

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 16. Вып. 1

Vol. 16. No. 1



Ростов-на-Дону
2020

К познанию комплекса видов, близких к *Ocyopus nitens* (Schrank, 1781) (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae)

© Э.А. Хачиков

Академия биологии и биотехнологии им. Д.И. Иванковского, Южный федеральный университет, пр. Стачки, 194/1, Ростов-на-Дону 344090 Россия. E-mail: e_hachikov@mail.ru

Резюме. Представлено детальное исследование группы видов, близких к *Ocyopus nitens* (Schrank, 1781). Рассмотрены вопросы морфологической эволюции, филогении и распространения видов данного комплекса. При выборе признаков при морфологическом анализе использован подход, известный как «взвешивание признаков». Для осуществления кластерного матричного анализа применена компьютерная программа «Кластерный анализ», версия 5.0.1, с использованием коэффициента сходства Чекановского – Сёренсена (качественного). Также для этого были выделены 18 признаков, трансформированных в бинарную матрицу. На ее основе построена дендрограмма морфологического сходства. Для выявления филогенетических взаимоотношений был применен «ручной» филогенетический анализ с использованием методов кладицизма. У 12 признаков были определены апоморфные состояния, на базе которых построена кладограмма. В результате исследований выявлено, что эта группа состоит из двух филогенетических ветвей. Одна ветвь представлена видом *O. ponomarevorum* Khachikov, 2013, вторая включает четыре группы видов: *O. cerceticus* (*O. cerceticus* Coiffait, 1964, *O. svetlanae* sp. n.), *O. latens* (*O. latens* Solodovnikov, 2000), *O. nitens* (*O. nitens* (Schrank, 1781)) и *O. hochhuthi* (*O. hochhuthi* Eppelsheim, 1878, *O. nabozhenkoi* Khachikov, 2005). Приведено описание нового для науки вида *Ocyopus svetlanae* sp. n., локально распространенного в западной части Абхазии. Вид близок к *O. cerceticus*, от которого достоверно отличается деталями строения эндофаллуса, прежде всего отсутствием базальной ламины монотитиллятора эндофаллуса, а также несколько более расширенным и уплощенным монотитиллятором треугольной формы. У *O. cerceticus* монотитиллятор более удлиненный, слабо хитинизированный, в основании имеет базальную ламину, которая возвышается над поверхностью эндофаллуса. Кроме того, у *O. svetlanae* sp. n. пунктировка брюшка сливается в продольные косые ряды, у *O. cerceticus* она более равномерная. *Ocyopus hochhuthi* впервые указан для фауны России (Северная Осетия).

Ключевые слова: Coleoptera, Staphylinidae, *Ocyopus*, морфология, филогения, распространение, новый вид.

To the knowledge of the complex of species close to *Ocyopus nitens* (Schrank, 1781) (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae)

© E.A. Khachikov

D.I. Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University, Stachki av., 194/1, Rostov-on-Don 344090 Russia. E-mail: e_hachikov@mail.ru

Abstract. A detailed study of a group of species closely related to *Ocyopus nitens* (Schrank, 1781) is presented. The questions of morphological evolution, phylogeny and distribution of the species of this complex are considered. In morphological analysis we selected characters using an approach, which is known as “character weighting”. Cluster matrix analysis was implemented in “Cluster analysis” version 5.0.1, using the Chekanovsky-Sørensen similarity coefficient (qualitative); 18 characters were distinguished and transformed into a binary matrix. On the basis of this matrix, a dendrogram of morphological similarity was built. A “manual” phylogenetic analysis using the methods of cladism was applied to identify phylogenetic relationships. Apomorphic position was identified for 12 characters, on the basis of which the cladogram was built. As a result, it was revealed that this group consists of two phylogenetic branches. One branch is represented by the species *O. ponomarevorum* Khachikov, 2013, another includes four groups of species: *O. cerceticus* (*O. cerceticus* Coiffait, 1964, *O. svetlanae* sp. n.), *O. latens* (*O. latens* Solodovnikov, 2000), *O. nitens* (*O. nitens* (Schrank, 1781)) and *O. hochhuthi* (*O. hochhuthi* Eppelsheim, 1878, *O. nabozhenkoi* Khachikov, 2005). The description of the new species *Ocyopus svetlanae* sp. n., locally distributed in the western part of Abkhazia, is presented. The species is close to *O. cerceticus* from which it reliably differs in the details of structures of the endophallus, primarily in the absence of the basal lamina of monotillator of endophallus and in the somewhat more expanded and flattened triangular monotillator. *Ocyopus cerceticus* has the monotillator more elongated, slightly chitinized, at the base with the basal lamina that rises above the surface of the endophallus. In addition, the punctures of the abdominal punctation of *O. svetlanae* sp. n. merge into longitudinal oblique rows, while in *O. cerceticus* they are more uniform. *Ocyopus hochhuthi* is recorded for the fauna of Russia (North Ossetia) for the first time.

Key words: Coleoptera, Staphylinidae, *Ocyopus*, morphology, phylogeny, distribution, new species.

Введение

В подроде *Matidus* Motschulsky, 1860 рода *Ocyopus* Leach, 1819 Куаффе [Coiffait, 1964, 1974] была выделена группа видов *O. similis*, в основном по форме парамер. У этой группы парамера дистально сильно расширена

и имеет форму лопасти, у остальных видов подрода она зауженная.

Нами изучена часть видов этой группы, а именно те, которые обитают в Предкавказье и на Кавказе: *Ocyopus cerceticus* Coiffait, 1964, *O. hochhuthi* Eppelsheim, 1878, *O. nitens* (Schrank, 1781), *O. latens* Solodovnikov, 2000,

O. nabozhenkoi Khachikov, 2005, *O. ponomarevorum* Khachikov, 2013 и описываемый в этой статье новый вид *O. svetlanae* sp. n. Здесь эта совокупность видов, с учетом ее внутренней морфологической и филогенетической гетерогенности, представлена как комплекс, именуемый «*O. nitens*».

Наши исследования данных видов, прежде всего строения внутреннего мешка эдеагуса у самцов и структур гениталий у самок, выявили их филогенетические отношения, представленные и обоснованные в этой статье.

Материал и методы

Экземпляры исследованных видов наклеены на картонные плашки водорастворимым клеем. Препараты гениталий обоих полов помещены в емкость с глицерином или же в лак на прозрачной пластиковой плашке и подколоты к соответствующим экземплярам.

Номенклатура и описание структур гениталий в основном даны по работе Хачикова и Шаврина [Khachikov, Shavrin, 2010]. В связи с новым пониманием отдельных структур эндофаллуса дополнительно введены следующие термины: базальная ламина монотитиллятора, агонопориальный титиллятор, эндоламина эндофаллуса, угловидные выступы проктовагинуса, проксимальная лопасть проктовагинуса, медиальная лопасть проктовагинуса, дистальная лопасть проктовагинуса. Все структуры, соответствующие этим терминам, проиллюстрированы.

В тексте и иллюстрациях приняты следующие сокращения:

- at – агонопориальный титиллятор (agonoporial titillator);
- blm – базальная ламина монотитиллятора (basal lamina of monotitillator);
- bt – бититиллятор (bititillator);
- vl – вагиноламина (vaginolamina);
- chv – вентральная камера (ventral chamber);
- dlp – дистальная лопасть проктовагинуса (distal lobe of proctovaginus);
- phd – дистальный фалломер (distal phallomer);
- sg – железа сперматеки (gland of the spermatheca);
- kl – киль (keel);
- chl – латеральная камера (lateral chamber);
- mlp – медиальная лопасть проктовагинуса (medial lobe of proctovaginus);
- phm – медиальный фалломер (medial phallomer);
- chmv – медиовентральная камера (medial-ventral chamber);
- mt – монотитиллятор (monotitillator);
- plr – проксимальная лопасть проктовагинуса (proximal lobe of proctovaginus);
- php – проксимальный фалломер (proximal phallomer);
- prv – проктовагинус (proctovaginus);
- prc – проктодеум (proctodeum);
- sp – сперматека (spermatheca);
- tb – титиллятор-щетка (titillator-brush);
- app – угловидные выступы проктовагинуса (angularly projections of proctovaginus);

el – эндоламина эндофаллуса (endolamina of endophallus).

Места хранения материала обозначены следующим образом:

NHMD – коллекция Музея естественной истории Дании (Natural History Museum of Denmark, Копенгаген, Дания);

ZISP – коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия);

ZMM – коллекция Зоологического музея МГУ (Москва, Россия);

cKh – коллекция Э.А. Хачикова (Ростов-на-Дону, Россия);

cSag – коллекция Б. Саратовских (Москва, Россия).

Для построения филогении был применен комплексный научный подход, называемый «Филетика», в том числе «ручной» филогенетический анализ [Расницын, 2008]. При выборе признаков при морфологическом анализе использован подход, обозначенный у Кляге [2000] как взвешивание признаков.

Для осуществления кластерного матричного анализа была привлечена компьютерная программа «Кластерный анализ», версия 5.0.1, с использованием коэффициента сходства Чекановского – Сёренсена (качественного), применяемого, в частности, в фенетических исследованиях [Замотайлов, 2002], где перечень признаков должен быть трансформирован в бинарную матрицу (табл. 1). Далее на ее основе с помощью вышеуказанной программы построена дендрограмма морфологического сходства (рис. 39).

Таксономия и морфология

Род *Ocyrus* Leach, 1819

Подрод *Matidus* Motschulsky, 1860

Ocyrus nitens (Schränk, 1781)

(Рис. 1, 2)

Материал. Россия: Краснодарский кр.: 1♀ (сKh), пос. Новомихайловский, 25.09.1989 (Э.А. Хачиков); 1♂ (сKh), ст. Передовая, 11.09.1991 (В.В. Гребенников); 1♂ (сKh), пос. Мезмай, 17.06.1992 (Э.А. Хачиков); 1♂ (сKh), окр. Туапсе, 06.2016 (А.С. Бондаренко); 1♂ (сKh), окр. пос. Аше, 06.2016, 43°9'7.88"N / 39°36'7.53"E (А.С. Бондаренко). Республика Адыгея: 1♀ (сKh), «п. Каменноостровский, 26.04.1929 СТАЗР»; 2♂ (сKh), пос. Никель, 26.06.1972 (Г.П. Лукина), 1♂ (сKh), там же, 22.04.1978 (Э.А. Хачиков); 1♀ (сKh), там же, 07.1998 (Э.А. Хачиков); 1♀ (сKh), р. Руфабго, 18.06.1976 (А.Н. Хижняк); 1♀ (сKh), Майкоп, 2.04.2002 (сборщик не указан); 1♀ (сKh), «Майкопский р-н, окр. п. Краснооктябрьский, склон вблизи ресторана «Мэздах», 19–25.01.2007 (А. Коновская)»; 3♂, 5♀ (сKh), ст. Абадзехская – пос. Каменноостровский, р-н Полковнической балки, санаторий «Лесная сказка», 44°20'7.24"N / 40°11'3.68"E, 25.05.2009 (А.Р. Бибин); 2♂ (сKh), Кавказский запов., плато Лагонаки, р-н Азишского перевала, 26.08–23.09.2013 (Ю.А. Чумаченко); 2♂, 1♀ (сKh), Майкопский ботанический заказник, дубово-грабовый лес, 04.2014, 13–15.05.2014, 4.06.2014 (Э.А. Хачиков); 2♂, 3♀ (сKh), пос. Тульский, тепличное хозяйство, пойменный лес (ольха, тополь, ива) на правом берегу р. Белой, 44°31'51.31"N / 0°09'18.30"E, 04.2014, 12, 28.05.2014 (Э.А. Хачиков, В.А. Бриних); 3♂, 2♀ (сKh), ст. Ханская, пойменный лес (тополь, ива) на правом берегу р. Белой, 44°41'03.54"N / 39°55'41.25"E, 1–25.04.2014, 11.06.2014, 4.07.2014 (Э.А. Хачиков); 1♂, 2♀ (сKh), учебное лесничество, Адыгейское государственное опытное охотничье хозяйство «Элота», 44°34'57.17"N / 40°09'51.25"E, 15.05.2014 (Э.А. Хачиков, В.А. Бриних); 1♀ (сKh), Гуамский хр., 44°22'3.23"N / 39°97'4.45"E, 06.2016 (А.С. Бондаренко). Ставропольский кр.: 1♀ (сKh), Кисловодск, г. Кольцо, 23.03.1983 (Ю.Г. Арзанов); 1♂ (сKh), Кисловодск,

Скалистый хр., 11.04.1986 (Ю.Г. Арзанов). Республика Карачаево-Черкесия: 1♀ (сКh), пос. Архыз, 9.08.1975 (сборщик не указан); 1♂ (сКh), пос. Архыз, ущ. Чилик, 16.08.1990 (В.В. Гребенников); 1♂ (сКh), пос. Карт-Джурт, г. Кыльян, 25.05.2009 (А.М. Шаповалов). Республика Северная Осетия: 1♂ (сКh), пос. Унал, Семиаридная котловина, 2.07.1997 (М.В. Набоженко, П.П. Ивлиев); 1♀ (сКh), ущ. р. Адайкомдон, 6.07.1999 (В. Мурашев). Республика Дагестан: 1♀ (сКh), пос. Верхний Табасаран, г. Кувлиг, 800 м, дата не указана (Е.В. Ильина); 1♀ (сКh), окр. пос. Рутул, 22–26.07.1997 (Э.А. Хачиков); 1♀ (сКh), р. Джугфудат, 2000 м, окр. пос. Шари, 15.06.2000 (Е.В. Ильина); 2♂ (сКh), окр. с. Герма, хр. Салатау, 1300 м, 7.08.2001 (Е.В. Ильина); 1♂, 3♀ (сКh), там же, 04.2005 (У. Хайбулаева).

Абхазия: 1♀ (сКh), 4 км 3 пос. Гребешок, 11.07.2001 (Ю.Г. Арзанов).

Грузия: 1♂ (сКh), «Mtskheta – Mtianeti, near Annanuri vill., left bank of Arkala riv., 881m, N42°09'46.30" E44°41'52.60", 3.04–2.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (сКh), «Mtskheta – Mtianeti, 3,5 km SWW of Mtskheta vill., 650 m, N41°51'04.87" E44°40'38.29", 4.04–3.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (сКh), «Letchkhumi, between Tskhenis – Tskali and Rioni riv., 1,5 km NE of Tsageri, 841m, N42°39'24.60" E42°47'26.60", 17.04–16.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (сКh), «Kakheti, E slopes of Saguramo mt. rng., 5 km N of Lelubani vill., right bank of Lelubniskhevi riv., 952m, N41°51'55.00" E44°54'34.80", 26.04–21.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (сКh), «Kakheti, S slopes of Tzivi – Gombori mt. rng., 1.5 km N of Sagaredjo vill., left bank of Tvaltkhevi riv., 909m, N41°45'27.40" E45°18'60", 24.04–30.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (сКh), Кахетия, Гомборский хр., 5 км В д. Аскилаери, 41°51'40"N / 45°14'29"E, 14.05.2015 (А. Рубинян).

Гениталии. Иллюстрированное описание гениталий этого вида имеется в работе Хачикова [2005а], но в связи с новыми подходами возникла необходимость дополнительного описания структур гениталий самок.

Сперматека сверхдлинная, проксимально расширенная, vl базально дугообразная, апикальный край ее несколько вогнут. Prv состоит из двух лопастей, plr и dlr. Проксимальная лопасть с арр, по апикальному краю часто с выемкой. Дистальная лопасть неправильной формы, асимметричная, с ровными краями и значительно шире проксимальной лопасти.

Распространение. Ареал вида охватывает Западную Палеарктику и частично Ориентальную область [Catalogue..., 2015].

Ocyrops cerceticus Coiffait, 1964, форма А
(Рис. 3–10, 14, 15)

Материал. Россия: Адыгея: 1♀, паратип (ZMM), «Région de Maucor, Montagnes. Forêt de hêtre. Sous les pierres, 23.06.1963»; 1♂ (ZISP), пос. Гузерипль, С склон над р. Белой, лес (бук, пихта), под камнями, 11.06.1963 (сборщик не указан); 3♂, 1♀ (сКh), Кавказский запов., 3-й км дороги от пос. Гузерипль до пастбища Абаго, 20.05.2004 (Ю.А. Чумаченко); 1♂, 1♀ (сКh), Кавказский запов., 10.5 км дороги от пос. Гузерипль до пастбища Абаго, 08.2009 (Ю.А. Чумаченко); 4♂, 1♀ (сКh), пос. Гузерипль, 15.05–10.06.2014, 16.09.2014 (Э.А. Хачиков). Краснодарский кр.: 1♂ (ZISP), «Горячий Ключ, Кубань, 16.04.1952 (Л. Арнольди)»; 1♂, 1♀ (ZISP), Анапа, 25.06.1953 (сборщик не указан); 1♂ (ZISP), «Кавказ, п. Красная поляна», 6.07.1954 (Кури); 1♂ (сКh), Сочинский р-н, г. Аибга, 2000 м, 27.06.2002 (Е.В. Ильина); 12♂, 1♀ (сКh), Кавказский запов., пос. Хоста, тисо-самшитовая роща, 04.2006 (Ю.А. Чумаченко); 1♂ (сКh), Сочинский нац. парк, Ю склон г. Иегош, 900 м, 30.04.2013 (К.В. Макаров, А.В. Маталин); 1♂, 1♀ (сКh), устье р. Чвижепсе, 2.05.2013 (К.В. Макаров, А.В. Маталин).

Замечания. Вид был описан с Западного Кавказа, из Адыгеи, его типовое местонахождение точно не определено и обозначено как окрестности Майкопа [Coiffait, 1964]. Вскоре Сметаной [Smetana, 1965] был приведен вид *O. quadriceps* (Ménétriés, 1832) с этикеткой «NW Kaukasus, Gorjat. Kljutsch, leg. Arnoldi». Нами изучен экземпляр из Горячего Ключа из сборов Л.В. Арнольди и определен как *O. cerceticus*.

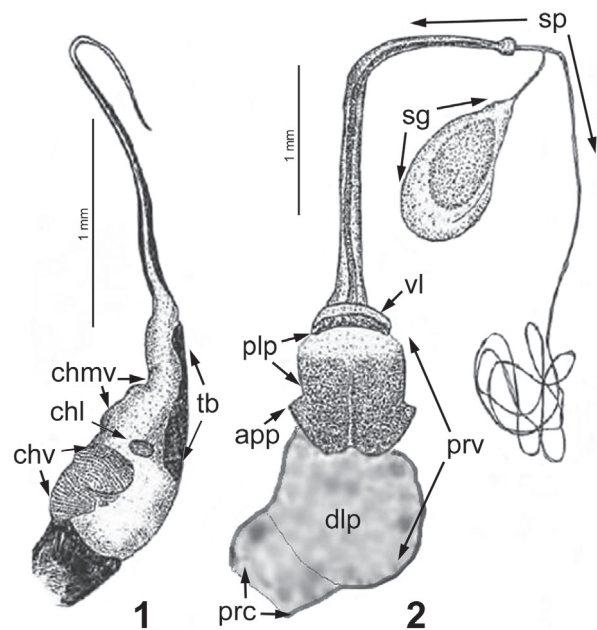


Рис. 1–2. *Ocyrops nitens*, структуры гениталий (по Хачикову [2005а], с изменениями).

1 – самец, структуры эндофаллуса (chv – вентральная камера, chl – латеральная камера, chmv – медиевентральная камера, tb – титилатор-щетка); 2 – самка, структуры гениталий (app – угловидные выступы проктовагинуса, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, plr – проксимальная лопасть проктовагинуса, prc – проктодеум, prv – проктовагинус, sg – железа сперматеки, sp – сперматека, vl – вагиноламина).

Figs 1–2. *Ocyrops nitens*, structures of genitalia (by Khachikov [2005a], with corrections).

1 – male, structures of endophallus (chv – ventral chamber, chl – lateral chamber, chmv – medial-ventral chamber, tb – tillator-brush); 2 – female, structures of genitalia (app – angularly projections of proctovaginus, dlp – distal lobe of proctovaginus, plr – proximal lobe of proctovaginus, prc – proctodeum, prv – proctovaginus, sg – gland of the spermatheca, sp – spermatheca, vl – vaginolamina).

Поэтому вслед за Солодовниковым [1998] мы считаем указание Сметаной *O. quadriceps* для Западного Кавказа ошибочным определением *O. cerceticus*. Позже *O. cerceticus* приводился для Северо-Западного Кавказа нами [Хачиков, 1997, 2005а] и Солодовниковым [1998]. Кроме того, впоследствии этот вид дополнительно изучался Солодовниковым [Solodovnikov, 2000], в результате чего было установлено, что его ареал гораздо шире, чем считалось ранее. Нами изучен экземпляр *O. cerceticus* из Туркменистана (ZISP), но это, скорее всего, ошибочное географическое указание на этикетке, о чем ранее сообщалось и Солодовниковым [Solodovnikov, 2000]. Наши же собственные сборы, специально проведенные в окрестностях Майкопа в течение двух сезонов (2014–2015 годы), не подтвердили нахождения *O. cerceticus* в окрестностях этого города. Был обнаружен только *O. nitens*, который также встречается и в среднегорном поясе Западного Кавказа [Хачиков, 1997]. *Ocyrops cerceticus* нами был найден значительно южнее Майкопа, в окрестностях поселка Гузерипль. Также нами изучен самец из Гузерипля, собранный в 1963 году, который, по-видимому, относится к типовой серии *O. cerceticus* [Coiffait, 1964], изученной Солодовниковым [Solodovnikov, 2000]. Почерк на географических этикетках этого экземпляра

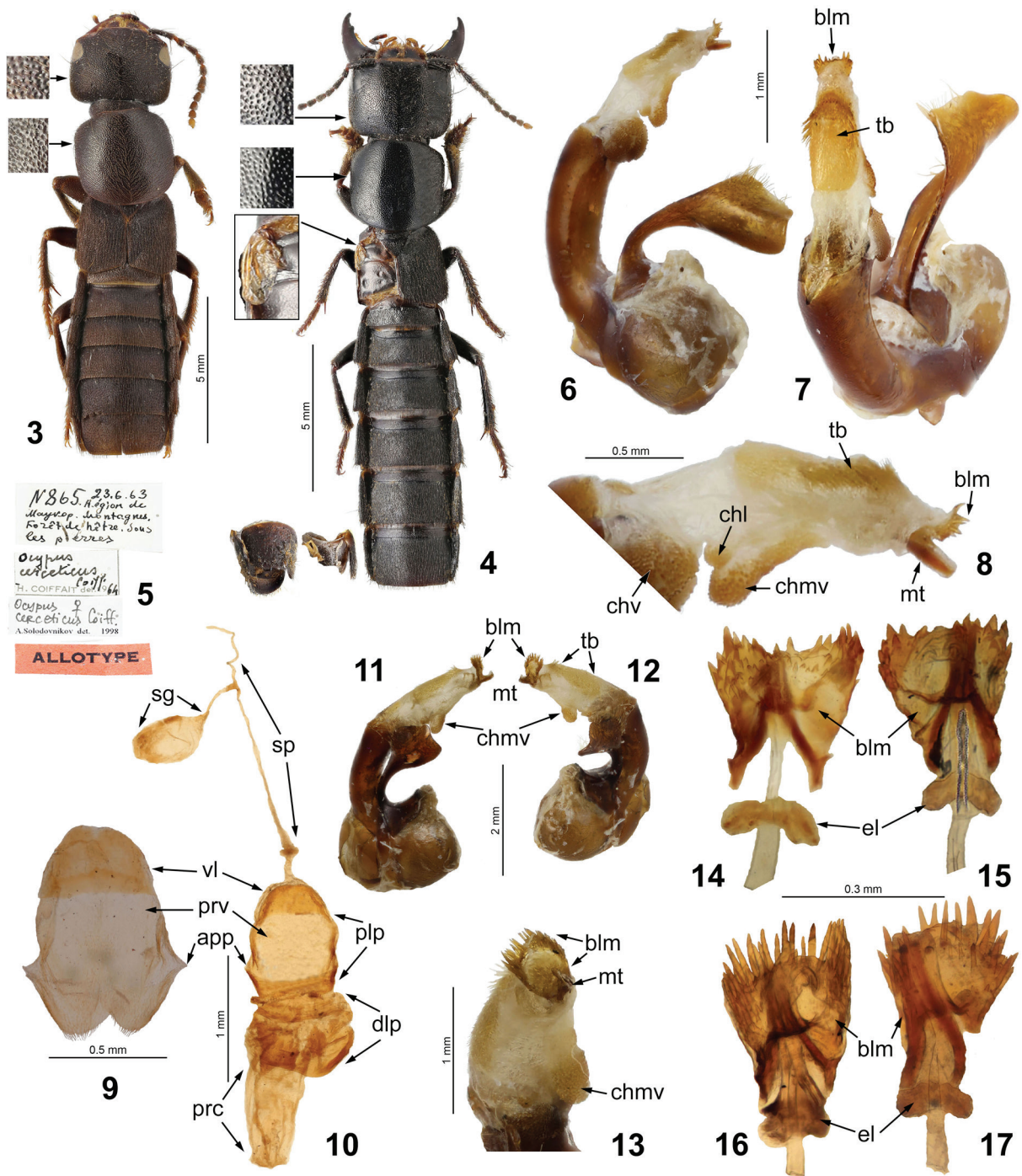


Рис. 3–17. *Ocyrops cerceticus*, габитус, этикетки и детали строения.

3–10, 14–15 – форма А; 11–13, 16–17 – форма В. 3 – самка, паратип; 4 – самка (Сочинский национальный парк); 5 – этикетки; 6, 11–12 – эдеагус, латерально; 7 – эдеагус, дорсально; 8 – эндофаллус, латерально; 9 – структуры гениталий самки (паратип); 10 – гениталии самки; 13 – эндофаллус, вид сверху; 14–17 – структуры эндофаллуса. app – угловидные выступы проктовагинуса, blm – базальная ламина монотитиллятора, chl – латеральная камера, chmv – медиовентральная камера, chv – вентральная камера, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, el – эндоламина эндофаллуса, mt – монотитиллятор, plp – проксимальная лопасть проктовагинуса, prc – проктодеум, prv – проктовагинус, sg – железа сперматеки, sp – сперматека, tb – титиллятор-щетка, vl – вагиноламина.

Figs 3–17. *Ocyrops cerceticus*, habitus, labels and details of structure.

3–10, 14–15 – form A; 11–13, 16–17 – form B. 3 – female, paratype; 4 – female (Sochi National Park, Russia); 5 – labels; 6, 11–12 – aedeagus, lateral view; 7 – aedeagus, dorsal view; 8 – endophallus, lateral view; 9 – structures of female genitalia (paratype); 10 – female genitalia; 13 – endophallus, view from above; 14–17 – structures of endophallus. app – angularly projections of proctovaginus, blm – basal lamina of monotitillator, chl – lateral chamber, chmv – medial-ventral chamber, chv – ventral chamber, dlp – distal lobe of proctovaginus, el – endolamina of endophallus, mt – monotitillator, plp – proximal lobe of proctovaginus, prc – proctodeum, prv – proctovaginus, sg – gland of the spermatheca, sp – spermatheca, tb – titillator-brush, vl – vaginolamina.

идентичен таковому на географических этикетках типовых экземпляров. Кроме того, под этот экземпляр подколота определительная этикетка «*O. similis*» А.А. Тихомировой. Предположительно, именно она и отобрала из серии два экземпляра, которые передала Куаффе и по которым им был описан *O. cerceticus*. При этом голотип оставлен в коллекции Куаффе, а паратип (подписанный как аллотип, нами тоже изученный) был возвращен в ZMM [Solodovnikov, 2000]. Таким образом, можно с большой долей вероятности утверждать, что именно поселок Гузерипль является типовым местонахождением *O. cerceticus*. Дополнительно в пользу этого говорит и указание «горные леса» на этикетке паратипа *O. cerceticus* (рис. 5): Майкоп расположен на стыке равнины и низкогорного лесного пояса, тогда как поселок Гузерипль находится в среднегорном лесном.

Для этого вида, исходя из различного строения склерита его внутреннего мешка эдеагуса, выделено две формы.

Гениталии. Эндофаллус *O. cerceticus* в более ранней работе автора [Хачиков, 2005а] был описан по иллюстрации из статьи Солодовникова [Solodovnikov, 2000]. Здесь приводится дополненное описание эндофаллуса, соответственно, с более поздней терминологией [Khachikov, Shavrin, 2010], сделанное по экземплярам, собранным в предполагаемом типовом местонахождении – в окрестностях поселка Гузерипль.

Самец. Эндофаллус делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер вентрально несет две большие асимметричные *chv*, покрытые шипиками, латерально – две средних размеров *chl*. Медиальный фалломер включает: дорсально – *tb*, вентрально – большую *chmv*, покрытую плоскими шипиками. Дистальный фалломер апикально включает агонопориальную триаду и внутренний склерит *el*. Агонопориальная триада состоит из *mt* и *bt*. Монотитиллатор дистально удлинненный, слабо хитинизированный, в базальной части преобразован в *blm*. Она представляет собой дистально выгнутую пластину с зубчатым апикальным краем. Ее поверхность почти перпендикулярна таковой эндофаллуса. Передний край ламины бывает в разной степени выгнутым вперед или, наоборот, вогнутым внутрь. Бититиллатор состоит из двух симметричных склеритов, соединенных вместе в апикальной части эндофаллуса под острым углом. Внутри основания бититиллатора расположена *el*. Ее форма в виде плоского склерита поперечной формы, с неровными краями.

Самка. Сперматека длинная, проксимально расширенная, *vl* базально дугообразная, ее апикальный край может быть выгнут или вогнут. *Prv* состоит из двух лопастей, расположенных друг за другом, – *plr* и *dlr*. Проксимальная лопасть латерально с *app*, по апикальному краю с выемкой, имеется медиальная линия. Дистальная – поперечной формы, несколько асимметричная, с ровными краями.

Распространение. Данная форма распространена на Северо-Западном Кавказе, в пределах

Краснодарского края и Адыгеи (рис. 42). В восточной части Краснодарского края она образует крупную популяцию. В остальной части ареала она представлена изолированными популяциями с ограниченным распространением.

Ocupus cerceticus, форма В

(Рис. 11–13, 16, 17)

Материал. Россия: Краснодарский кр.: 1♀ (ZISP), «Кубань, ст. Убинская, 17.09.1949 (А. Арнольди)»; 1♂ (ZISP), верховья р. Афипс, 26.09.1949 (А.В. Арнольди); 1♂ (ZISP), ст. Азовская, р. Кубань, 9.04.1950 (А.В. Арнольди); 1♂ (ZISP), там же, 12.10.1950 (А.В. Арнольди); 1♂ (ZISP), «Кубань, р. Убин-Су, 18.04.1950 (А. Арнольди)»; 1♂ (ZISP), СВ Туапсе, г. Семашко, 10.05–4.06.1992 (А.Ю. Солодовников); 1♂ (сKh), г. Щетка, 8.05.2011 (Д.Г. Касаткин); 1♂ (сKh), пос. Аше, 06.2016 (А.С. Бондаренко); 5♂ (сKh), Бабук-Аул – Солох-Аул, 43°47'32.5"N / 39°40'8.5"E, 06.2016 (А.С. Бондаренко); 1♂ (сKh), пос. Солоники, 2.04.2017 (А.В. Гонтаренко). Республика Адыгея: 1♂ (ZISP), Западный Кавказ, р. Цица, 800 м, 4.06.1987 (Б.М. Катаев); 1♂ (сKh), плато Лагонаки, 10.08.1992 (Э.А. Хачиков).

Замечания. Эта форма *O. cerceticus* достоверно отличается от формы А строением базальной ламины монотитиллатора, которая у нее несколько крупнее и почти по всему периметру со спикулами, кроме медиаопикального края. У формы А она только с короткими, редкими, неровными зубцами. Данное различие в этих признаках ламины монотитиллатора достаточно стабильно. Но у одного экземпляра из серии формы В из села Бабук-Аул базальная ламина с более короткими спикулами, чем у остальных изученных экземпляров данной формы. Это несколько нивелирует хиатус между формами А и В. На данный момент предполагается, что *O. cerceticus* может быть представлен двумя подвидами, соответствующими двум формам. Но для окончательного выяснения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

Распространение. Ареал этой формы совпадает с таковым формы А. Отличие в том, что он несколько смещен на запад Краснодарского края, но при этом не выходит за пределы распространения вышеуказанной формы.

Ocupus svetlanae Khachikov, sp. n.

(Рис. 18–21)

Ocupus cerceticus: Хачиков, 1997: 18; Solodovnikov, 2000: 315 (Абхазия).

Материал. Голотип, ♂ (сKh): Абхазия, Авадхара, 24.05.2004 (Ю.Г. Арзанов). Паратипы: 1♂ (ZISP), Абхазия, окр. Гагры, 5.04.1960 (О.Н. Кабаков); 1♂ (ZISP), 3♂, 1♀ (сKh), Абхазия, слияние рек Бзыбь и Гега, 5.05.1990 (В.В. Гребенников); 1♂ (сSol), Абхазия, пос. Блабырхуа, субальпика, почвенные ловушки, 06–07.1992 (А.С. Замотайлов).

Описание. Длина тела 14.1 мм. Тело черное, со слабым металлическим блеском. Брюшко матовое. Голова поперечная; задние углы явственные; глаза средних размеров; виски превышают их наибольшую длину в 1.5 раза. Пунктировка головы густая, расстояние между точками меньше их диаметра, только в медио-дистальной части более редкая; срединная линия слабо выражена; микроскульптура и опушение неявственные. Членики антенн удлиненные, кроме слегка поперечных десятого и одиннадцатого. Переднеспинка по длине значительно превышает свою ширину, ее передние углы отчетливые, задние широко закруглены. Пунктировка сходна с таковой головы, срединная линия присутствует. Длина надкрылий по внешнему краю больше ширины, по шву меньше ширины. Их поверхность в гораздо более густой

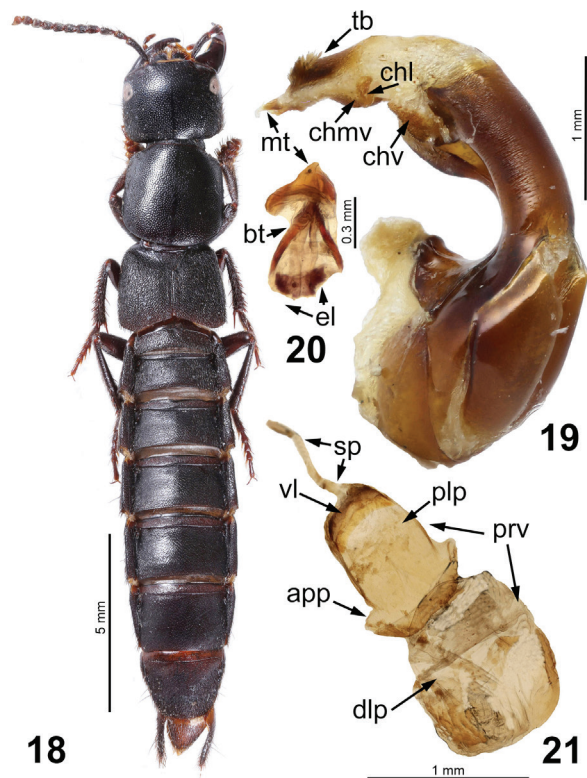


Рис. 18–21. *Ocyopus svetlanae* sp. n., habitus и детали строения.

18 – самец, голотип; 19 – эдеагус (голотип); 20 – структуры эндофаллуса (паратип); 21 – гениталии самки (паратип). chl – латеральная камера, app – угловидные выступы проктовагинуса, bt – бититиллятор, chmv – медио-вентральная камера, chv – вентральная камера, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, el – эндоламина эндофаллуса, mt – монотитиллятор, plp – проксимальная лопасть проктовагинуса, prv – проктовагинус, sp – сперматека, tb – титиллятор-щетка, vl – вагиноламина.

Figs 18–21. *Ocyopus svetlanae* sp. n., habitus and details of structure.

18 – holotype, male; 19 – aedeagus (holotype); 20 – structures of endophallus (paratype); 21 – female genitalia (paratype). app – angularly projections of proctovaginus, bt – bititillator, chl – lateral chamber, chmv – medial-ventral chamber, chv – ventral chamber, dlp – distal lobe of proctovaginus, el – endolamina of endophallus, mt – monotitillator, plp – proximal lobe of proctovaginus, prv – proctovaginus, sp – spermatheca, tb – titillator-brush, vl – vaginolamina.

пунктировке, чем на голове и переднеспинке. Щиток крупный, в густой пунктировке. Крылья частично редуцированные, в виде зачатков. Брюшко почти параллельностороннее, к вершине сужается, его пунктировка от умеренно редкой до умеренно густой, сливается в продольные косые ряды, расстояние между которыми равно от 2 до 4 диаметров точек. Ноги черные, передние лапки расширены, последний членик передних лапок удлиненный.

Гениталии. Самец. Парамера в дистальной части образует расширенную лопасть, которая по апикальному краю равномерно закруглена. Пенисная трубка С-образно изогнута в дорсовентральном направлении. Эндофаллус делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер вентрально несет две большие асимметричные chv, покрытые шипиками, с боковых сторон – две chl средних размеров. Медиальный фалломер включает: дорсально – tb; вентрально – chmv, покрытую плоскими шипиками. Дистальный фалломер апикально включает агонопориальную триаду. Mt широкий, плоский, почти треугольной формы. Склериты bt в апикальной части сближены, но не срослись, расходятся в проксимальном

направлении, в медиальной части изогнутые. У их основания, внутри мешка, расположена el, представляющая собой плоский поперечный склерит с неровными краями.

Самка. Сперматека длинная, проксимально расширенная, вагиноламина базально дугообразная, апикально слегка вогнутая. Проктовагинус состоит из двух лопастей, проксимальной и дистальной. Проксимальная лопасть с угловидными выступами, по апикальному краю с выемкой, также имеется медиальная линия. Дистальная лопасть поперечной формы, несколько асимметричная, с ровными краями, своим боковым краем заходит на проксимальную лопасть.

Сравнительный диагноз. Вид близок к *O. cerceticus*, от которого достоверно отличается прежде всего отсутствием blm, а также несколько более расширенным и уплощенным монотитиллятором треугольной формы. У *O. cerceticus* монотитиллятор более удлиненный, вытянутый, слабо хитинизированный, в основании имеет blm, которая возвышается над поверхностью эндофаллуса. Кроме того, у *O. svetlanae* sp. n. пунктировка брюшка сливается в продольные косые ряды, у *O. cerceticus* она более равномерная.

Распространение. Известен только по популяции из западной части Абхазии.

Этимология. Вид назван именем Светланы Валерьевны Поушковой, супруги автора.

Ocyopus latens Solodovnikov, 2000

(Рис. 22–28)

Материал. Грузия: 1♂, 1♀, паратипы (ZISP), Грузия, Боржом, 12.09.1903 (Г.К. Праве); 3♂, 2♀ (cKh), «Adjaria, Shavshetskiy mt. rng., near Adjarisagmarti vill., between riv. Matchaklistskali and Adjaristskali, h–610m, N41°31'35.70" E41°46'51.70", 9.04–8.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♀ (cKh), «Samegrelo, near Kinchkha – Perdi vill., right bank Okatse (Satsikvilo) riv., 816m, N42°29'22.21" E42°33'00.70", 15.04–20.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂, 2♀ (cKh), «Letchkhumi, right bank of Dzhanoli riv., near Tchkhumi vill., E slopes of Mushulda mt., h–526m, N42°35'58.20" E42°40'07.58", 16.04–13.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♀ (cKh), «Imereti, S slopes of Ratchinskiy mt. rng., near Mukhura vill., right bank of Dzusa riv., h–433m, N42°18'41.40" E43°05'09.90", 21.04–20.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (cKh), «Kakheti, S slopes of Tzivi-Gombori mt. rng., 1.5 km N of Sagaredjo vill., right bank of Tvaltkhura riv., h–941m, N41°45'27.90" E45°18'42.40", 24.04–30.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 1♂ (cKh), «Kakheti, E slopes of Saguramo mt. rng., 5 km N of Lelubani vill., right bank of Leloubniskhevi riv., h–952m, N41°51'55.00" E44°54'34.80", 26.04–21.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 2♂, 1♀ (cKh), «Samtskhe-Dzhavakheti, right bank of Kura (Mtkvari) riv., 1 km SE of Akhaldaba vill., right bank of Nedzvistskali riv., h–809 m, N41°54'39.30" E43°30'28.90", 27.04–6.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 4♂ (cSar), Кутаиси, пос. Мартвили, 42°26'54.4"N / 42°20'05.5"E, 556 м, грабовый лес с фундуком, 22.05.2015 (Б. Саратовских); 2♂ (cKh), 7♂ (cSar), Кутаиси, пос. Мартвили, урочище Балда, 42°28'44.2"N / 042°24'40.4"E, 665 м, буковый лес, 24.05.2015 (Б. Саратовских); 1♂, 2♀ (cKh), «Mtskheta – Mtianeti, W slopes of Kartliyskiy mt. rng., near Magaroskari vill., 966m, N42°15'56.70" E44°51'23.60", 04–02.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)»; 7♂, 1♀ (cKh), «Imereti, E slopes of Natzifari mt., right bank of Sakraula riv., near Tzkalaporetivi vill., h–890m, N42°00'50.90" E43°03'41.20", 7.04–30.05.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov)»; 1♀ (cKh), «Guria, N slopes of Adzharo-Imeretinskiy mt. rng., near Chkhakoura vill., E slopes of Dzegvila mt., right bank of Chkhakoura, h–1081m, N41°54'16.70" E42°22'41.10", 10.04.2016 (E. Khachikov, D. Fominykh)»; 1♂, 1♀ (cKh), «W part of Adzharo-Imeretinskiy mt. rng., near Khino vill., right bank of Kintrishi, h–1095m, N41°44'11.70" E42°05'00.50", 11.04.2016 (E. Khachikov, D. Fominykh)»; 1♀ (cKh), «near Batumi, left bank of Chorokh riv., near Agara vill., h–500m, N41°32'30.60" E41°39'24.10", 12.04.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov)»; 1♂ (cKh), «Zemo-Svaneti, right bank of Neskra riv., near Lakhani vill., right bank of Lakhani riv., h–1014m, N42°59'45.20" E42°09'48.40" 14.04.2016 (E. Khachikov, D. Fominykh)»; 1♂ (cKh), «Zemo-Svaneti, W part of Egrisian mt. rng., W slopes of Otepura-Dud'i mt.,

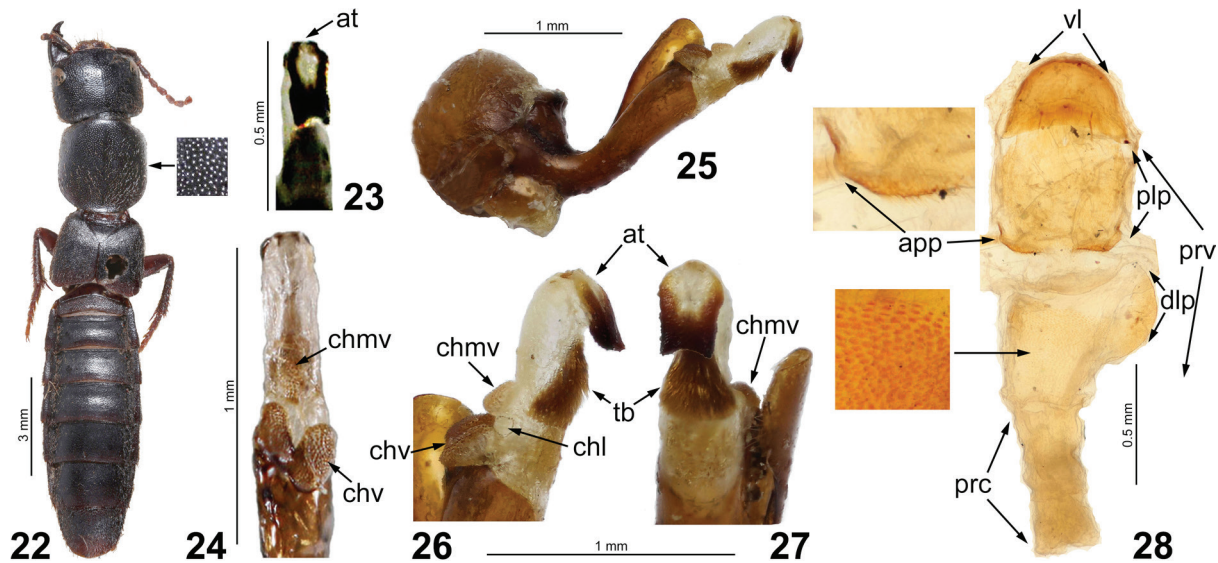


Рис. 22–28. *Ocyopus latens*, габитус и детали строения.

22 – самец, паратип; 23 – эндофаллус, дорсально (паратип); 24 – эндофаллус, вентрально; 25 – эдеагус, латерально; 26 – эндофаллус, латерально; 27 – эндофаллус, дорсально; 28 – гениталии самки. app – угловидные выступы проктовагинуса, at – агонопориальный титиллятор, chl – латеральная камера, chmv – медиовентральная камера, chv – вентральная камера, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, plp – проксимальная лопасть проктовагинуса, prc – проктодеум, prv – проктовагинус, tb – титиллятор-щетка, vl – вагиноламина.

Figs 22–28. *Ocyopus latens*, habitus and details of structure.

22 – male, paratype; 23 – endophallus, dorsal view (paratype); 24 – endophallus, ventral view; 25 – aedeagus, lateral view; 26 – endophallus, lateral view; 27 – endophallus, dorsal view; 28 – genitalia of females. app – angularly projections of proctovaginus, at – agonoporial titillator, chl – lateral chamber, chmv – medial-ventral chamber, chv – ventral chamber, dlp – distal lobe of proctovaginus, plp – proximal lobe of proctovaginus, prc – proctodeum, prv – proctovaginus, tb – titillator-brush, vl – vaginolamina.

right bank of Kuberi riv., near Bardzhashi vill., h–868m, N42°51'17.90" E42°02'42.20", 13.04.2016 (E. Khachikov); 1♂ (сКh), «Letchkhumi, right bank of Dzhanoli riv., near Tchkhumi vill., E slopes of Mushulda mt., h–526m, N42°35'58.20" E42°40'07.58", 19.04.2016 (E. Khachikov, D. Fominykh); 4♂, 3♀ (сКh), «Imereti, Ratchinskiy mt. rng., Nakerala pass, near Tkibuli, h–1260m, N42°22'42.50" E43°02'15.60", 20.04.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov); 1♀ (сКh), «Kvemo Svaneti, NE slopes of Egrisskiy mt. rng., between Lakhshuri & Lamanashuri riv., h–1250m, N42°44'16.20" E42°43'54.30", 23.04.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov); 2♀ (сКh), «Ratcha, Ratchinskiy mt. rng., right bank of Sharaula riv., near Nikortzminda vill., NW slopes of Sharaula mt., h–1270m, N42°28'46.70" E43°03'51.30", 25.04.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov).

Абхазия: 1♂ (сКh), долина р. Западная Гумиста. окр. пос. Адзыбжара, 400 м, 29.04–20.06.2012 (Д.Д. Фоминых); 1♂ (сКh), Бзыбский хр., окр. перевала Доу, 1200 м, 30.04–20.07.2012 (Д.Д. Фоминых); 1♂ (сКh), «N slopes of Bzybean mt. rng., right bank of Reshevie riv., h–700m, 3.05–21.07.2012 (D. Fominykh); 1♂ (сКh), «right bank of Aguripsta riv., near Pshu vill., h–700m, 4.05–22.07.2012 (D. Fominykh); 2♂ (сКh), Ю склоны Бзыбского плато, окр. пос. Хуап, 700 м, 8.04–7.06.2014 (Д.Д. Фоминых).

Республика Южная Осетия: 2♂ (сКh), окр. Цхинвала, с. Прис, склон СВ экспозиции, 840 м, искусственная сосновая посадка, 18.04.2013 (Ю.Е. Комаров); 1♀ (сКh), окр. с. Прис, 850 м, 10.05.2013 (Ю.Е. Комаров); 1♀ (сКh), там же, 16.06.2013 (Ю.Е. Комаров).

Гениталии. Самец. Описание гениталий дано по препарату паратипа и дополнено по экземпляру из Грузии.

Эндофаллус делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер вентрально несет две большие асимметричные chv, покрытые шипиками, латерально – две небольшие chl. Медиальный фалломер включает: дорсально – tb; вентрально – chmv, покрытую плоскими шипиками, которая меньше, чем chv. Дистальный фалломер дорсально загнут в базальном направлении, апикально включает специфическое образование –at почти прямоугольной

формы, с глубоко вогнутым апикальным краем. Степень вогнутости последнего достаточно изменчива. Эта структура также показана в работе Солодовникова [Solodovnikov, 2000].

Самка. VI широкая, ее базальный край выпуклый, апикальный слегка вогнутый. Prv с двумя лопастями: plp по апикальному краю, с выемкой, со слабо выраженными app; асимметричной dlp (одна из ее боковых сторон резко выгнута в форме полукруга).

Распространение. Ранее этот вид был известен только по типовой серии из Грузии [Solodovnikov, 2000]. Приведенные здесь данные значительно расширили представление о его распространении как в самой стране, так и за ее пределами. В местах своего обитания это фоновый вид, приуроченный к лесному поясу, живущий в подстилке.

Ареал вида охватывает всю территорию Грузии, кроме восточных районов, откуда нет данных по его распространению, и Абхазии, кроме ее западной части.

Ocyopus hochhuthi Eppelsheim, 1878

(Рис. 29–32)

Материал. Россия: Республика Северная Осетия: 2♂ (сКh), окр. пос. Нижний Цей, 20.05–10.07.2019 (Д.Д. Фоминых).

Грузия: 1♀ (ZISP), Цихисджевари, 10.08.1909 (сборщик не указан); 1♂ (ZISP), «Банис-Хеви, Горийский у., 1.08.1928 (Унксов); 1♂ (ZISP), «Banis-Hevi, dist. Gori, 16.05.1929 (J. Kirshenblatt); 5♂ (сКh), «Samtskhe-Dzhavakheti, N slopes of Khormanskiy mt. rng., right bank of Khveibliani riv., 1 km E of Zarzma vill., h–1266 m, N41°40'36.50" E42°40'04.90", 1.05–9.06.2015 (D. Fominykh, A. Zubov); 1♂ (сКh), «Ratcha, N slopes of Ratchinskiy mt. rng., S of Bokva vill, right bank of Kheeri riv., h–1257m, N42°31'32.40" E43°23'45.00", 11.05–6.07.2015 (D. Fominykh, A. Zubov); 1♂ (сКh), «Samtskhe-Dzhavakheti, NW slopes

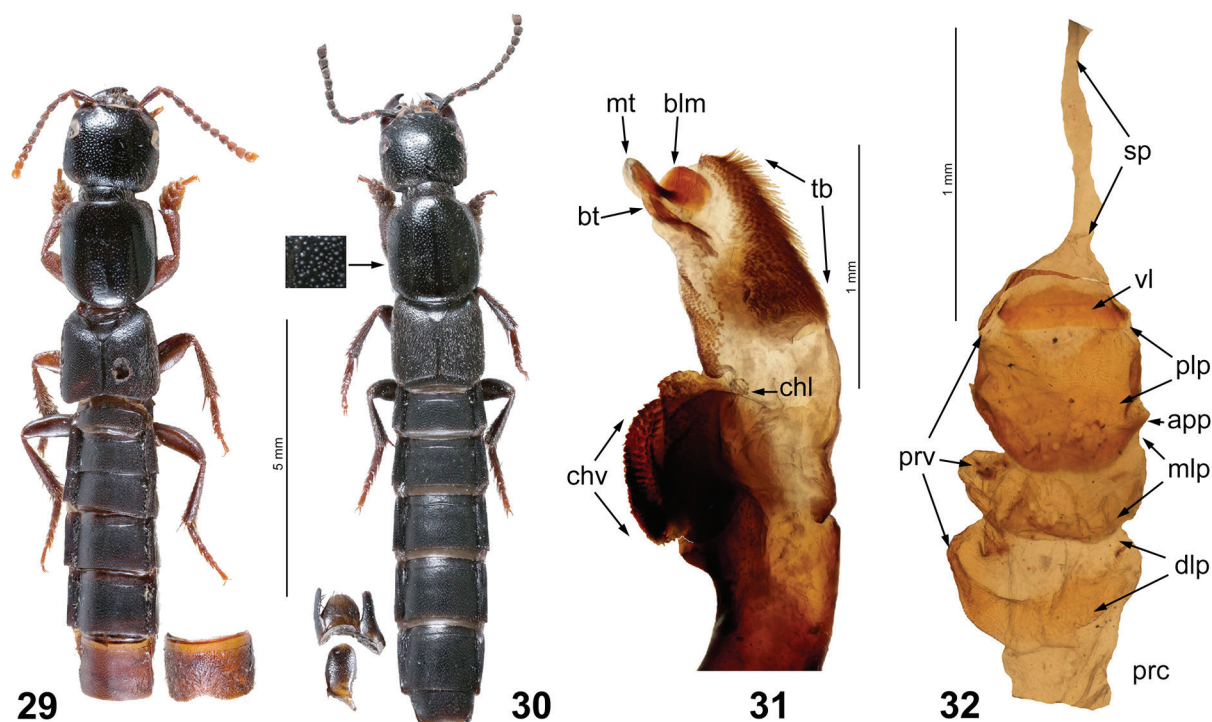


Рис. 29–32. *Ocyurus hochhuthi*, общий вид и детали строения.

29 – самец (Грузия); 30 – самец (Южная Осетия); 31 – эндофаллус, латерально (blm – базальная ламина монотитиллятора, bt – бититиллятор, chl – латеральная камера, chv – вентральная камера, mt – монотитиллятор, tb – титиллятор-щетка); 32 – гениталии самки (app – угловидные выступы проктовагинуса, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, mlp – медиальная лопасть проктовагинуса, plp – проксимальная лопасть проктовагинуса, prc – проктодеум, prv – проктовагинус, sp – сперматека, vl – вагиноламина).

Figs 29–32. *Ocyurus hochhuthi*, general view and details of structure.

29 – male (Georgia); 30 – male (South Ossetia); 31 – endophallus, lateral view (blm – basal lamina of monotitillator, bt – bititillator, chl – lateral chamber, chv – ventral chamber, mt – monotitillator; tb – titillator-brush); 32 – female genitalia (app – angularly projections of proctovaginus, dlp – distal lobe of proctovaginus, mlp – medial lobe of proctovaginus, plp – proximal lobe of proctovaginus, prc – proctodeum, prv – proctovaginus, sp – spermatheca, vl – vaginolamina).

of Trialetskiy mt. rng., near Bakuriani vill., h–1750m, N41°44'13.70" E43°30'49.40", 16.04.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov)»; 1♀ (сKh), «Shida-Kartli, N slopes of Trialetskiy mt. rng., near Tkemlovana vill., S slopes of Shuanismta Mt., h–2000m., N41°51'42.15" E43°39'59.92", 29.05–28.06.2016 (D. Fominykh, E. Khachikov)».

Республика Южная Осетия: 1♂ (сKh), грабник Ю склона Ацхерисхевского ущелья в 2.5 км от конторы Юго-Осетинского государственного природного заповедника, разнотравье, 1500 м, 5.06.2012 (Ю.Е. Комаров); 1♂ (сKh), 2.5 км от с. Ацхиреехев, Ю борт Лиавхского ущелья, лиственный лес, 30.06.2012 (Ю.Е. Комаров); 1♂ (сKh), «right bank of Bolshaya Liakhvi riv., near Bagiata vill., h–1400m, N42°30'06.84" E44°05'04.03", 28.05–12.07.2015 (D. Fominykh)»; 1♂ (сKh), «Suramskiy mt. rng., right bank of Itrapula riv., h–1600m, N42°20'32.86" E43°51'21.08", 30.05–12.07.2015 (D. Fominykh, A. Zubov)».

Армения: 1♀ (сKh), окр. Гарни – Гегард, 06.2016 (И.В. Шохин).

Гениталии. Самец. Эндофаллус делится на три фалломера: проксимальный, медиальный и дистальный. Проксимальный фалломер вентрально несет две chv, покрытые шипиками, латерально – две средних размеров chl. Медиальный фалломер включает: дорсально – tb, вентрально – большую chmv, покрытую плоскими шипиками. Дистальный фалломер несет агонопориальную триаду. Она состоит из удлиненного, апикально заостренного mt, имеющего базальную ламину монотитиллятора с ровными краями, и небольшого размера bt.

Самка. Сперматека длинная, с замыкательным клапаном. Vl в виде полумесяца. Prv состоит из трех лопастей, расположенных друг за другом, – plp, mlp и dlp. Проксимальная лопасть с app.

Распространение. Россия (Северная Осетия), Закавказье, Турция [Herman, 2001; Catalogue..., 2015; Assing, Schülke, 2019]. Вид впервые указывается для фауны России.

Ocyurus nabozhenkoi Khachikov, 2005
(Рис. 33–36)

Материал. Грузия: 1♂, голотип (ZISP), 1♀, паратип (сKh), Аджария, верховья р. Кинтриши, Кинтришский запов., 23.07.2001 (М.В. Набоженко).

Гениталии. В описании этого вида [Хачиков, 2005б] графическое изображение гениталий самки искажено. Здесь приводится их более точная иллюстрация (рис. 36), а также наиболее значимые признаки.

Vl дугообразная. Prv состоит из двух расположенных друг за другом лопастей – plp и dlp. Основная доля латерально с app.

Распространение. Известен только из типового местонахождения в Аджарии.

Ocyurus ponomarevorum Khachikov, 2013
(Рис. 37, 38)

Материал. Россия: Ростовская обл.: 1♂, голотип (ZISP), ст. Раздорская, 17–26.04.2010 (А.В. Пономарёв); 1♀, паратип (сKh), там же, 3.04–2.05.2008 (А.В. Пономарёв); 1♀, паратип (сKh), там же, 17–26.04.2010 (А.В. Пономарёв); 2♀ (сKh), х. Пухляковский, 25.04–15.05.2017 (Э.А. Хачиков).

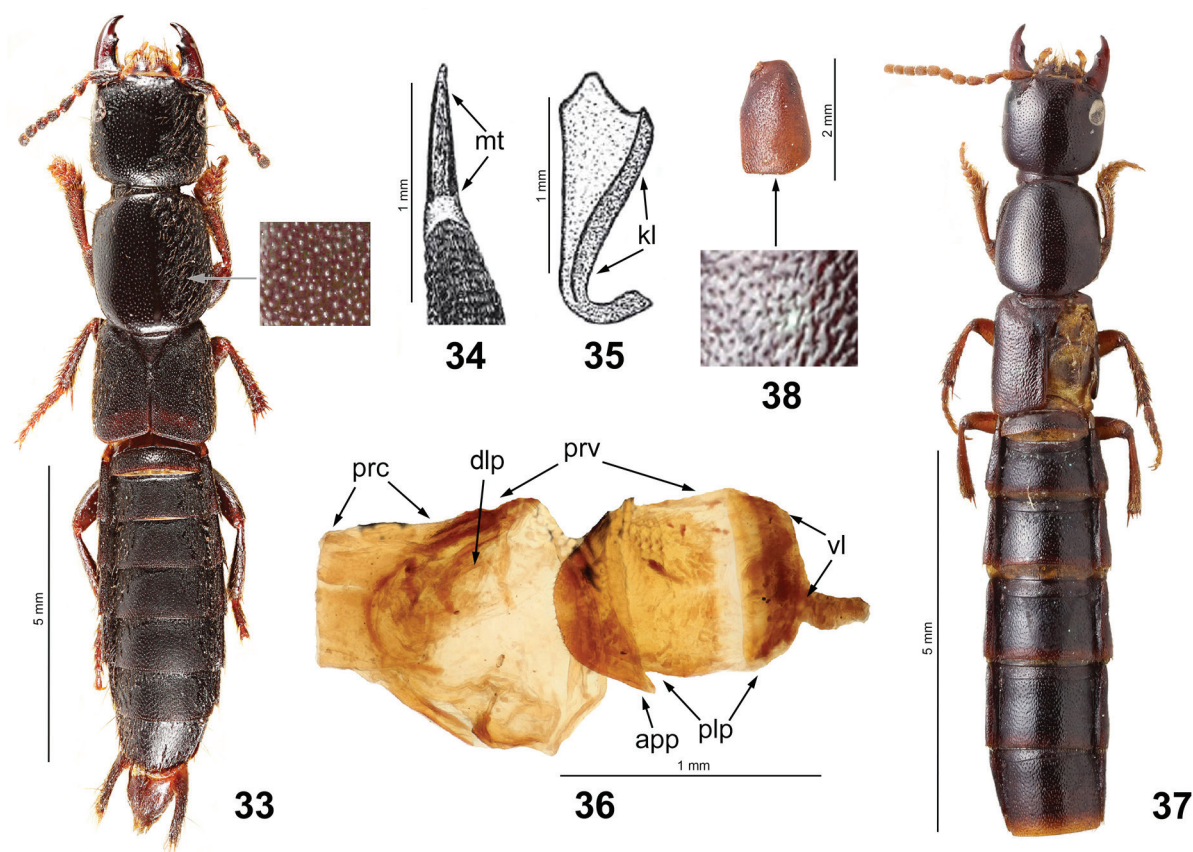


Рис. 33–38. Виды рода *Ocupus*, общий вид и детали строения.

33–36 – *O. nabozhenkoi*: 33 – самец, голотип, 34 – вершина эндофаллуса (голотип), 35 – парамера (голотип), 36 – гениталии самки (паратип); 37–38 – *O. ponomarevorum*: 37 – самец, паратип, 38 – надкрылье (паратип); 34–35 – по Хачикову [2005б]. app – угловидные выступы проктовагинуса, dlp – дистальная лопасть проктовагинуса, kl – киль, mt – монотитиллатор, plp – проксимальная лопасть проктовагинуса, prc – проктодеум, prv – проктовагинус, vl – вагиноламина.

Figs 33–38. Species of the genus *Ocupus*, general view and details of structure.

33–36 – *O. nabozhenkoi*: 33 – male, holotype, 34 – apex of endophallus (holotype), 35 – paramera (holotype), 36 – female genitalia (paratype); 37–38 – *O. ponomarevorum*: 37 – male, paratype, 38 – elytron (paratype); 34–35 – by Khatschikov [2005b]. app – angularly projections of proctovaginus, dlp – distal lobe of proctovaginus, kl – keel, mt – monotillator, plp – proximal lobe of proctovaginus, prc – proctodeum, prv – proctovaginus, vl – vaginolamina.

Гениталии. Подробное описание гениталий имеется в статье Хачикова [Khatschikov, 2013], поэтому ниже приведены только те признаки, которые наиболее актуальны для задач этой работы.

Самка. Проктовагинус состоит из одной лопасти, у которой отсутствуют угловидные выступы.

Распространение. Россия (Ростовская область: урочище Пухляковские склоны).

Морфологический анализ

Структуры и их морфотипы. В этом разделе нами представлены отдельные структуры и их морфотипы, наиболее важные для сравнительно-морфологических исследований близких видов.

Эндофаллус. Несмотря на морфологическое разнообразие, у эндофаллуса всех видов комплекса количество камер всегда равно пяти, и их топология однотипна. В целом же в пределах группы внутренние мешки разделяются на три морфотипа: типичный, удлинённый, дорсально загнутый. Типичный морфотип свойственен большинству видов комплекса.

Эндофаллус типичного типа достаточно удлинён, сужен к вершине, умеренно изогнут в дорсовентральном направлении и делится на три фалломера. На его вершине имеется агонопориальная триада. Удлинённый морфотип характерен для *O. nitens*. Он отличается от типичного морфотипа прежде всего тем, что у эндофаллуса дистальная часть очень сильно удлинена и заужена. Дорсально загнутый морфотип обнаружен у *O. latens*. Он отличается от остальных дорсально загнутой в базальном направлении апикальной частью эндофаллуса, которая оканчивается уникальным образованием – агонопориальным титиллатором.

Монотитиллаторы различаются по длине и форме, что обуславливает их следующие морфотипы: типичный – ширина основания несколько больше или сопоставима с половиной общей длины, он имеется у одноименного морфотипа эндофаллуса и характерен для большинства исследованных здесь видов; умеренно удлинённый (*O. nabozhenkoi*) – общая длина монотитиллатора значительно превосходит его же наибольшую ширину; сверхудлинённый – длина монотитиллатора значительно превышает таковую остальной части эндофаллуса (*O. nitens*).

Базальная ламина монотитиллятора делится на три морфотипа: с ровными краями (*O. hochhuthi*), с зубцами (*O. cerceticus*, форма А), со спикулами (*O. cerceticus*, форма В).

Эндоламина эндофаллуса. Специфическое образование, которое имеется только у *O. cerceticus* и *O. svetlanae* **sp. n.** Ее строение практически однотипно.

Проктовагинус делится на три морфотипа: с одной долей (*O. ponomarevorum*), с двумя долями (*O. nitens*, *O. cerceticus*, *O. svetlanae* **sp. n.**, *O. latens*, *O. nabozhenkoi*), с тремя долями (*O. hochhuthi*). Проксимальная доля проктовагинуса, в свою очередь, представлена двумя модификациями: с латеральными угловидными выступами (*O. nitens*, *O. cerceticus*, *O. svetlanae* **sp. n.**, *O. nabozhenkoi*, *O. latens*, *O. hochhuthi*) и без них (*O. ponomarevorum*). Кроме того, у *O. nabozhenkoi* она со склеротизованной апикальной частью в отличие от остальных исследованных здесь видов, у которых она мембранозная.

Крылья дифференцируются по степени развития: полностью развитые (часть экземпляров *O. nitens* с равнинных территорий); частично редуцированные, по своей длине сопоставимы с таковой надкрылий (экземпляры *O. nitens* в основном из горной местности); сильно редуцированные, имеются только в виде рудиментов, значительно меньшей длины, чем надкрылья (*O. cerceticus*, *O. svetlanae* **sp. n.**, *O. nabozhenkoi*, *O. latens*, *O. hochhuthi*) и часть экземпляров *O. ponomarevorum*; полностью отсутствуют (часть экземпляров *O. ponomarevorum*).

Пунктировка переднеспинки и головы варьируется следующим образом: однородная густая (*O. cerceticus*, *O. svetlanae* **sp. n.**, *O. latens*, *O. nitens*), однородная редкая (*O. ponomarevorum*), разнородная редкая (*O. nabozhenkoi*, *O. hochhuthi*).

Пунктировка надкрылий присутствует в виде двух типов: редкая, присущая только *O. ponomarevorum*, и густая, характерная для остальных видов.

Типологический визуальный анализ

Вышеприведенные данные позволяют произвести морфологический типологический анализ [Симпсон, 2006] этого видового комплекса с его предварительной дифференциацией на морфологически сходные кластеры видов.

Ocyrus ponomarevorum представляется самым своеобразным видом в комплексе на основании таких признаков, как проктовагинус, состоящий из одной доли и без латеральных угловидных выступов [Khachikov, 2013], и редкая пунктировка надкрылий. У остальных видов комплекса проктовагинус состоит из более чем одной доли, его проксимальная доля с латеральными угловидными выступами, пунктировка надкрылий густая.

Среди всех видов выделяется *O. nitens* вследствие сильно удлиненной дистальной части эндофаллуса. В более ранней работе автора [Хачиков, 2005б] он сближался с *O. curtipennis* Motschulsky, 1849, поскольку у обоих видов дистальная часть эндофаллуса очень сильно вытянутая и утонченная, а также отсутствует

эндоаппендикс внутреннего мешка. Здесь это мнение пересмотрено, а сходство дистальной части эндофаллуса у *O. nitens* и *O. curtipennis* с учетом того, что эти виды относятся к разным под родам [Catalogue..., 2015], мы считаем параллелизмом. В то же время эти признаки резко отличают *O. nitens* от остальных изученных в этом аспекте видов во всем роде *Ocyrus* [Хачиков, 2005б, 2015].

Весьма своеобразен *O. latens*, у которого вершина эндофаллуса в виде оригинального склерита – агонопориального титиллятора, расположенного, в отличие от апикальных склеритов остальных видов, в дорсально-проксимальном направлении.

Оставшиеся 4 вида комплекса можно объединить в две группы. В первую включены *O. cerceticus* и *O. svetlanae* **sp. n.** по общему признаку – эндоламине эндофаллуса. Примечательно, что у *O. cerceticus* имеется базальная ламина монотитиллятора, а у *O. svetlanae* **sp. n.** она отсутствует. Во вторую группу объединены *O. hochhuthi* и *O. nabozhenkoi* на основании двойной пунктировки головы и переднеспинки, но эти виды существенно отличаются друг от друга. У *O. hochhuthi* имеется базальная ламина монотитиллятора, проктовагинус с тремя долями. У *O. nabozhenkoi* проктовагинус с двумя долями, на параметре присутствует продольный киль [Хачиков, 2005б], а монотитиллятор значительно удлинен по сравнению с таковым большинства видов комплекса.

Кластерный матричный анализ

В этом разделе представлен кластерный анализ на основе нижепереведенных морфологических признаков. Для подтверждения обособленности комплекса в подроде *Matidus* в данный анализ включен типовой вид под рода *O. forficularius* Motschulsky, 1860, гениталии которого описаны в более ранней работе автора [Хачиков, 2005б].

Для осуществления анализа нами составлен перечень признаков, наиболее значимых для дифференциации групп внутри этого комплекса согласно первичному морфологическому анализу:

1. Параметра широкая.
2. Параметра узкая.
3. Эндофаллус несет пять камер.
4. Апикальная часть эндофаллуса дорсально загнута.
5. Дистальная часть эндофаллуса сильно удлиненная и утонченная, превышает по длине остальную часть эндофаллуса.
6. Агонопориальный титиллятор имеется.
7. Базальная ламина монотитиллятора имеется.
8. Базальная ламина монотитиллятора с зубцами.
9. Базальная ламина монотитиллятора со спикулами.
10. Базальная ламина монотитиллятора без выростов.
11. Эндоламина эндофаллуса имеется.
12. Проктовагинус с одной долей.
13. Проктовагинус с двумя долями.
14. Проктовагинус с тремя долями.

- 15. Проктовагинус с угловидными выступами.
- 16. Надкрылья в редкой пунктировке.
- 17. Переднеспинка в редкой двойной пунктировке.
- 18. Голова в редкой двойной пунктировке.

В целом полученная дендрограмма (рис. 39) отражает представленную выше умозрительную дифференциацию изученного комплекса видов. Большинство ветвей дендрограммы по своему видовому составу соответствует кластерам морфологического визуального анализа. Но имеются и следующие отличия.

Виды *O. latens*, *O. nitens*, *O. cerceticus* и *O. svetlanae sp. n.* находятся вместе, на одной отдельной ветви. Эта топология имеет определенное основание. У всех видов есть общий признак – почти однородная густая пунктировка головы и надкрылий. Своеобразие *O. latens* на дендрограмме отчасти согласуется с данными визуального анализа. Он отличается от вышеприведенных видов определяющим оригинальным строением апикальной части эндофаллуса. Отсутствие этого признака у *O. cerceticus* и *O. nitens* явилось причиной нахождения их на одной ветви. Иначе говоря, объединяющим фактором для них стало более типичное строение внутреннего мешка (отсутствие агонопориального титиллятора, апикальная часть эндофаллуса загнута вентрально). Также эти виды имеют общий признак – сильно выраженные латеральные углы проктовагинуса. Но поскольку этот признак достаточно вариабелен, то его можно рассматривать только как дополнительный.

Таким образом, матричный анализ в определенной степени скорректировал визуальный анализ. В итоге это позволило представить обобщенную типологию изучаемого комплекса следующим образом:

- 1. Секция *O. ponomarevorum* (*O. ponomarevorum*).
- 2. Секция *O. nitens*:
 - 2.1. *Ocybus hochhuthi*, *O. nabozhenkoi*;
 - 2.2. *Ocybus nitens*, *O. cerceticus*, *O. svetlanae sp. n.*, *O. latens*;
 - 2.2.1. *Ocybus nitens*;
 - 2.2.2. *Ocybus cerceticus*, *O. svetlanae sp. n.*;
 - 2.2.3. *Ocybus latens*.

Цифровое обозначение объединений данного комплекса отображено на соответствующих им ветвях дендрограммы (рис. 39).

Анализ морфоклин

В данном разделе рассмотрены пути морфологических преобразований наиболее существенных признаков, привлеченных для выяснения структуры комплекса. За теоретическую основу наших рассуждений принято суждение об усложнении организации в процессе эволюции [Клюге, 2000]. В частности, для структур эдеагуса у стафилиноморфных групп стафилинид на это указывают исследования их гениталий Тихомировой [1973].

Парамеры. Исходной формой парамеры вследствие ее широкой распространенности в *Staphylinina* [Coiffait, 1964, 1974; Solodovnikov, 2000]

Таблица 1. Матрица признаков кластерного анализа (наличие признака обозначено как 1, отсутствие – 0).

Table 1. Matrix of characters for the cluster analysis (1 – presence of character, 0 – absence).

Признаки Characters	<i>O. cerceticus</i> форма А / form A	<i>O. cerceticus</i> форма В / form B	<i>O. svetlanae sp. n.</i>	<i>O. latens</i>	<i>O. nitens</i>	<i>O. hochhuthi</i>	<i>O. nabozhenkoi</i>	<i>O. ponomarevorum</i>	<i>O. forficularius</i>
1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3	1	1	1	1	1	1	1	1	0
4	0	0	0	1	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0
6	0	0	0	1	0	0	0	0	0
7	1	1	0	0	0	1	0	0	1
8	1	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	1	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	1	0	0	1
11	1	1	1	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	1	1
13	1	1	1	1	1	0	1	0	0
14	0	0	0	0	0	1	0	0	0
15	1	1	1	1	1	1	1	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	1	0
17	0	0	0	0	0	1	1	0	0
18	0	0	0	0	0	1	1	0	0

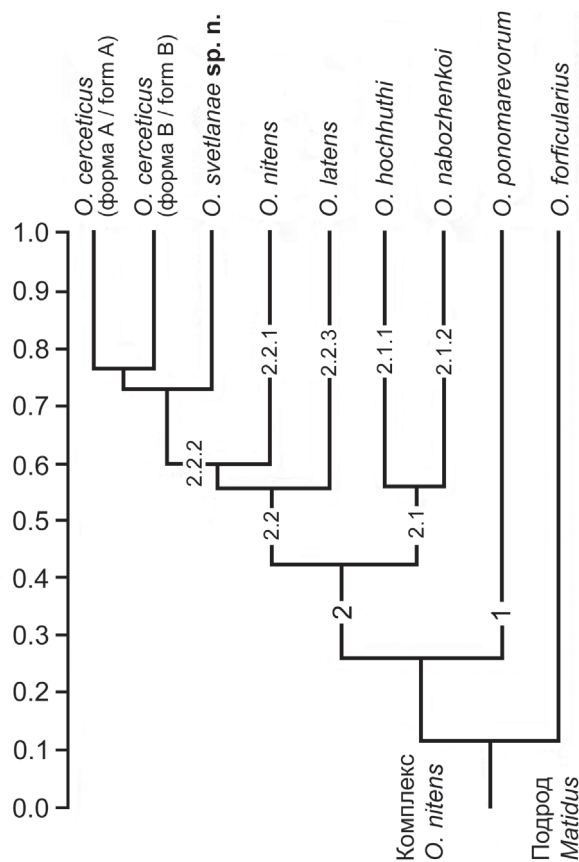


Рис. 39. Дендрограмма морфологического сходства.
Fig. 39. Dendrogram of morphological similarity.

является узкая парамера. Трансформация парамеры в представленном здесь комплексе видов гипотетически происходила в направлении ее расширения. Это, предположительно, изначально обусловило разрастание апикальной лопасти вдоль одной из сторон самой парамеры, с сохранением последней в собственных первичных границах, в виде четкого кия. Косвенным подтверждением этого процесса является парамера *O. nabozhenkoi*, широкий киль которой внешне весьма сходен с узкими парамерами видов рода *Osurus* [Coiffait, 1964, 1974], что позволяет считать этот киль гомологом данных парамер. У остальных видов комплекса эти кили в процессе эволюции подверглись частичной редукции, вследствие чего они стали гораздо менее выраженными. Топология килей у всех видов комплекса без исключения сходна. Кили находятся с внутренней стороны парамеры, вдоль одной из ее латеральных сторон. При этом надо отметить, что формирование самой апикальной лопасти парамеры у всех видов комплекса происходило относительно первичной парамеры (в нынешнем понимании – кия, ее гомолога) только в одну сторону – левую (при взгляде на парамеру с ее внешней стороны). Это также подчеркивает родственность видов данного комплекса. Таким образом, расширенная часть парамер этих видов является новообразованием.

Эндофаллус. Изначальной формой эндофаллусов для вышеупомянутого комплекса мы считаем таковую у видов *O. ponomarevorum* и *O. svetlanae* **sp. n.**, поскольку именно такой эндофаллус, точнее, его дистальная часть, достаточно типичен как для самого рода *Osurus*, так и для других родов подтрибы Staphylinina [Хачиков, 2005б, 2011, 2015]. Такая форма эндофаллуса у обсуждаемого морфотипа достаточно вытянута и несколько загнута в дорсовентральном направлении. Она характерна для остальных видов комплекса, кроме *O. nitens* и *O. latens*.

Морфологическая трансформация дистальной части эндофаллуса у них шла в двух направлениях. Первое направление характерно для вида *O. nitens*, оно заключается в значительном ее удлинении и сужении, включая и ее склериты. Другое направление морфоклины присуще *O. latens*, у которого произошел в целом не свойственный роду *Osurus* [Хачиков, 2005б] разворот вершины эндофаллуса в дорсо-проксимальном направлении. Подобного плана морфотип в этом роде имеется только у вида *O. brunniipes* (Fabricius, 1781) [Хачиков, 2005б, 2015].

Агонопориальная триада. Предполагаемая исходная форма триады должна быть близка к таковой видов *O. ponomarevorum* и *O. svetlanae* **sp. n.**, поскольку принадлежащий им морфотип этой структуры свойственен большинству видов подтрибы Staphylinina [Хачиков, 2005б, 2011, 2015]. Морфологическое преобразование агонопориальной триады происходило в двух направлениях. Первое из них заключается в следующем: произошло многократное удлинение агонопориальной триады с ее сопутствующим сужением, как у *O. nitens*. Второе направление, предположительно, реализовалось по пути слияния склеритов агонопориальной триады между собой,

и в результате этого образовалась оригинальная структура – агонопориальный титиллатор (*O. latens*).

Монотитиллатор агонопориальной триады. Предполагаемая исходная форма также имеется у морфотипа видов *O. ponomarevorum* и *O. svetlanae* **sp. n.** Далее она трансформировалась в сторону увеличения длины в двух не зависимых друг от друга направлениях. Одно из них привело к появлению умеренно удлиненного монотитиллатора у *O. nabozhenkoi*. Другое, являющееся следствием общего удлинения агонопориальной триады, образовало сильно удлиненный и зауженный монотитиллатор у *O. nitens*.

Базальная ламина монотитиллатора. Эта структура имеется у *O. hochhuthi* и *O. cerceticus*. Подобный склерит присутствует также у *O. forficularius* и видов подрода *Pseudocypus* Mulsant et Rey, 1876 [Хачиков, 2005б], что здесь рассматривается как параллелизм. В большинстве же случаев данное образование в пределах подтрибы Staphylinina отсутствует [Хачиков, 2015], что дает нам основание интерпретировать ламину как новообразование. У *O. hochhuthi* ламина монотитиллатора с ровными краями. У *O. cerceticus* она имеет по краям выросты, у формы А в виде коротких зубцов, у формы В в виде длинных спикул. Форму с ровными краями мы считаем предшествующей форме с зубцами. Форму с зубцами, в свою очередь, мы считаем первичной по отношению к форме с длинными спикулами. Это подчеркивается аберрацией базальной ламины монотитиллатора у экземпляра *O. cerceticus* (форма А) из села Бабук-Аул. Она одновременно несет черты обеих форм, что выражено в более укороченных спикулах по сравнению с типичными формами этой структуры и что сближает данную аберрацию с формой, имеющей зубцы. Это позволяет воспринимать вышеуказанную аберрацию как переходную форму между этими двумя обсуждаемыми морфотипами (с зубцами и спикулами) ламины монотитиллатора. Исходя из вышесказанного, предполагается ряд последующих преобразований морфотипов ламины монотитиллатора: отсутствие ламины монотитиллатора (у всех видов комплекса, кроме приведенных далее); ее наличие в виде трех вариантов: с ровными краями (*O. hochhuthi*), с короткими зубцами (*O. cerceticus*, форма А) и со спикулами (*O. cerceticus*, форма В). Подчеркиваем, этот ряд не более чем гипотетическая реконструкция морфоклины данной структуры, которая не претендует на указание родственных связей между приведенными в этой рубрике видами.

Проктовагинус. Один из путей эволюции этой структуры заключается в количественном умножении его долей, обусловившее усложнение строения проктовагинуса. Количество долей увеличивалось от одной (у *O. ponomarevorum*) до двух (у остальных видов, кроме *O. hochhuthi*) и до трех (у *O. hochhuthi*). Кроме того, происходило преобразование базальной доли проктовагинуса, точнее, ее апикально-латеральных сторон, предположительно, в направлении от полного отсутствия латеральных угловидных выступов (*O. ponomarevorum*) в сторону их появления (*O. latens*, *O. hochhuthi*) и дальнейшего увеличения степени их

выраженности (*O. nabozhenkoi*, *O. nitens*, *O. cerceticus*, *O. svetlanae* sp. n.). Также базальная доля у абсолютного большинства видов является мембранозной, за исключением *O. nabozhenkoi*, у которого ее апикальная часть склеротизованная. Последнее состояние рассматривается относительно полностью мембранозного морфотипа как новообразование.

Филогенетический (кладистический) анализ

Исходя из логики кладистического анализа, основу понимания родственных взаимоотношений составляют апоморфии [Клюге, 2000; Расницын, 2008]. Поэтому для осуществления данного анализа у наиболее значимых признаков, приведенных в разделе «Структуры и их морфотипы», определены апоморфные состояния. Для этого использованы данные анализа морфоклин. В частности, морфотипы признаков, интерпретируемые как новообразования, определялись как апоморфии. Также использована презумпция «сложности», в свете которой более сложно устроенные структуры являются апоморфиями, а проще организованные – плезиоморфиями [Клюге, 2000; Расницын, 2008]. Данная презумпция является интерпретацией презумпции об усложнении организации в процессе эволюции, адаптированной для применения в сфере филогенеза. Как дополнительный аргумент для выяснения филогенетической валентности привлечена презумпция «сохраненного распространения признака» [Расницын, 2008], или «принцип внешней группы», в формулировке Клюге [2000]. Здесь совмещены эти две, по сути одинаковые, трактовки под названием «презумпция внешней группы». Таким образом, определенные апоморфии представлены в нижеприведенном списке. В нем же приведено обоснование понимания их как апоморфий. В списке также указаны виды, обладающие данными апоморфиями:

1. Широкая парамера. Это аутапоморфия комплекса в роде и одновременно синапоморфия составляющих его элементов. Аргументация: этот морфотип – новообразование (данные морфоклины); он же – уникальный признак всех таксонов изучаемого комплекса (результаты морфологического анализа); поддержано «презумпцией внешней группы».

2. Проктовагинус с угловидными выступами. Это синапоморфия всех видов комплекса, кроме *O. pomomarevorum*. Аргументация: новообразование (данные морфоклины); уникальный признак для видов комплекса, кроме *O. pomomarevorum* (результаты морфологических исследований); «презумпция внешней группы».

3. Проктовагинус с дополнительными долями. Это синапоморфия всех видов комплекса, кроме *O. pomomarevorum*. Аргументация: усложненное новообразование (данные морфоклины); уникальный признак видов комплекса, кроме *O. pomomarevorum* (результаты морфологических исследований); «презумпция внешней группы»; презумпция «сложности».

4. Умеренно удлинённый монотитиллатор. Это аутапоморфия для *O. nabozhenkoi*. Аргументация: новообразование (данные морфоклины); уникальный признак *O. nabozhenkoi* (результаты морфологических исследований). Данный морфотип распространен и за пределами изучаемого комплекса, в частности в роде *Tasgius* Stephens, 1829, что, вероятно, относится к параллелизмам [Расницын, 2008]. Поскольку эта модальность внутри вышеуказанного комплекса имеется только у вида *O. nabozhenkoi*, вполне допустимо считать ее аутапоморфией этого вида.

5. Проктовагинус со склеротизованной апикальной частью. Это аутапоморфия для *O. nabozhenkoi*. Аргументация: уникальный признак *O. nabozhenkoi* (результаты морфологических исследований); усложненное новообразование (данные морфоклины); «презумпция внешней группы»; презумпция «сложности».

6. Проктовагинус с тремя долями. Это аутапоморфия для *O. hochhuthi*. Аргументация: усложненное новообразование (данные морфоклины); уникальный признак данного вида (результаты морфологических исследований); «презумпция внешней группы»; презумпция «сложности».

7. Базальная ламина монотитиллатора без выростов. Это аутапоморфия для *O. hochhuthi*. Аргументация: несмотря на то, что этот морфотип имеет распространение за пределами обсуждаемой группы, здесь это рассматривается как параллелизм [Расницын, 2008], что позволяет в пределах данного комплекса считать его усложненным новообразованием вида *O. hochhuthi* (данные морфоклины); презумпция «сложности».

8. Агонопориальный титиллатор. Это аутапоморфия для *O. latens*. Аргументация: данный морфотип – новообразование (данные морфоклины); уникальный признак *O. latens* (результаты морфологических исследований); «презумпция внешней группы».

9. Дистальная часть эндофаллуса удлинённая, утончённая. Это аутапоморфия для *O. nitens*. Аргументация: новообразование (данные морфоклины); уникальный признак *O. nitens* (результаты морфологических исследований) [Хачиков, 2005б, 2011]; «презумпция внешней группы».

10. Эндоламина эндофаллуса. Синапоморфия для видов *O. cerceticus* и *O. svetlanae* sp. n. Аргументация: новообразование, приведшее к усложнению строения эндофаллуса (данные морфологических исследований); уникальный признак приведенных выше двух видов (результаты морфологических исследований); презумпции «внешней группы» и «сложности».

11. Базальная ламина монотитиллатора с зубцами. Это аутапоморфия для *O. cerceticus* (форма А). Аргументация: новообразование (данные морфоклины); уникальный признак *O. cerceticus* (форма А) (результаты морфологических исследований); презумпции «внешней группы» и «сложности».

12. Базальная ламина монотитиллатора со спикулами. Это аутапоморфия *O. cerceticus*

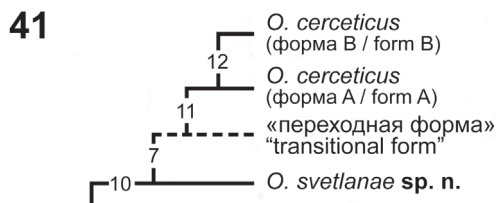
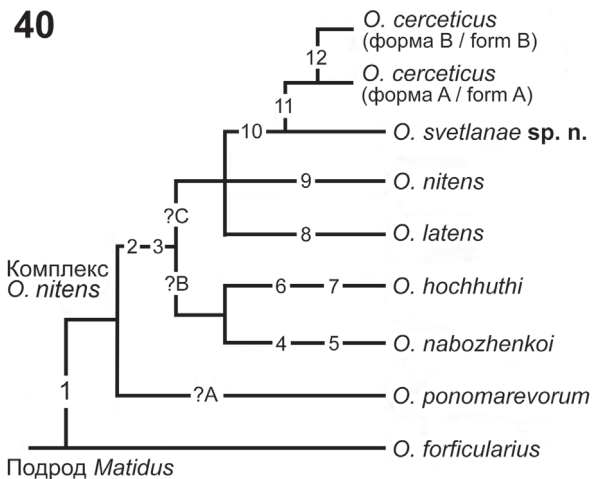


Рис. 40–41. Кладограммы, построенные на основании 12 апоморфных признаков комплекса *Ocyurus nitens*.

40 – кладограмма всего комплекса; 41 – гипотетическая кллада 10. Figs 40–41. Cladograms based on 12 apomorphic characters of the *Ocyurus nitens* complex.

40 – general cladogram of the complex; 41 – hypothetical clade 10.

(форма В). Аргументация: новообразование (данные морфоклины); уникальный признак *O. cerceticus* (форма В) (результаты морфологических исследований); «презумпция внешней группы».

На основе совокупности этих апоморфий построена кладограмма (рис. 40). Каждая кллада в ней отмечена числом, которое соответствует номеру аутапоморфии в приведенном выше перечне, поддерживающей эту клладу. В состав каждой кллады входят именно те виды, которые обладают аутапоморфией, соответствующей этой же клладе.

В пределах подрода *Matidus* изученный комплекс видов выделяется по синапоморфии (1), образуя собственную клладу. Сам комплекс делится на две дочерние кллады: одна из них включает вид *O. ponomarevorum*, другая (2, 3) – остальные виды. Несмотря на обладание *O. ponomarevorum* рядом уникальных признаков, ни один из них нельзя охарактеризовать как имеющий апоморфное состояние. Структуры гениталий аналогичны таковым в других таксонах [Хачиков, 2005а, 2011, 2015]. Исходя из «презумпции внешней группы», они должны рассматриваться как плезиоморфные. Признак «редкая пунктировка надкрылий», несмотря на его уникальность, также нельзя с достаточной уверенностью считать апоморфным, поскольку вполне допустимо, что он может быть и плезиоморфией. В данном случае предпочтительнее считать филогенетическую валентность неопределенной. На

кладограмме ветвь, относящаяся к *O. ponomarevorum*, с учетом неопределенной филогенетической валентности его признаков обозначена как «?А».

Вышеупомянутая кллада (2, 3) делится на две дочерние ветви по признакам пунктировки передней части тела (головы и переднеспинки). У *O. hochhuthi* и *O. nabozhenkoi* пунктировка редкая, двойная, у остальных видов, кроме *O. ponomarevorum*, густая, почти однородная. Оба эти признака присутствуют и за пределами рассматриваемой группы [Coiffait, 1974]. Исходя из «презумпции внешней группы», мы не можем утвердительно считать какой-либо из них апоморфным. Поэтому у рассматриваемых здесь модальностей пунктировки («редкая однородная» и «густая однородная») определение филогенетической валентности весьма проблематично. Вследствие этого их валентность предпочтительно рассматривать как неопределенную. В связи с этим вышеуказанные дочерние кллады материнской кллады (2, 3) обозначены следующим образом: «?В» – кллада *O. hochhuthi* и *O. nabozhenkoi*; «?С» – кллада видов *O. nitens*, *O. latens*, *O. svetlanae sp. n.* и *O. cerceticus*.

В свою очередь, кллады «?В» и «?С» разделяются уже на свои дочерние ветви.

Клада «?В» несет две ветви. Одна из них относится к *O. nabozhenkoi*, она поддержана апоморфиями 4 и 5. Другая кллада, представленная *O. hochhuthi*, опирается на апоморфии 6 и 7.

Клада «?С» дифференцируется на три ветви. Одна из них относится к *O. latens* и поддержана аутапоморфией 8. Следующая кллада соответствует *O. nitens* и опирается на аутапоморфию 9. Последняя ветвь включает виды *O. cerceticus* и *O. svetlanae sp. n.*, объединенные синапоморфией 10.

У *O. svetlanae sp. n.* базальная ламина монотитилатора отсутствует, что является исходной формой согласно морфоклине этого признака (см. выше) и, как следствие, плезиоморфией. У *O. cerceticus* этот признак имеется, что рассматривается как уникальная аутапоморфия. Также у *O. svetlanae sp. n.* нет апоморфных признаков, которые именно у *O. cerceticus* находятся в плезиоморфном состоянии. Эти доводы позволяют рассматривать *O. svetlanae sp. n.* предковым по отношению к *O. cerceticus*. На кладограмме эта ситуация отображена в виде дочерней ветви 11 вида *O. cerceticus*, отделившейся от материнской кллады 10. Однако в этом случае невозможно проследить трансформационные ряды между полным отсутствием ламины монотитилатора (*O. svetlanae sp. n.*) и ее наличием с уже достаточно сложным строением в виде пластины с выростами по периметру (*O. cerceticus*). В то же время у *O. hochhuthi*, находящегося вне подгруппы «*O. cerceticus*», имеется более упрощенный морфотип ламины монотитилатора, без выростов. Это позволяет, по аналогии с вышеуказанной модальностью 7 «ламина монотитилатора без выростов», предположить существование морфотипа с подобным признаком в вышеизложенном ряду переходных форм, между морфотипом вида *O. svetlanae sp. n.*, выраженным в его полном отсутствии, и морфотипом *O. cerceticus*, имеющим ламину монотитилатора с выростами.

Исходя из данного рассуждения, предполагается существование (возможно, как вымершего в прошлом или рецессивного, но неизвестного и неопisanного) отдельного вида, близкого к видам *O. svetlanae* sp. n. и *O. cerceticus*, с подобным морфотипом. Мы находим, для удобства дальнейших рассуждений, вполне уместным дать рабочее название этому виду – «переходная форма». В пользу этих рассуждений свидетельствует экземпляр со сходным строением ламины монотитиллатора из Сочинского района Краснодарского края, но поскольку он единственный, на данный момент он идентифицируется как aberrация вида *O. cerceticus*.

Данная гипотеза отображена в виде отдельной кладограммы (рис. 41), где клада 7 (выделена пунктирной линией) принадлежит «переходной форме». Общий признак – базальная ламина монотитиллатора без выростов (он же апоморфия 7) – у «переходной формы» и *O. hochhuthi* в данном случае должен рассматриваться как параллелизм.

Форма А вида *O. cerceticus*, вероятно, является материнской по отношению к форме В. Обосновывается это предположение тем, что морфотип формы А «базальная ламина монотитиллатора с зубцами» является исходной формой (плезиоморфное состояние) морфотипа «базальная ламина монотитиллатора со спикулами» (апоморфное состояние, обозначен как аутопоморфия 12 на рисунке 41). На кладограмме аутопоморфия 12 изображена как дочерняя клада (за тем же номером) ее материнской клады 11. Состояния остальных признаков у этих форм тождественны, что не противоречит изложенным выше рассуждениям. Таким образом, прослеживается филогенетическая линия: вид *O. svetlanae* sp. n. – предковый для формы А вида *O. cerceticus*, который, в свою очередь, является предком для формы В вида *O. cerceticus*.

Реконструкция предковых форм изученного комплекса видов на данный момент достаточно проблематична. У внешней предковой формы все вышеизложенные признаки должны быть плезиоморфными. Этому критерию могут соответствовать виды подрода *Matidus*. К предполагаемой предковой форме наиболее близок вид *O. ponomarevorum*. У него, в отличие от остальных видов, наименьшее число апоморфий, в количестве только одной. Остальные же модальности признаков гениталий плезиоморфны.

Распространение

Ареалы большинства изученных здесь видов охватывают территорию всего Кавказа [Solodovnikov, 2000]. Исключение составляют *O. nitens* и *O. ponomarevorum*, распространенные за пределами данного региона. Виды, обитающие на Кавказе, распределяются по его территории следующим образом. Северо-западную часть занимают *O. svetlanae* sp. n. и *O. cerceticus* (рис. 42). Распространение этих видов четко отражает данные по морфофилогенезу. Так, *O. svetlanae* sp. n., который, предположительно, является исходной формой для *O. cerceticus*, занимает



Рис. 42. Распространение двух видов комплекса *Ocypus nitens* на Северо-Западном Кавказе: квадраты – *O. cerceticus*, форма А, круги – *O. cerceticus*, форма В, треугольники – *O. svetlanae* sp. n.

Fig. 42. Distribution of two species of the *Ocypus nitens* species-complex in the North-Western Caucasus: squares – *O. cerceticus*, form A, circles – *O. cerceticus*, form B, triangles – *O. svetlanae* sp. n.

восточную часть области распространения этой группы – Западную Абхазию. Западнее начинается ареал *O. cerceticus*. Область распространения формы А вида *O. cerceticus* фактически находится внутри области распространения формы В этого вида. Это может указывать на то, что ареал формы В *O. cerceticus* образовался уже внутри ареала формы А. Данное распространение видов в западном направлении – *O. svetlanae* sp. n. → *O. cerceticus* (форма А) → *O. cerceticus* (форма В) – подтверждает предположение об их происхождении именно в этой последовательности. Вид *O. latens* обитает восточнее (Восточная Абхазия, Южная Осетия, Грузия) приведенных выше видов, распространенных на Северном Кавказе. Его ареал граничит с ареалом *O. svetlanae* sp. n. Более детально это выглядит следующим образом: западная часть общего ареала этих видов принадлежит *O. cerceticus* и *O. svetlanae* sp. n., а восточная – *O. latens*. По данным же филогенетического анализа, *O. latens* является сестринским к кладе, образуемой *O. cerceticus* и *O. svetlanae* sp. n., то есть распространение этих трех видов согласуется с результатами исследований филогенеза данного комплекса.

Ocypus nabozhenkoi известен на данный момент только из типового местонахождения в Грузии, что согласуется с данными морфологического и кладистического анализов.

Ареал вида *O. hochhuthi* в основном ограничен Закавказьем и частично Северным Кавказом, то есть он несколько выходит за границы общего ареала комплекса. Это в целом не противоречит морфологическим и филогенетическим данным и, скорее, указывает на некоторую обособленность вида от других таксонов изучаемого комплекса.

Ocypus ponomarevorum резко отличается от остальных видов своим распространением и биологией. Он локально обитает в степных стациях Ростовской

области, что можно рассматривать как сохранившийся резерват прежнего, предположительно, более широкого ареала всего комплекса.

Из всех рассмотренных видов *O. nitens* имеет наиболее обширный ареал [Herpin, 2001; Catalogue..., 2015], охватывающий Западную Палеарктику и частично Ориентальную область. Вероятно, существенную роль в распространении *O. nitens* сыграло наличие крыльев и увеличение размеров половых протоков, в первую очередь сперматеки. Последнее обстоятельство позволило увеличить объем хранимой в ней спермы, что при активном расселении с помощью полета давало возможность гарантированного оплодотворения при отсутствии или редкости самцов за пределами родительской популяции. Увеличение сперматеки синхронно привело к пропорциональному удлинению эндофаллуса. Все это обеспечило морфологическую уникальность этого вида.

В целом анализ распространения видов комплекса вполне увязывается с результатами морфологического и филогенетического исследований.

Обсуждение

Наши исследования позволяют предполагать монофилию как изученного комплекса видов, так и всей группы *O. similis* (sensu [Coiffait, 1964, 1974]). На основе сопоставления вышеизложенных результатов исследований морфологической эволюции, филогении и распространения можно говорить о следующей структуре видовых групп. Секция *O. nitens* с составом: группа *O. cerceticus* (*O. cerceticus*, *O. svetlanae* sp. n.), группа *O. latens* (*O. latens*), группа *O. nitens* (*O. nitens*), группа *O. hochhuthi* (*O. hochhuthi*, *O. nabozhenkoi*) – и секция *O. ponomarevorum* (*O. ponomarevorum*).

На эволюцию данного комплекса видов оказало влияние то, что все его виды, кроме *O. nitens* и *O. ponomarevorum*, формировались в горных ландшафтах. Возможно, изначально на Кавказе обитала предковая летающая форма, близкая к *O. svetlanae* sp. n. или *O. ponomarevorum*. Предположительно, именно *O. ponomarevorum* – реликтовый вид, наиболее близкий к предковой форме всего комплекса.

В дальнейшем обитание в горах, во-первых, способствовало изоляции отдельных популяций, во-вторых, привело к утрате способности к полету, что повлекло дальнейшее усиление изоляционных механизмов. Таким образом, оба эти фактора (горная изоляция и утрата полета) обусловили дифференциацию горной части популяции предковой формы на группы современных близких видов.

Морфологические преобразования в комплексе *O. nitens*, вероятно, происходили на уровне идиоадаптаций и вели к изменению генитального аппарата в сторону совершенствования механизмов сцепления гениталий самцов с половыми протоками самок при спаривании. Собственно, это и привело к следующей последовательности морфологической трансформации: расширение параметра, увеличение числа долей проктовагинуса, появление базальной ламины монотитиллатора, агонопориального

титиллатора и эндоламина эндофаллуса. Расширенная параметра за счет увеличения собственной площади способствует удержанию эдеагуса в вагине. Увеличение долей проктовагинуса также приводит к более эффективному закреплению внутреннего мешка в вагине. Базальная ламина и агонопориальный титиллатор осуществляют аналогичные функции по сцеплению вершины эндофаллуса в апикальной части вагины и базальной – сперматеки. Эндоламина эндофаллуса необходима как внутренняя опора вершины эндофаллуса.

Иначе выглядит ситуация с *O. nitens*. Общая морфология структур его гениталий имеет направленность в сторону их укрупнения, что привело к увеличению объема хранимой в сперматеке спермы. Это, вместе со способностью к полету, вероятно, способствовало значительному расширению ареала этого вида [Catalogue..., 2015].

Таким образом, эффективность репродуктивной функции поддерживается у видов различными способами. Отдельно нужно отметить то, что филогенетические исследования позволяют в определенной степени реконструировать хронологию возникновения различных признаков. Так, опираясь на кладограмму (рис. 40), можно проследить следующую последовательность морфологических преобразований. Изначально произошло расширение параметра, что обособило упомянутый комплекс. Далее образовался морфотип проктовагинуса, характерный для секции *O. nitens*. Потом у групп видов этой секции появились такие структуры, как эндоламина эндофаллуса (группа *O. cerceticus*) и ламина монотитиллатора (*O. cerceticus*, *O. hochhuthi*). В итоге складывается следующая хронологическая последовательность образования отдельных признаков: широкая параметра → проктовагинус с выступами и дополнительными долями → два параллельных направления морфологической эволюции: эндоламина эндофаллуса и ламина монотитиллатора.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность А.Ю. Солодовникову (Natural History Museum of Denmark at the University of Copenhagen, Копенгаген, Дания), А.П. Расницыну (Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия) и анонимному рецензенту за особо ценные советы. Также автор благодарен Д.Д. Фоминых и А.Ю. Титаренко (Москва, Россия) за организацию и проведение полевых выездов и предоставленные материалы, К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия) и Д.Г. Касаткину (Ростовский филиал Всероссийского центра карантина растений (ФГБУ «ВНИИКР»), Ростов-на-Дону, Россия) за помощь в изготовлении иллюстраций.

Литература

Замотайлов А.С. 2002. Опыт разработки филогенетической системы жуков рода *Pathrobinae* (Coleoptera, Carabidae).

- В кн.: Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 55(1). СПб.: Зоологический институт РАН: 3–145.
- Кляуге Н.Ю. 2000. Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая систематика насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань. 336 с.
- Расницын А.П. 2008. Теоретические основы эволюционной биологии. В кн.: Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. М.: Товарищество научных изданий КМК: 6–79.
- Симпсон Дж.Г. 2006. Принципы таксономии животных. М.: Товарищество научных изданий КМК. 293 с.
- Солодовников А.Ю. 1998. Фауна стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Северо-Западного Кавказа. Подсемейства Staphylininae, Xantholininae, Paederinae, Steninae, Oxyporinae. *Энтомологическое обозрение*. 77(2): 331–354.
- Тихомирова А.Л. 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука. 190 с.
- Хачиков Э.А. 1997. Материалы к фауне жуков (Coleoptera) Нижнего Дона и Северного Кавказа. Жуки-стафилины (Staphylinidae). Часть I. Триба Staphylinini. Ростов-на-Дону: Изд-во РОИПК и ПРО. 27 с.
- Хачиков Э.А. 2005а. Материалы по фауне жуков-стафилинов и мертвоедов (Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae) юга «Европейской» России. В кн.: Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции, том 2. (Нальчик, 4–9 сентября 2005 г.). Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН: 136–142.
- Хачиков Э.А. 2005б. Внутреннее строение гениталий некоторых видов родов *Ocupus* Leach, 1819 и *Tasgius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae) с описанием новых таксонов из рода *Ocupus*. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 1(1): 19–32. DOI: 10.23885/1814-3326-2005-1-1-19-32
- Хачиков Э.А. 2011. Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Dinothenarus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Труды Зоологического института Российской академии наук*. 315(2): 133–142.
- Хачиков Э.А. 2015. Морфология гениталий жуков-стафилинид подтрибы Staphylinina (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) и ее значение для системы этого таксона. *Кавказский энтомологический бюллетень*. 11(2): 287–295. DOI: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-287-295
- Assing V., Schülke M. 2019. The Staphylinidae of Armenia and Nagorno-Karabakh (Coleoptera). *Beiträge zur Entomologie*. 69(1): 91–173. DOI: 10.21248/contrib.entomol.69.1.091-173
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Revised and updated edition. Hydrophiloidea – Staphylinioidea. 2015. Boston: Brill. xxvi + 1702 p.
- Coiffait H. 1964. Note sur les *Ocupus* (sensu lato) avec description de formes nouvelles. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*. 99: 81–106.
- Coiffait H. 1974. Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale II. Sous Famille Staphylinidae. Tribus Philonthini et Staphylinini. *Nouvelle Revue d'Entomologie*. Suppl. 4: 1–593.
- Herman L. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the End of the Second Millennium. IV. Staphylininae Group (part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quedina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Xantholinini - Staphylinidae Incertae Sedis - Fossils, Protactinae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 265: 3021–3839. DOI: 10.1206/0003-0090.265.1.6
- Khachikov E.A. 2013. A new species of the genus *Ocupus* Leach, 1819 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) from the south of Russia. *Russian Entomological Journal*. 22(2): 131–133.
- Khachikov E.A., Shavrin A.V. 2010. Genital structures of some East Palaearctic species of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera, Staphylinidae). *Евразийский энтомологический журнал*. 9(4): 631–640.
- Smetana A. 1965. Zur Kenntnis der Staphylinus- und *Ocupus*-Arten Nordanatoliens (Coleoptera, Staphylinidae). *Reichenbachia*. 5(5): 25–47.
- Solodovnikov A.Yu. 2000. New and little-known species of the genus *Ocupus* Leach in the fauna of the Caucasus (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae). *Zoosystematica Rossica*. 1999. 8(2): 313–328.

Received / Поступила: 4.04.2020

Accepted / Принята: 2.06.2020

Published online / Опубликована онлайн: 6.08.2020

References

- Assing V., Schülke M. 2019. The Staphylinidae of Armenia and Nagorno-Karabakh (Coleoptera). *Beiträge zur Entomologie*. 69(1): 91–173. DOI: 10.21248/contrib.entomol.69.1.091-173
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2/1. Revised and updated edition. Hydrophiloidea – Staphilinoidea. 2015. Boston: Brill. xxvi + 1702 p.
- Coiffait H. 1964. Note sur les *Ocypus* (sensu lato) avec description de formes nouvelles. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*. 99: 81–106.
- Coiffait H. 1974. Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale II. Sous Famille Staphylinidae. Tribus Philonthini et Staphylinini. *Nouvelle Revue d'Entomologie*. Suppl. 4: 1–593.
- Herman L. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the End of the Second Millennium. IV. Staphylininae Group (part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quedina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Xantholinini - Staphylinidae Incertae Sedis - Fossils, Proctactinae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 265: 3021–3839. DOI: 10.1206/0003-0090.265.1.6
- Khachikov E.A. 1997. Materialy k faune zhukov (Coleoptera) Nizhnego Dona i Severnogo Kavkaza. Zhuki-stafilinidy (Staphylinidae). Chast' 1. Triba Staphylinini [Materials to the fauna of beetles (Coleoptera) of the Lower Don and the Northern Caucasus. Rove beetles (Staphylinidae) Part 1. Tribe Staphylinini]. Rostov-on-Don: Rostov Institute of Advanced Training and Retraining of Educators. 27 p. (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). DOI: 10.23885/1814-3326-2005-1-1-19-32
- Khachikov E.A. 2005. Materials on fauna of road beetles and carrion beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae) from the south of "European" Russia. In: Gornye ekosistemy i ikh komponenty. Trudy mezhdunarodnoy konferentsii, tom 2 [Mountain ecosystems and their components. Proceedings of international conference, Vol. 2 (Nalchik, Russia, 4–9 September 2005)]. Nalchik: Kabardino-Balcarian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences: 136–142 (in Russian).
- 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 of the Russian Academy of Sciences*. 315(2): 133–142 (in Russian).
- Khachikov E.A. 2013. A new species of the genus *Ocypus* Leach, 1819 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) from the south of Russia. *Russian Entomological Journal*. 22(2): 131–133.
- Khachikov E.A. 2015. Morphology of genitalia of rove beetles of the subtribe Staphylinina (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae) and its significance for the system of this taxon. *Caucasian Entomological Bulletin*. 11(2): 287–295 (in Russian). DOI: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-287-295
- Kluge N.Yu. 2000. Sovremennaya sistematika nasekomykh. Chast' I. Printsipy sistematiki zhivyykh organizmov i obshchaya sistematika nasekomykh s klassifikatsiyey pervichnobeskrylykh i drevnekrylykh [Modern systematics of insects. Part I. Principles of systematics of living organisms and general system of insects with classification of primary wingless and palepterous insects]. St Petersburg: Lan'. 336 p. (in Russian).
- Rasnitsyn A.P. 2008. Theoretical foundation of evolutionary biology. In: Vvedenie v paleontologiyu [Introduction in Paleontology]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.: 6–79 (in Russian).
- Simpson G.G. 2006. Printsipy taxonomii zhivotnykh [Principles of animal taxonomy]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 293 p. (in Russian).
- Smetana A. 1965. Zur Kenntnis der Staphylinus- und Ocypus-Arten Nordanatoliens (Coleoptera, Staphylinidae). *Reichenbachia*. 5(5): 25–47.
- Solodovnikov A.Yu. 1998. Fauna of staphylinids (Coleoptera, Staphylinidae) of the Northwestern Caucasus. Subfamilies Staphylininae, Xantholininae, Paederinae, Steninae, and Oxyporinae. *Entomological Review*. 78(3): 323–342.
- Solodovnikov A.Yu. 2000. New and little-known species of the genus *Ocypus* Leach in the fauna of the Caucasus (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae). *Zoosystematica Rossica*. 1999. 8(2): 313–328.
- Tikhomirova A.L. 1973. Morfoecologicheskie osobennosti i filogenez stafilinid (s katalogom fauny SSSR) [Morphoecological features and phylogenesis of the fauna of staphylinids (with the catalogue of the fauna of the USSR)]. Moscow: Nauka. 190 p. (in Russian).
- Zamotajlov A.S. 2002. Inferring phylogenetic system of the carabid subfamily Pathrobinae (Coleoptera, Carabidae). In: Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo. Vyp. 55(1) [Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 55(1)]. St Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences: 3–145 (in Russian).