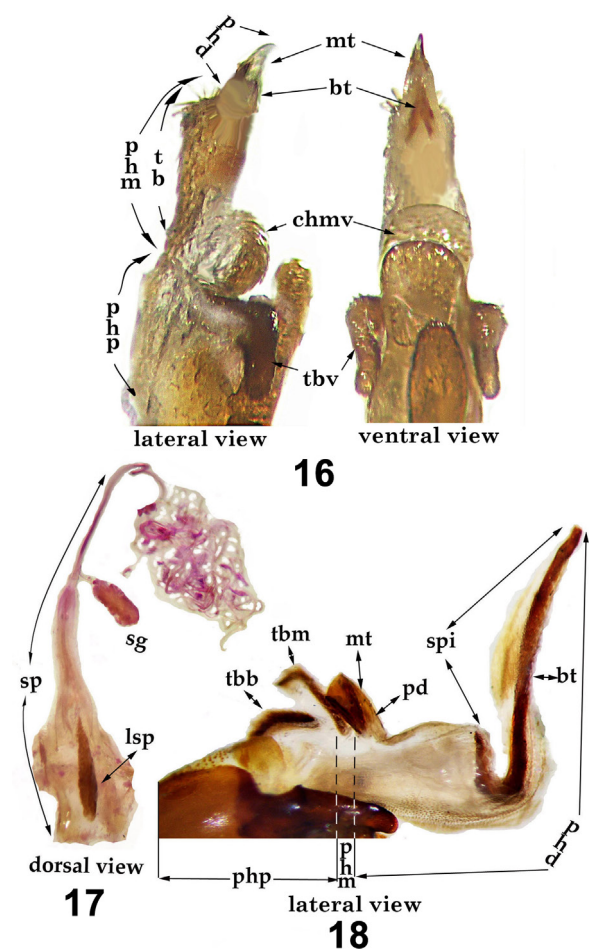


Рис. 16–18. *Abemus*, *Creophilus*, гениталии.
 16 – *Abemus chloropterus*; 17, 18 – *Creophilus maxillosus*. 16, 18 – эндофаллус; 17 – структуры гениталий самок.
 Figs 16–18. *Abemus*, *Creophilus*, genitalia.
 16 – *Abemus chloropterus*; 17, 18 – *Creophilus maxillosus*. 16, 18 – endophallus; 17 – female genitalia structures.

Гениталии самки. Sp короткая, широкая. V1 маленькая, дугообразной формы. Pgv лопатообразный, слабосклеротизованный, без четких границ. Sg удлиненная, дистально несколько расширена, значительно длиннее sp.

Род *Creophilus* Leach, 1819

Типовой вид *Staphylinus maxillosus* Linnaeus, 1758.

Creophilus maxillosus (Linnaeus, 1758)
 (Рис. 17, 18)

Материал. Россия: 2♂, «Rostov reg., Bokovskii distr, settl. Kruzhilinskii, 19.07.2002 (Е. Khachikov)»; 2♂, 2♀, Краснодарский кр., пос. Большой Утриш, 24–30.08.2003 (Э. Хачиков).

Замечание. Иллюстрированные описания гениталий этого вида неоднократно приводились в литературе [Coiffait, 1974; Хачиков, 2006; Clarke, 2011]. Однако в вышеуказанной работе автора [Хачиков, 2006] описание дано с некоторыми искажениями. Так, при изготовлении препарата из-за излишнего давления эндоаппендикс был вывернут наружу и представлен

в работе как апикальная часть эндофаллуса. В связи с этим здесь приводится переработанное описание внутреннего мешка, с новым пониманием его структур [Khachikov, Shavrin, 2010]. Кроме того, на иллюстрации сперматеки представлен плоский склерит, обозначенный как дорсовагинальная ламина [Хачиков, 2006]. Данное образование, исходя из нашего текущего понимания сперматеки [Хачиков, 2011], мы называем ламина сперматеки.

Гениталии самца. Пенисная трубка полузакрытая, ее боковые стороны сильно сближены, но между ними почти по всей длине сохраняется тонкая мембранозная полоса, у которой в базальной части имеется узкая дорсальная поперечная перемишка. В семенном канале имеется склеротизованный участок. Эндофаллус средней длины, изогнут в дорсальном направлении [Coiffait, 1956; Clarke, 2011] и разделен на три фалломера: php, phm и phd. Они включают следующие структуры. Проксимальный фалломер – tbv в форме арки, состоящей из двух симметричных, апикально соединенных сторон, несущих в проксимальной части микрошипики; tbb. Медиальный фалломер – mtb, расположенный вдоль мембранозного rd. Дистальный фалломер – аггонопоральную триаду, состоящую из mt и bt. Mt несколько вогнутый, имеет по два латероапикальных симметричных зубца и короткий медиальный киль, переходящий в заостренную вершину. Bt состоит из двух удлиненных вирг, загнутых на базальных концах и вместе образующих spi, на вершине которого находится вторичный аггонопор и две апикальные спикулы. К основанию spi присоединен удлиненный ear с толстыми стенками, вершина которого образует полусферический склерит с неровной поверхностью. В базальной части ear соединен с семявыносящим каналом.

Морфологический анализ

Сравнительный анализ структур полового аппарата части видов из ряда родов (см. выше) изученных представителей подтрибы Staphylinina позволил выделить значимые признаки гениталий. На их основе было произведено предварительное классифицирование исследованных родов данной подтрибы.

В строении эндофаллусов выделены следующие структурные признаки:

– Аггонопоральный комплекс делится на два типа: биада – состоит из двух титиллаторов – и триада – состоит из трех титиллаторов [Хачиков, 2011]. Оба типа представляют параллельные направления морфогенеза, на что указывает строение этих структур у видов рода *Platydracus* [Хачиков, 2013] в котором представлены оба типа строения. Аггонопоральный комплекс бывает слабо выраженным и частично склеротизованным в виде мембранозных складок, что мы считаем наиболее просто организованным морфотипом. Усложнения организации аггонопорального комплекса проявляются в

увеличении степени его склеротизации, укрупнении и удлинении составляющих его титиллаторов, которые в ряде случаев трансформируются в особые модификации – титиллаторы-ости и флагеллулы.

– По направлению изгиба относительно своей оси внутренние мешки делятся на два морфотипа: вентрально или дорсально изогнутые. Последний морфотип имеет три формы, каждая из которых характерна роду *Staphylinus*, подроду *Angulephallus* Khatschikov, 2005 и комплексу *Creophilus* (см. ниже).

– Титиллаторы-щеточки могут равномерно покрывать большую часть эндофаллуса, включая и апикальную (у *Platydracus* spp.), или же могут быть четко дифференцированы на определенных участках в отдельные дорсальные структуры. В зависимости от этого можно выделить два морфотипа строения эндофаллусов – с двумя и тремя фалломерами [Khachikov, Shavrin, 2010; Хачиков, 2011].

– На самой поверхности эндофаллусов важно отсутствие или наличие мембранозных выпячиваний.

– Также существенным признаком в строении эндофаллусов является строение базовентральных титиллаторов [Khachikov, Shavrin, 2010; Хачиков, 2011]. Они образуют структурные градации – от полного их отсутствия и до наличия ряда в различной степени сложноустроенных образований. Можно выделить парные титиллаторы с гладкой (*Ontholestes* spp.) и с неровной (*Emus hirtus*, *Platydracus fulvipes* (Scopoli, 1763)) поверхностью; раздвоенные, изогнутые титиллаторы (*Platydracus* spp.), титиллаторы-арки (виды комплекса *Creophilus*) [Khachikov, Shavrin, 2010; Clarke, 2011], угловидные титиллаторы (*Abemus chloropterus*).

– Кроме того, важным признаком является наличие или отсутствие эндоаппендикса, который у большинства изученных в данном аспекте видов является составной частью эндофаллуса. Из всех изученных видов он отсутствует только у двух – *Ocyrus curtipennis* Motschulsky, 1849 и *O. nitens* (Schrank, 1781). Утрату эндоаппендикса мы считаем новообразованием, предположительно связанным с удлинением и утончением дистальной части эндофаллуса, что позволяет дистальному фалломеру глубоко проникать в апикальную часть сперматеки. На это указывает сходство форм дистальных частей сперматек и эндофаллусов у каждого из этих видов. Предположительно, эндоаппендикс облегчает проникновение спермы в половые пути самки [Khachikov, Shavrin, 2010], тогда как строение гениталий у *O. curtipennis* и *O. nitens*, вероятно, позволяет перемещение спермы и без участия эндоаппендикса. В строении трубки эдеагуса существенно следующее: ее вентральная сторона в большинстве случаев цельная, слитная с остальной частью эдеагуса или же может быть отграничена узкой мембранозной полосой. Последнее характерно для части *Tasgius* spp. [Coiffait, 1974].

– В морфологии генитальных образований самок важными признаками являются наличие или отсутствие сперматеки, придаточных желез и проктовагинуса.

Морфологическая классификация групп родов

На основе градаций данных структур гениталий было проведено распределение изученных родов подтрибы *Staphylinina*.

1. Секция «биадия». Выделена на основе морфотипа эндофаллусов «биада» [Хачиков, 2011] и представлена на данный момент только родом *Staphylinus*, изученные виды которого в агнонопориальном комплексе имеют только бититиллатор, что характерно лишь для данного морфотипа. Кроме того, эндофаллус у этих видов загнут в дорсальном направлении, что отличает его от строения эндофаллусов большинства исследованных представителей данной подтрибы.

2. Секция «триадия». Сформирована на основе морфотипа эндофаллусов «триада» [Хачиков, 2011]. Она включает остальные роды (см. ниже), изученные виды которых имеют в составе агнонопориального комплекса эндофаллуса три титиллатора (кроме части изученных видов рода *Platydracus*), и делится, в зависимости от следующих морфологических характеристик, на два комплекса – *Creophilus* и «триадоформия».

2.1. Комплекс *Creophilus*. Наше понимание этого комплекса относительно состава родов совпадает с таковым Кларка [Clarke, 2011]. Поэтому мы находим вполне резонным применить для этого комплекса название «*Creophilus complex*», данное Кларком [Clarke, 2011]. Виды этой группы имеют следующие отличия от видов других родов в морфологии эндофаллусов [Хачиков, 2005, 2006, 2011; Khachikov, Shavrin, 2010; Clarke, 2011]: бититиллатор преобразован в титиллатор-ость, фактически агнонопориальный комплекс состоит только из бититиллатора, поскольку монотитиллатор находится отдельно, ближе к середине эндофаллуса; дорсальные титиллаторы-щеточки расположены на отдельных выростах, перпендикулярно к поверхности эндофаллусов, в отличие от изученных видов других родов, где эти образования размещаются продольно к поверхности; медиальные фалломеры очень короткие; эндоаппендикс с утолщенными стенками и склеротизованной вершиной. Кроме того, базовентральные титиллаторы имеют форму в виде остроконечной арки [Khachikov, Shavrin, 2010; Clarke, 2011], что и легло в основу их общего названия титиллаторы-арки.

Внутри комплекса род *Hadropinus* образует отдельную группу по следующим уникальным признакам: отсутствие вагиноламины; прямые базальные концы титиллаторов-вирг и титиллаторов-остей.

2.2. Комплекс «триадоформия». Состоит из 10 родов: *Abemus*, *Dinothenarus*, *Physetops*, *Ocyrus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*, *Protogoerius*. Он имеет типичный набор признаков гениталий секции «триадия» и характеризуется прежде всего следующими чертами: агнонопориальная триада (кроме рода *Platydracus*, см. ниже) склеротизована

и, как правило, состоит из клювообразного, слегка загнутого монотитиллятора и бититиллятора, включающего в себя два иногда слитых удлинённых склерита; между монотитиллятором и бититиллятором находится вторичный агнопопор. Эндофаллус также вследствие четкой дифференциации дорсального титиллятора-щеточки [Хачиков, 2011] разделен на три фалломера – проксимальный, медиальный и дистальный; в вентробазальной части эндофаллуса имеются склеротизованные или мембранозные структуры; почти всегда присутствует в разной степени удлинённая сперматека с железой. Этот комплекс, в зависимости от специфики строения гениталий, делится на три группы.

2.2.1. Группа родов *Abemus*, *Platydracus*, *Emus*, *Ontholestes*. Включает роды, составившие название этой группы. Эти роды объединяет наличие у их видов уникальных базовентральных титилляторов. Данное сходство строения эндофаллусов предполагает близость видов этих родов. Однако род *Platydracus* крайне неоднороден [Хачиков, 2013], и у части его видов имеются следующие черты: эндофаллус вследствие своей слабой дифференциации разделен только на проксимальный и дистальный фалломеры; титиллятор-щеточка не имеет четкой локализации на медиодорсальной части и занимает большую часть поверхности эндофаллуса; агнопопоральный комплекс представлен двумя типами – биада и триада, иногда развит не полностью, что выражается в неполной склеротизации его составных частей; сперматека отсутствует. Эти особенности обособляют род *Platydracus* внутри комплекса.

2.2.2. Группа родов *Dinothenarus*, *Physetops*, *Ocyrus*, *Tasgius*, *Agelosus*, *Protogoerius*. Она также включает роды, составившие название этой группы. Род *Protogoerius* отнесен к этой группе на основе работы Куаффе [Coiffait, 1956]. У видов этой группы отсутствуют базовентральные титилляторы. Только у *Tasgius pedator* (Gravenhorst, 1802) имеются похожие образования – овальные ламины [Хачиков, 2005]. Из-за отсутствия эндоаппендикса особое положение внутри группы занимают виды *Ocyrus curtippennis* Motschulsky, 1849 и *O. nitens* (Schrank, 1781), однако значимость этой особенности строения нуждается в дополнительном изучении.

2.2.3. Группа «Ангүлефаллия». Выделена на основе уникального строения гениталий (рис. 19, 20) у *Ocyrus brunnipes* (Fabricius, 1781), для которого в составе рода *Ocyrus* был описан подрод *Angulephallus* Khatschikov, 2005 [Хачиков, 2005]. Прежде всего отличным от такового у других видов является строение гениталий самок. Структуру, ранее принимаемую за вагину [Хачиков, 2005], мы считаем базальной частью сперматеки, исходя из сравнения с гомологичными образованиями у других таксонов [Хачиков, 2011], где сперматека начинается с отдельного отверстия (входа в нее) в вагине, в большинстве случаев сопровождаемого вагиноламинами, которая имеется и у *Ocyrus brunnipes*. То образование, что понималось автором [Хачиков, 2005] как сперматека (*sensu lato*), является ее слепым отростком, а структура,

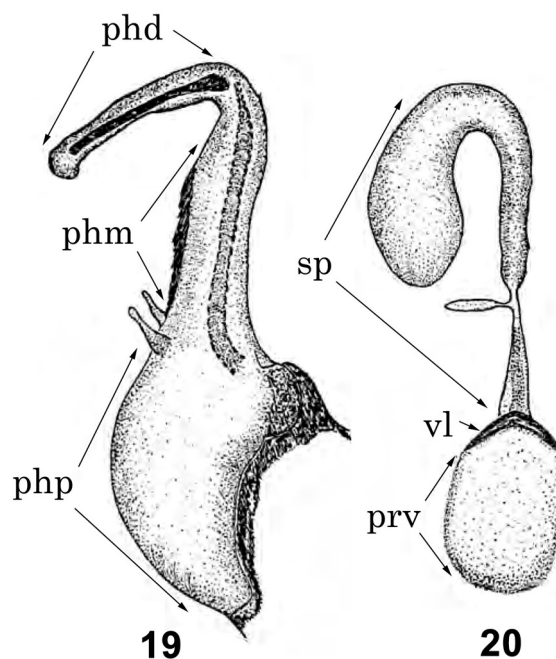


Рис. 19–20. *Ocyrus brunnipes* (по Хачикову [2005], с изменениями).

19 – эндофаллус; 20 – структуры гениталий самок.

Figs 19–20. *Ocyrus brunnipes* (after Khachikov [2005], with corrections).

19 – endophallus; 20 – female genitalia structures.

принимаемая за железу сперматеки, представляет собой ее дистальную часть. Железа же сперматеки отсутствует. Таким образом, сперматека состоит из трех долей – базальной, дистальной и примыкающей к ней в виде слепого отростка латеральной. Роль базальной и дистальной частей, возможно, аналогична функциям вагины по приему гениталий самцов, о чем косвенно свидетельствует соответствие друг другу изогнутых форм сперматеки и эндофаллуса. Кроме того, дистальный фалломер резко загнут в дорсальном направлении, тогда как у остальных родов, кроме *Staphylinus*, эндофаллус в разной степени изогнут в противоположную сторону. Но имеющиеся различия в строении гениталий *Ocyrus brunnipes* и видов рода *Staphylinus* (см. рубрику «Секция «Биадия»») не позволяют считать их близкими таксонами.

Обсуждение

Классифицирование родов на основе исследований структур гениталий в дальнейшем предполагает его применение для решения вопросов систематики подтрибы *Staphylinina*.

Так, например, роды комплекса *Creophilus* близки друг к другу и обособлены от других родов [Хачиков, 2011]. Морфология эндофаллусов его видов настолько уникальна, что, во-первых, не позволяет до конца быть уверенными в принадлежности этого комплекса к секции «Триада», а во-вторых, не исключает выделения комплекса в качестве самостоятельного таксона [Khachikov, Shavrin, 2010]. Тем более два

рода этой группы являются типовыми для таксонов Creophilidae Kirby, 1837 и Thinopininae Boving et Craighead, 1931, ныне сведенных в синонимы к подтрибе Staphylinina [Herman, 2001]. Кэмерон [Cameron, 1932] и позже Куаффе [Coiffait, 1974] относили род *Creophilus* к подтрибе Xanthorugina Sharp, 1884. Исходя из сказанного, мы считаем, что данный вопрос нуждается в дополнительном исследовании.

Следует отметить существенное морфологическое сходство агнопопориального комплекса *Agelosus carinatus* и видов подрода *Pseudocypus* Mulsant et Rey, 1876 [Хачиков, 2005] рода *Osyrus*, что может указывать на возможную правоту Тихомировой [1973], считавшей таксон *Agelosus* подродом рода *Osyrus*.

Благодарности

Автор благодарит коллег за предоставленный материал и отдельно выражает искреннюю признательность Ю.Г. Арзанову, М.В. Набоженко, И.В. Шохину (Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, Россия) и А.В. Ковалёву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия) за особо ценные советы.

Литература

Тихомирова А.А. 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука. 190 с.

- Хачиков Э.А. 2005. Внутреннее строение гениталий некоторых видов родов *Osyrus* Leach, 1819 и *Tasgius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae) с описанием новых таксонов из рода *Osyrus*. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 1(1): 19–32.
- Хачиков Э.А. 2006. Новые данные по морфологии и таксономии некоторых видов подсемейства Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae). *Кавказский энтомологический бюллетень*. 2(2): 177–182.
- Хачиков Э.А. 2011. Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Dinothenarus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Труды Зоологического института РАН*. 315(2): 133–142.
- Хачиков Э.А. 2013. Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Platydracus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae, Staphylininae). *Труды Зоологического института РАН*. 317(3): 292–308.
- Cameron M. 1932. The fauna of British India including Ceylon and Burma Coleoptera: Staphylinidae. Vol. III. London: Taylor and Francis. xiii + 443 p.
- Clarke D.J. 2011. Testing the phylogenetic utility of morphological character systems, with a revision of *Creophilus* Leach (Coleoptera: Staphylinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 163: 723–812.
- Coiffait H. 1956. Les '*Staphylinus*' et genres voisins de France et des régions voisines. Essai de paléobiogéographie. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (A: Zoologie)*. 8(5): 177–224.
- Coiffait H. 1974. Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. II. Sous-famille Staphylininae. Tribus Philonthini et Staphylinini. *Nouvelle Revue d'Entomologie*. Supplement. 4(4): 1–593.
- Herman L.H. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 3: 1067–1806.
- Khachikov E.A., Shavrin A.V. 2010. Genital structures of some East Palaearctic species of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera, Staphylinidae). *Euroasian Entomological Journal*. 9(4): 631–640.

References

- Cameron M. 1932. The fauna of British India including Ceylon and Burma Coleoptera: Staphylinidae. Vol. III. London: Taylor and Francis. xiii + 443 p.
- Clarke D.J. 2011. Testing the phylogenetic utility of morphological character systems, with a revision of *Creophilus* Leach (Coleoptera: Staphylinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 163: 723–812.
- Coiffait H. 1956. Les 'Staphylinus' et genres voisins de France et des régions voisines. Essai de paléobiogéographie. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (A: Zoologie)*. 8(5): 177–224.
- Coiffait H. 1974. Coléoptères Staphylinidae de la régionpaléarctique occidentale. II. Sous-famille Staphilininae. Tribus Philonthini et Staphylinini. *Nouvelle Revue d'Entomologie*. Supplement. 4(4): 1–593.
- Herman L.H. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 3: 1067–1806.
- Khachikov E.A., Shavrin A.V. 2010. Genital structures of some East Palaearctic species of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera, Staphylinidae). *Euroasian Entomological Journal*. 9(4): 631–640.
- Khachikov E.A. 2011. Morphology of the genital structures in some species of the genus *Dinothenarus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 315(2): 133–142 (in Russian).
- Khachikov E.A. 2013. Morphology of the genital structures in some species of the genus *Platydracus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 317(3): 292–308 (in Russian).
- Khachikov E.A. 2006. New data on the morphology and taxonomy of some species of the subfamily Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae). *Caucasian Entomological Bulletin*. 2(2): 177–182 (in Russian).
- Khatschikov E.A. 2005. Internal structure of genitals of some species of genus *Ocypus* Leach, 1819 and *Tasgius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae) with the description of new taxa from the genus *Ocypus*. *Caucasian Entomological Bulletin*. 1(1): 19–32 (in Russian).
- Tikhomirova A.L. 1973. C. Morfoekologicheskie osobennosti i filogenez stafilinid (s katalogom fauny SSSR) [Morphological and ecological features and phylogenesis of Staphylinidae (with the list of the USSR fauna)]. Moscow: Nauka. 191 p. (in Russian).