

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОНСТРУКЦИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ *Asilinae* И *Stichopogoninae* (Diptera, Asilidae) НА ОСНОВЕ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОВ 16S И 12S рДНК И ЯДЕРНОГО 18S рДНК

© 2020 г. Т. В. Галинская<sup>1,2, \*</sup>, Д. М. Астахов<sup>3</sup>, Е. А. Прописцова<sup>1</sup>, В. А. Горин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup>Всероссийский центр карантина растений, Московская область, Раменский район, пос. Быково, 140150 Россия

<sup>3</sup>Институт естественных наук, Волгоградский государственный университет, Волгоград, 400062 Россия

\*e-mail: nuha1313@gmail.com

Поступила в редакцию 12.09.2019 г.

После доработки 03.10.2019 г.

Принята к публикации 26.11.2019 г.

В работе рассматриваются филогенетические отношения подсемейств *Asilinae* и *Stichopogoninae*, а также реконструирована филогения подсемейства *Asilinae* и некоторых родов подсемейства *Stichopogoninae* на основе молекулярных данных. Показано систематическое положение родов *Eremodromus* Zimin, 1926; *Pamponerus* Loew, 1849; *Antipalus* Loew, 1849; *Erax* Scopoli, 1763; *Leleyellus* Lehr, 1995; *Filiolus* Lehr, 1967; *Neomochtherus* Osten-Sacken, 1878; *Aneomochtherus* Lehr, 1996; *Dysmachus* Loew, 1860; *Polysarca* Schiner, 1866 и выявлена взаимосвязь между ними на основе молекулярно-генетических данных. Также в анализ включены некоторые представители подсемейств *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*.

**Ключевые слова:** ктыри, Asilidae, систематика, филогения.

DOI: 10.31857/S0016675820080044

Семейство ктырей, Asilidae (Diptera, Orthoptera), насчитывает более 7500 видов [1] и является одним из наиболее крупных в отряде Diptera. Размер ктырей может быть разнообразным – от 5 до 60 мм [2]. Ктыри являются активными хищниками и могут обитать в одном типе экосистем или в двух и более типах растительных сообществ [3–10].

В ходе настоящей работы впервые проведен молекулярно-генетический анализ ряда малоизвестных палеарктических видов из подсемейств *Asilinae*, *Stichopogoninae*, *Dasypogoninae* и *Leptogastrinae*. Особый интерес представляет и положение рода *Molobratia* Hull, 1958 в семействе Asilidae. Также были рассмотрены палеарктические представители трибы Asilini Latreille, 1802 (*Polysarca neptis* Loew, 1873).

На настоящий момент существует несколько точек зрения на местоположение рода *Molobratia* Hull, 1958 в составе семейства Asilidae. Геллер-Гримм [11] и Диков [2, 12] рассматривают этот род в составе подсемейства *Dasypogoninae*. Галл [13] рассмотрел род *Molobratia* Hull в составе трибы Dioctriini. Лер повысил статус трибы Dioctriini до подсемейства Dioctriinae и выделил в его составе отдельную трибу Molobratini [14–16]. Наряду с

родом *Molobratia* нами включен в анализ типовой род подсемейства *Dasypogon* Meigen, 1803 (*Dasypogon diadema* (Fabricius, 1781)) и представители еще двух интересных родов *Leptarthrus* Stephens, 1829 и *Pegesimallus* Loew, 1858 (*Leptarthrus brevirostris* (Meigen, 1804) и *Pegesimallus mesasiaticus* (Lehr, 1958)). По последним данным род *Pegesimallus* относится к трибе Megarodini и подтрибе Lagodiina Paravogro, 1975 [2]. Ситуация с таксономической принадлежностью рода *Leptarthrus* также не является простой. Лер [17] и Геллер-Гримм [11] рассматривают этот род в составе подсемейства *Dasypogoninae*. Причем Лер помещает род в трибу Isorogonini [17]. По самым последним исследованиям Дикова род рассматривается в составе подсемейства Brachyhopalinae, причем систематическое положение рода остается невыясненным [2]. Несмотря на то что ранее уже были получены молекулярно-генетические данные *Dasypogon diadema* Fabricius, *Molobratia teutonius* (Linnaeus, 1776) и *Leptarthrus brevirostris* (Meigen, 1804), исследование представителей этих видов с территории России позволит лучше понять их популяционную структуру.

### Филогения подсемейства *Asilinae*

Триба *Asilini* Latreille, 1802 по последним данным [2] включает в себя только один род *Asilus* Linnaeus, 1758. Лер [6] в трибу *Asilini* помещает роды группы *satanas* (*Satanas* Jacobson, 1908; *Polysarca* Schiner, 1866 и *Eremonotus* Theodor, 1980) и группы *asilus* (*Asilus* Linnaeus, 1758; *Asiloephesus* Lehr, 1992; *Eccoctopus* Loew, 1860; *Esatanas* Lehr, 1986; *Polysarcodes* Paramonov, 1937 и *Reminasus* Lehr, 1979). По особенностям строения генитальных комплексов самцов виды из группы *satanas* он сближает с представителями трибы *Neomochtherini*, а группы *asilus* — с представителями трибы *Machimini* [6].

Триба *Apocleini* Paravego, 1973 установлена Диковым и включает в себя роды *Apoclea* Macquart, 1838; *Megaphorus* Bigot, 1857; *Philodicus* Loew, 1848 и *Promachus* Loew, 1848 [2]. Лер [6] рассматривает ее как подсемейство *Apocleinae* Lehr, 1969, включая в нее следующие палеарктические роды: *Apoclea*, *Philodicus*, *Polyphonus* и *Promachus*.

Триба *Machimini* по Дикову включает только один род *Machimus* Loew, 1849 [2]. Лер при описании трибы [2, 18] помещает в ее состав *Machimus* Loew; *Tolmerus* Loew, 1849; *Ktyrimisca* Lehr, 1967; *Antiphrius* Loew, 1849; *Odus* Lehr, 1986; *Conosiphon* Becker, 1923; *Trichomachimus* Engel, 1934; *Eutolmus* Loew, 1848; *Machiremisca* Lehr, 1996; *Kursenkoiellus* Lehr, 1995; *Prolatifoceps* Martin, 1975 и *Reburus* Daniels, 1987. Выделенные Лером роды *Neopitriptus* Lehr, 1992 и *Odus* Lehr, 1986 [19–21], по-видимому, также должны рассматриваться в составе трибы *Machimini*.

По последним данным [2, 12] триба *Neomochtherini* включает только два рода — *Neomochtherus* Osten-Sacken, 1887 и *Afromochtherus* Lehr, 1996 и в работе [2] Диков указывает, что включенный в трибу Лером род *Dysmachus* не может быть помещен в какую-либо из существующих современных триб подсемейства *Asilinae*. Лер [6] выделяет в составе трибы три группы родов: *pamponerus*, *neomochtherus*, *aneomochtherus*. В группу *pamponerus* он включает 12 родов: *Pamponerus* Loew, 1849; *Antipalus* Loew, 1849; *Didymachus* Lehr, 1996; *Dystolmus* Lehr, 1996; *Echthistus* Loew, 1849; *Erax* Scopoli, 1763; *Erebunus* V. Richter, 1966; *Minicatus* Lehr, 1992; *Oldroydiana* Lehr, 1996; *Paramochtherus* Theodor, 1980; *Phileris* Tsacas et Weinberg, 1976 и *Stilpnogaster* Loew, 1849. В группе *neomochtherus* — пять родов: *Neomochtherus* Osten-Sacken, 1878; *Afromochtherus* Lehr, 1996; *Leleyellus* Lehr, 1995; *Pashitshenkoa* Lehr, 1995 и *Tsacasiella* Lehr, 1996. Группа *aneomochtherus* включает семь родов: *Aneomochtherus* Lehr, 1996; *Cerdistus* Loew, 1849; *Dysmachus* Loew, 1860; *Filiolus* Lehr, 1967; *Premochtherus* Lehr, 1996; *Turkiella* Lehr, 1996 и *Ujguricola* Lehr, 1970. В наш анализ вовлечены представители каждой из групп родов.

Триба *Philonicini* Lehr, 1996 по Дикову [2], в состав этой трибы может быть включен только один

род *Philonicus* Loew, 1849. Лер в составе трибы рассматривает пять родов: *Philonicus* Loew; *Eremisca* Hull; *Etrurus* Lehr, 1992; *Mercuriana* Lehr, 1988 и *Afroepitriptus* Lehr [6].

Из подсемейства *Asilinae* в анализ включены роды *Pamponerus*, *Antipalus*, *Erax*, *Leleyellus*, *Filiolus*, *Neomochtherus*, *Aneomochtherus*, *Dysmachus*, *Polysarca*, *Satanas*. При этом особое внимание нами уделено представителям сложной в таксономическом плане трибы *Neomochtherini* (*Pamponerus*, *Antipalus*, *Erax*, *Aneomochtherus*, *Leleyellus*, *Filiolus*, *Didymachus*, *Neomochtherus*, *Dysmachus*).

### Филогения подсемейства *Stichopogoninae*

Кроме рода *Eremodromus* Zimin, в настоящий анализ также вовлечены три вида рода *Stichopogon* Loew, 1847 (*Stichopogon barbistrellus* Loew, 1854; *Stichopogon scaliger* Loew, 1847 и *Stichopogon tridactylophagus* Lehr, 1975), а также один вид из рода *Lasiopogon* Loew, 1847 (*Lasiopogon cinctus* (Fabricius, 1781)).

Представители всех трех родов имеют хорошо выраженную экологическую приуроченность. Представители рода *Lasiopogon* Loew приурочены к долинам рек [22]. Представители рода *Stichopogon* Loew обитают в различных ландшафтах (берега рек, солончаки, различные типы песков, а также глинистые и щебнистые пустыни) [22–24]. В структуре рода *Stichopogon* Loew выделяют три филогенетические группы [22]:

1. Группа *nigritta* (*Stichopogon malkovskii* (Lehr, 1964), *Stichopogon nigritus* (Paramonov, 1930), *Stichopogon pholipteron* V. Richter, 1973). У представителей этой группы отсутствуют хохолки на латеральных пластинках яйцекладов самок. Представители этой своеобразной группы в настоящий анализ включены не были.

2. Группа *barbistrellus* (*Stichopogon albofasciatus* (Meigen, 1820); *Stichopogon barbistrellus* Loew, 1854; *Stichopogon elegantulus* (Wiedemann, 1820); *Stichopogon inaequalis* Loew, 1847; *Stichopogon parvipulvillatus* Lehr, 1975; *Stichopogon rivulorum* Lehr, 1975; *Stichopogon selenginus* Lehr, 1848; *Stichopogon tridactylophagus* Lehr, 1975). Из этой группы мы включили в анализ два вида *Stichopogon tridactylophagus* Lehr, 1975 и *Stichopogon barbistrellus* Loew, 1854.

3. Группа *scaliger* (*Stichopogon ammophilus* Lehr, 1975; *Stichopogon aurigerum* Lehr, 1984; *Stichopogon chrysostoma* Schiner, 1867; *Stichopogon kerzhneri* Lehr, 1975; *Stichopogon scaliger* Loew, 1847). Из этой группы в анализ нами включен *Stichopogon scaliger* Loew.

Целью работы была реконструкция филогении триб подсемейства *Asilinae*, с особым вниманием к трибе *Neomochtherini*, а также понимание положения рода *Eremodromus* Zimin в составе подсемейства *Stichopogoninae*. Нами также предпринята попытка выяснить систематическое положение родов *Aneo-*

**Таблица 1.** Праймеры и температурные профили ПЦР для амплификации участков генов 12S, 18S, 16S

Ген	Название праймера	Последовательность праймера (5'–3')	Направленность праймера	Источник
16S	16Sf-Su	CGCCTGTTTAACAAAAACAT	Прямой	Su et al., 2016
	16Sr-Su	TGAACCTCAGATCATGTAAGAAA	Обратный	То же
12S	DRMT2279N	GTCATTCTAGATACACTTTCCAGTAC	Прямой	Jenkins et al., 1996
	DRMT1653S	GGTGCCAGCAGTCGCGGTTA	Обратный	То же
18S	Asilidae_18S_3_A2.0	ATGGTTGCAAAGCTGAAAC	Прямой	Giribet et al., 1996
	Asilidae_18S_3_9R	GATCCTTCCGCAGGTTACCTAC	Обратный	То же

*mochtherus* Lehr, *Neomochtherus* Osten-Sacken, *Filiolus* Lehr, *Cerdistus* Loew и *Dymachus* Loew, основываясь на молекулярных данных.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

ДНК была выделена из одной ноги насекомого с помощью метода выделения, описанного Галинской с соавт. [25].

ПЦР была проведена с использованием праймеров, представленных в табл. 1.

Для ПЦР был использован набор Screen-Mix (ЗАО Евроген). Реакция проводилась в объеме 25 мкл. Температурный профиль реакции: начальная денатурация 3 мин при 94°C; 35 циклов, каждый включает 1 мин при 94°C, 1 мин при 50°C, 1 мин 30 с при 72°C; финальная элонгация 5 мин при 72°C.

Продукты амплификации были визуализированы с помощью электрофореза в 1%-ном агарозном геле с применением EtBr.

Секвенирование было проведено с прямого и обратного праймеров с помощью секвенатора ABI Prism 3130 Ч 1 (Applied Biosystems, США), с использованием Big Dye™ Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems).

Материал, включенный в анализ, представлен в табл. 2.

Нуклеотидные последовательности были первично выравнены в программе MAFFT v. 6 [26], с применением настроек по умолчанию, после чего выравнивание было проверено вручную в программе BioEdit 7.0.5.2 [27] и немного откорректировано. Последовательности 16S рДНК, 12S рДНК и 18S рДНК были выравнены по отдельности и затем совмещены в единое выравнивание, разделенное на партии, для дальнейшего анализа.

С помощью программы MODELTEST v. 3.6 [28] мы подобрали оптимальные эволюционные модели замен для выравнивания каждого гена. Наиболее подходящими моделями и для Байесова анализа (BI), и для анализа максимального правдоподобия (ML) согласно информационному

критерию Акаике (AIC) получились GTR + I + G, GTR + G и JC модели для 16S рДНК, 12S рДНК и 18S рДНК соответственно.

Мы проанализировали как каждый ген по отдельности, так и объединенное выравнивание всех генов вместе. Байесов анализ проводили в программе MrBayes v. 3.2.6 [29]. Было проведено пять независимых MCMC запусков и 1000 деревьев были отброшены на стадии “burn-in”. Сходимость запусков была проверена путем изучения графиков вероятности в программе TRACER v. 1.6 [30]; эффективные размеры выборки (ESS) всегда были выше 200. Поддержка узлов была оценена путем расчета апостериорных вероятностей (BIPP).

Для построения филогении с применением метода максимального правдоподобия (ML), реализованного на веб-сервере RAxML [31], были использованы те же модели нуклеотидных замен, что и в байесовом анализе. Поддержка узлов была оценена с помощью непараметрического бутстреп-метода (MLBS) с 1000 псевдорепликами [32].

Мы рассматривали узлы дерева со значением апостериорных вероятностей (BIPP) выше 0.95 и со значением бутстреп-поддержек (MLBS) выше 75% как узлы с высокой достоверностью; в то время как значения BIPP между 0.95 и 0.90 и значения MLBS между 75 и 50% рассматривались нами как узлы со средней вероятностью. Более низкие значения указывали на практически неразрешенные узлы [33].

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Совмещенное выравнивание по трем генам содержало 1587 позиций (16S рДНК с 417 позициями, 12S рДНК с 454 позициями, 18S рДНК с 716 позициями). В окончательном выравнивании по трем генам 985 позиций были консервативными и 602 – вариативными. Выравнивание гена 16S рДНК выявило 203 консервативные позиции и 214 вариативных, гена 12S рДНК – 206 консервативных позиций и 248 вариативных; гена 18S рДНК – 572 консервативные позиции и 144 вариативных.

Таблица 2. Материал, использованный для молекулярного анализа

Номер пробы	Вид	Этикетка	номер сиквенса в ГенБанке			Источник
			Ген 12S	Ген 16S	Ген 18S	
DNA_2019_2	<i>Ranrolerus gertanicus</i> Linnaeus	Беларусь, Витебская обл., Сенненский р-н, 1.3 км В д. Щитовка, опушка смеш. леса, край низинного болота, светоловушка, 54.87362° N, 30.40294° E, 06.VI.2017, 1♂ (Е.А. Держинский)	MN417773	MN417790	—	Оригинальные данные
DNA_2019_3	<i>Aneomochtherus flavipes</i> Meigen	Россия, Республика Дагестан, Ногайский р-н, село Терекли-Мектеб, 19–21.VII.2017, 1♂ (Е.В. Ильина)	MN417774	MN417791	MN417757	То же
DNA_2019_4	<i>Antipalus varipes</i> Meigen	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. х. Байбаев, прав. бер. р. Дон, луг, 49°10.719' N, 44°00.790' E, 18.VI.2017, 1♀ (Д.М. Астахов)	MN417775	MN417792	—	»
DNA_2019_5	<i>Erax barbatus</i> Scopoli	Россия, Саратовская обл., Саратовский р-н, 4 км ЮВ с. Рыбушка, 51°14.58' N, 45°29.93' E, 1.V.2017, 1♀ (И.А. Забалуев)	MN417776	MN417793	MN417758	»
DNA_2019_6	<i>Leleyllus eulabes</i> Loew	Узбекистан, Кашкарарьинская обл., Дехканабадский р-н, глинистая пустыня, цвет. западки, 38.419740° N, 66.441090° E, 11.V.2015, 1♀ (К.Г. Самарцев)	MN417777	MN417794	—	»
DNA_2019_7	<i>Leleyllus eulabes</i> Loew	Узбекистан, Кашкарарьинская обл., Дехканабадский р-н, глинистая пустыня, цвет. западки, 38.419740° N, 66.441090° E, 11.V.2015, 1♂ (К.Г. Самарцев)	MN417778	MN417795	—	»
DNA_2019_8	<i>Filolius graminicola</i> Lehr	Казахстан, Мангистауская обл., окр. села Бейнеу, плато Устюрт, 45°26.160' N, 55°22.015' E, 05.VI.2017, 1♂ (Д.М. Астахов)	MN417779	MN417796	MN417759	»

Таблица 2. Продолжение

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген			Источник
			12S	16S	18S	
DNA_2019_9	<i>Neomochtherus perplexus</i> Becker	Astrakhan prov., Limansky distr., 7 km SE Promyslovka, 45°67.39' N, 47°23.80' E, 4–5.VI.2016, 1 ♂ (К.А. Гребенников)	MN417780	MN417797	MN417760	Оригинальные данные
DNA_2019_10	<i>Molobratia teutonius</i> Linnaeus	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. хутора Хмельской, прав. бер. р. Дон, меловые горы, 49°11'15.90" N, 43°47'49.29" E, 9.VI.2016, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	—	MN417798	—	То же
DNA_2019_13	<i>Leptarthrus brevirostris</i> Meigen	Карачаево-Черкесия, окр. п. Архыз, оз. Малая Запятая, околводн. раст-ть, 2219 мн. у. м., 43°28.381' N, 41°13.864' E, 7.VIII.2016, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	—	MN417799	MN417761	»
DNA_2019_14	<i>Pegesimallus mesasiaticus</i> Lehr	Астраханская обл., возле курорта Тинаки-2, пески, берег Волги, 9–10.VII.2016, 1 ♀ (Е.В. Ильина)	MN417781	MN417800	—	»
DNA_2019_15	<i>Stichopogon tridactylus</i> phagus Lehr	Дагестан, бархан Сарыкум, 43°00.76' N, 47°14.017' E, 4–5.VII.2015, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	MN417782	—	MN417762	»
DNA_2019_16	<i>Stichopogon tridactylus</i> phagus Lehr	Дагестан, бархан Сарыкум, 43°00.76' N, 47°14.017' E, 4–5.VII.2015, 1 ♂ (Д.М. Астахов)	—	—	MN417763	»
DNA_2019_18	<i>Didymachus picipes</i> Meigen	Мордовия, Темниковский район, Мордовский заповедник, кв. 434, 5.VI.2015, 1 ♂ (А.Б. Ручин)	—	—	MN417764	»
DNA_2019_19	<i>Neomochtherus caspicus</i> V. Richter	Дагестан, Магарамкентский р-н, 2 км NW Гильяр, Самур, 41°57.47' N, 48°24.42' E, 9.VI.2017, 1 ♂ (К.А. Гребенников)	MN417783	MN417801	MN417765	»
DNA_2019_20	<i>Dysmachus dasyproctus</i> Loew	Дагестан, Дербентский р-н, 4 км W Музаим, 41°90.77' N, 48°23.37' E, 10–13.VI.2017, 1 ♂ (К.А. Гребенников)	MN417784	MN417802	MN417766	»

Таблица 2. Продолжение

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген 12S	Ген 16S	Ген 18S	Источник
			номер сиквенса в ГенБанке			
DNA_2019_21	<i>Polysarga pepsis</i> Loew	Astrakhan prov., Enotaeysky distr., W Volzhsky, 46°9663' N, 47°5254' E, 26–28.V.2016, 1 ♀ (К.А. Гребенников)	MN417785	–	–	Оригинальные данные
DNA_2019_23	<i>Neotamias sylvaticus</i> Loew	Санкт-Петербург, парк “Сосновка”, 26.VI.2013, 1 ♂ (А.В. Ковалев)	–	MN417803	–	То же
DNA_2019_25	<i>Stichopogon scaliger</i> Loew	Волгоградская обл., Октябрьский р-н, окр. хутора Васильевка, степь, 04.VIII.2012, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	MN417786	–	–	»
DNA_2019_26	<i>Stichopogon scaliger</i> Loew	Волгоградская обл., Октябрьский р-н, окр. хутора Васильевка, степь, 04.VIII.2012, 1 ♂ (Д.М. Астахов)	MN417787	–	MN417767	»
DNA_2019_27	<i>Stichopogon barbistrellus</i> Loew	Астраханская обл., окр. села Досанг, пески, 26–29.VII.2012, 1 ♂ (Д.М. Астахов)	MN417788	–	MN417768	»
DNA_2019_28	<i>Eremodromus gracilis</i> Paramonov	Астраханская обл., окр. села Досанг, пески, 26–29.VII.2012, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	–	–	MN417769	»
DNA_2019_29	<i>Euscelidia pallasi</i> Wiedemann	Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. села Дьяковка, степь, 25–28.VI.2012, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	–	MN417804	MN417770	»
DNA_2019_30	<i>Leptogaster cylindrica</i> De Geer	Волгоградская обл., окр. хутора Большенабаговский, степь, 13.VI.2015, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	–	MN417805	MN417771	»
DNA_2019_31	<i>Leptogaster stackelbergi</i> Lehr	Волгоградская обл., Калачевский р-н, окр. хутора Логовский, степь, 4.VI.2012, 1 ♀ (Д.М. Астахов)	MN417789	MN417806	MN417772	»
DNA_2019_32	<i>Leptogaster stackelbergi</i> Lehr	Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. села Дьяковка, степь, 26–28.VI.2012, 1 ♂ (Д.М. Астахов)	–	MN417807	–	»

Таблица 2. Продолжение

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген 12S		Ген 16S		Ген 18S		Источник
			номер	сиквенса в ГенБанке	номер	сиквенса в ГенБанке	номер	сиквенса в ГенБанке	
DMA_2017_1	<i>Stenopogon sabaudus</i> Fabricius, 1794	Volgograd oblast: Volgograd, Kirov district, village Sasha Chekalin, steppe, 20.VI.2015, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014789	MH036006	MH013217			Оригинальные данные	
DMA_2	<i>Stenopogon sabaudus</i> Fabricius, 1794	Volgograd oblast: Volgograd, Kirov district, village Sasha Chekalin, steppe, 20.VI.2015, 1♂ (D.M. Astakhov)	MH014790	MH036007	MH013218			То же	
DMA_6	<i>Echthistus rufinervis</i> (Meigen, 1820)	Volgograd oblast: Serafimovichsky district, neighborhood of Novoaleksandrovka farm, steppe, 6.VI.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014791	MH036008	—			»	
DMA_7	<i>Echthistus rufinervis</i> (Meigen, 1820)	Volgograd oblast: serafimovichsky district, neighborhood of Novoaleksandrovka farm, steppe, 6.VI.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036009	MH013219			»	
DMA_8	<i>Neopeiriptus setosulus</i> (Zeller, 1840)	Volgograd oblast: Ilovinsky district, farm Baybayev, steppe, left bank of River Don, 15.VI.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014792	—	—			»	
DMA_9	<i>Neopeiriptus setosulus</i> (Zeller, 1840)	Volgograd oblast: Ilovinsky district, farm Baybayev, steppe, left bank of River Don, 15.VI.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036010	—			»	
DMA_10	<i>Antiphriusson mongolicus eryopix</i> Lehr, 1972	Astrakhan oblast: Dosang village, bush desert, 26–29.VII.2012, 1♂ (D.M. Astakhov)	MH014793	MH036011	—			»	
DMA_11	<i>Cerdistus graminicola</i> Lehr, 1967	Volgograd oblast: Volgograd, Kirov district, village Sasha Chekalin, steppe, 20.VI.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036012	MH013220			»	
DMA_12	<i>Cerdistus graminicola</i> Lehr, 1967	Volgograd oblast: Volgograd, Kirov district, village Sasha Chekalin, steppe, 20.VI.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014794	MH036013	MH013221			»	
DMA_14	<i>Philodicus ponticus</i> (Bigot, 1880)	Astrakhan oblast: Dosang village, sands, 26–29.VII.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014795	MH036014	MH013222			»	

Таблица 2. Продолжение

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген 12S		Ген 16S		Ген 18S		Источник
			номер	номер сиквенса в ГенБанке	номер сиквенса в ГенБанке	номер сиквенса в ГенБанке	номер сиквенса в ГенБанке	номер сиквенса в ГенБанке	
DMA_15	<i>Albicoma kaptshagaica</i> Lehr, 1986	Astrakhan oblast: overgrown sands, 5.V.2013, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	МН036015	—	—	—	—	Оригинальные данные
DMA_16	<i>Albicoma kaptshagaica</i> Lehr, 1986	Astrakhan oblast: overgrown sands, 5.V.2013, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014796	МН036016	МН013223	—	—	—	То же
DMA_19	<i>Dymachus cochleatus</i> (Loew, 1854)	Volgograd oblast: Kalachov district, farm Logovsky, steppe, 4.VI.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014797	МН036017	МН013224	—	—	—	»
DMA_20	<i>Dymachus cochleatus</i> (Loew, 1854)	Volgograd oblast: Kalachov district, farm Logovsky, steppe, 4.VI.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014798	МН036018	—	—	—	—	»
DMA_21	<i>Odus elachypteryx</i> (Loew, 1871)	Astrakhan oblast: village Enotaevka, steppe, 23–25.VII.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014799	МН036019	—	—	—	—	»
DMA_22	<i>Odus elachypteryx</i> (Loew, 1871)	Astrakhan oblast: village Enotaevka, steppe, 23–25.VII.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014800	МН036020	—	—	—	—	»
DMA_25	<i>Eremisca vernalis</i> Zinovjeva, 1956	Astrakhan oblast: Dosang village, sands, 2.V.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	МН036021	—	—	—	—	»
DMA_26	<i>Eremisca vernalis</i> Zinovjeva, 1956	Astrakhan oblast: Dosang village, sands, 2.V.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014801	МН036022	—	—	—	—	»
DMA_27	<i>Dymachus stylifer</i> (Loew, 1854)	Volgograd oblast: Oktyabrsky district, village Vasilyevka, fescue-feather grass steppe (lake shore), 6.VI.2012, 1♂ (D.M. Astakhov)	—	МН036023	—	—	—	—	»
DMA_28	<i>Machimus gonatistes</i> (Zeller, 1840)	Dagestan: Kumtorkalinsky district, barkhan Sarykum, 4.VII.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014802	МН036024	—	—	—	—	»
DMA_29	<i>Machimus gonatistes</i> (Zeller, 1840)	Dagestan: Kumtorkalinsky district, barkhan Sarykum, 4.VII.2015, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	МН014803	МН036025	—	—	—	—	»



Таблица 2. Продолжение

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген 12S	Ген 16S	Ген 18S	Источник
			номер сиквенса в ГенБанке			
DMA_30	<i>Dytachus fuscipennis</i> (Meigen, 1820)	Saratov oblast: national park "Khalynsky", meadow steppe, 21.VI.2012, 1♂, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014804	MH036026	—	Оригинальные данные
DMA_32	<i>Philonicus albiceps</i> (Meigen, 1820)	Volgograd oblast: Serafimovichsky district, neighborhood of Novoaleksandrovka farm, steppe, 6.VI.2015, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036027	—	То же
DMA_33	<i>Philonicus albiceps</i> (Meigen, 1820)	Dagestan: Kumtorkalinsky district, barkhan Sarykum, 4.VII.2015, 1♂ (D.M. Astakhov)	—	MH036028	—	»
DMA_34	<i>Astochia caspica</i> Hermann, 1917	Dagestan: Kumtorkalinsky district, barkhan Sarykum, 4.VII.2015, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036029	—	»
DMA_35	<i>Eutolmus sedakoffii</i> Loew, 1854	Saratov oblast: Krasnokutsky district, village Dyakovka, mixed-fescue-feather grass steppe, 25.VI.2012, 1♀ (D.M. Astakhov)	—	MH036030	—	»
DMA_46	<i>Polysarca nepis</i> Loew, 1873	Astrakhan oblast: Dosang village, sands, 7.V.2016, 1♀ (D.M. Astakhov)	MH014805	MH036031	—	»
DMA_47	<i>Polysarca nepis</i> Loew, 1873	Kazakhstan. Atyrau region: neighborhood of Isatai, 2.V.2016, 1♂ (D.M. Astakhov)	MH014806	MH036032	—	»
DMA_55	<i>Astochia caspica</i> Hermann, 1917	Dagestan: Kumtorkalinsky district, barkhan Sarykum, 4–5.VII.2015, 1♂ (D.M. Astakhov)	—	MH036033	—	»

Таблица 2. Окончание

Номер пробы	Вид	Этикетка	Ген 12S	Ген 16S	Ген 18S	Источник
			номер сиквенса в ГенБанке			
DMA_56	<i>Machimus rusticus</i> (Meigen, 1820)	Volgograd oblast: Oktyabrsky district, village Vasilyevka, fescue-feather grass steppe (lake shore), 6.VI.2012, 1♂ (D.M. Astakhov)	MH014807	MH036034	—	Оригинальные данные
	<i>Machimus</i> sp.		—	AУ325010.1	AУ325041.1	ГенБанк
	<i>Proctacanthus nearno</i> Martin, 1962		—	AУ325009.1	AУ325040.1	То же
	<i>Efferia nemoralis</i> (Hine, 1911)		—	AУ325008.1	AУ325039.1	»
	<i>Promachus</i> sp.		—	AУ324985.1	AУ325016.1	»
	<i>Promachus bastardii</i> (Macquart, 1838)		—	AУ324984.1	AУ325015.1	»
	<i>Asilus crabroniformis</i> Linnaeus, 1758		KC177475.1	KC177451.1	KC177289.1	»
	<i>Cerdistus</i> sp.			AF456850.1	—	»
	<i>Satanas</i> sp.		KT225300.1	—	—	»
	<i>Leptogaster longicauda</i> Hermann, 1917		KT225296.1	—	—	»
	<i>Leptogaster flavipes</i> Loew, 1862		—	KM878927.1	KM879001.1	»
	<i>Leptogaster</i> sp.		—	AУ325003.1	AУ325034.1	»
	<i>Psilonyx annulatus</i> (Say, 1823)		—	AУ325012.1	AУ325043.1	»
	<i>Stenopogon martini</i> Bromley, 1937		—	AУ325013.1	AУ325044.1	»

Примечание. Черта — нет данных.

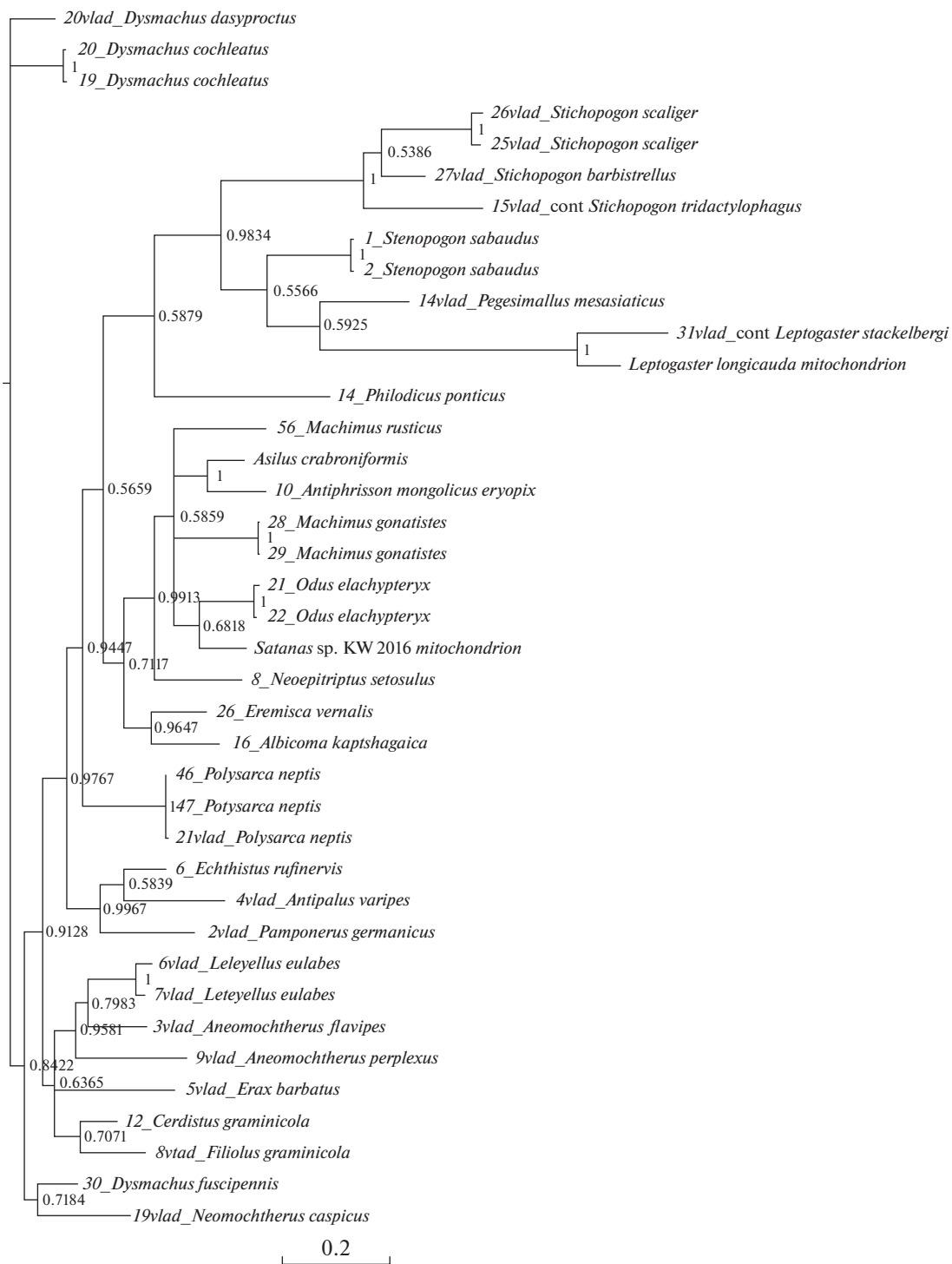


Рис. 1. Байесово дерево, построенное на основании последовательностей гена 12S. Байесовы постериорные вероятности указаны на узлах.

На полученных деревьях (рис. 1–8) хорошо заметно объединение видов подсемейства Asilinae по трибам Neomochtherini (*Pamponerus* Loew, *Antipalus* Loew, *Erax* Scopoli, *Leleyellus* Lehr, *Filiolus* Lehr, *Neomochtherus* Osten-Sacken, *Aneomochtherus*

Lehr, *Dismachus* Loew), Machimini (*Machimus* Loew, *Neopitrius* Lehr, *Antiphriusson* Loew и *Odus* Lehr) и Philonicini (*Philonicus* Loew, *Eremisca* Hull). Вызывает вопросы положение вида *Neoitamus cyanurus*, требуется работа с дополнительным мате-

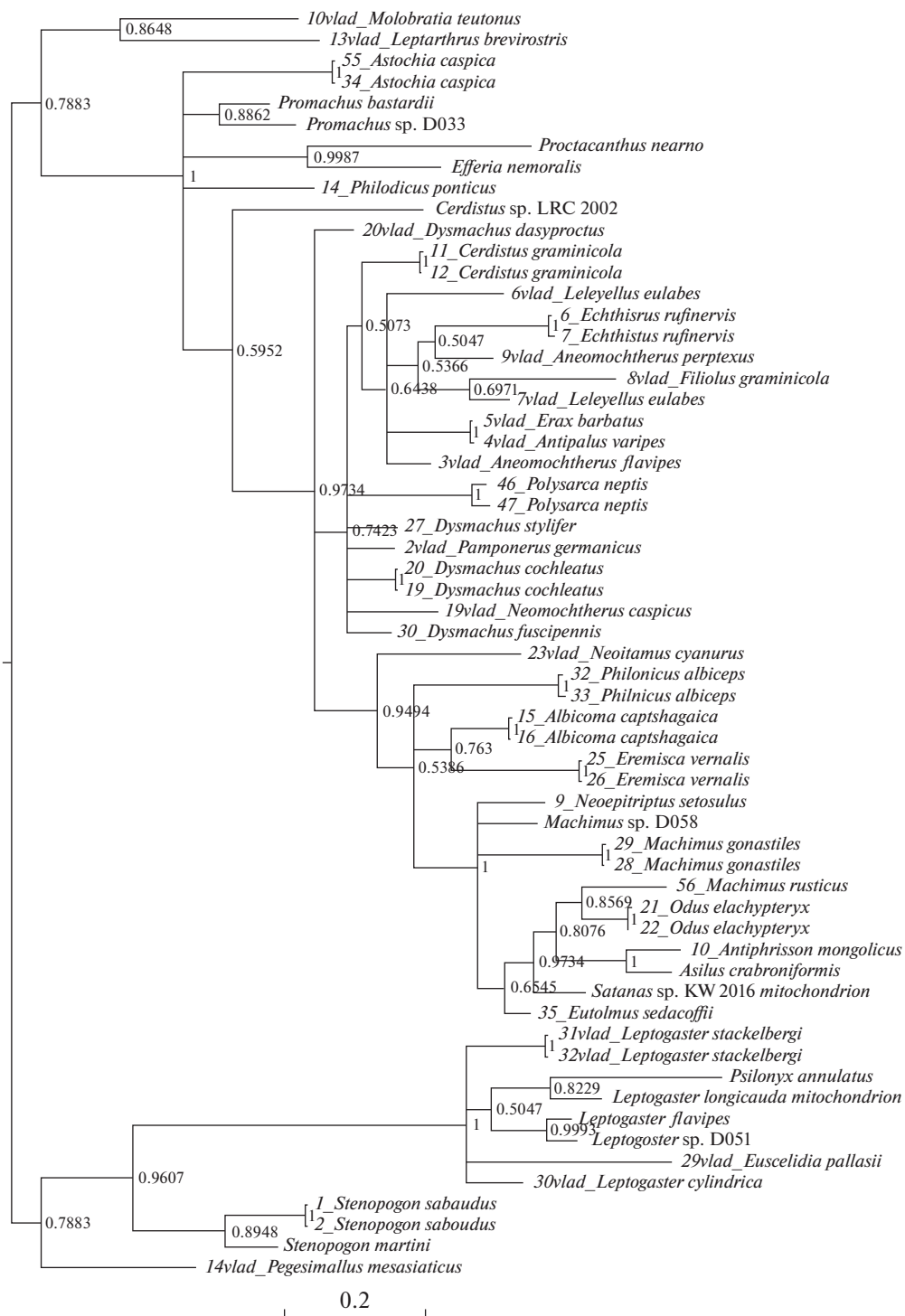


Рис. 2. Байесово дерево, построенное на основании последовательностей гена 16S. Байесовы постериорные вероятности указаны на узлах.

риалом, чтобы понять положение рода *Neoitamus* в составе подсемейства Asilinae.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Появление дополнительного материала по подсемейству Stichorogoninae позволило по-новому взглянуть на его филогению. Исключитель-

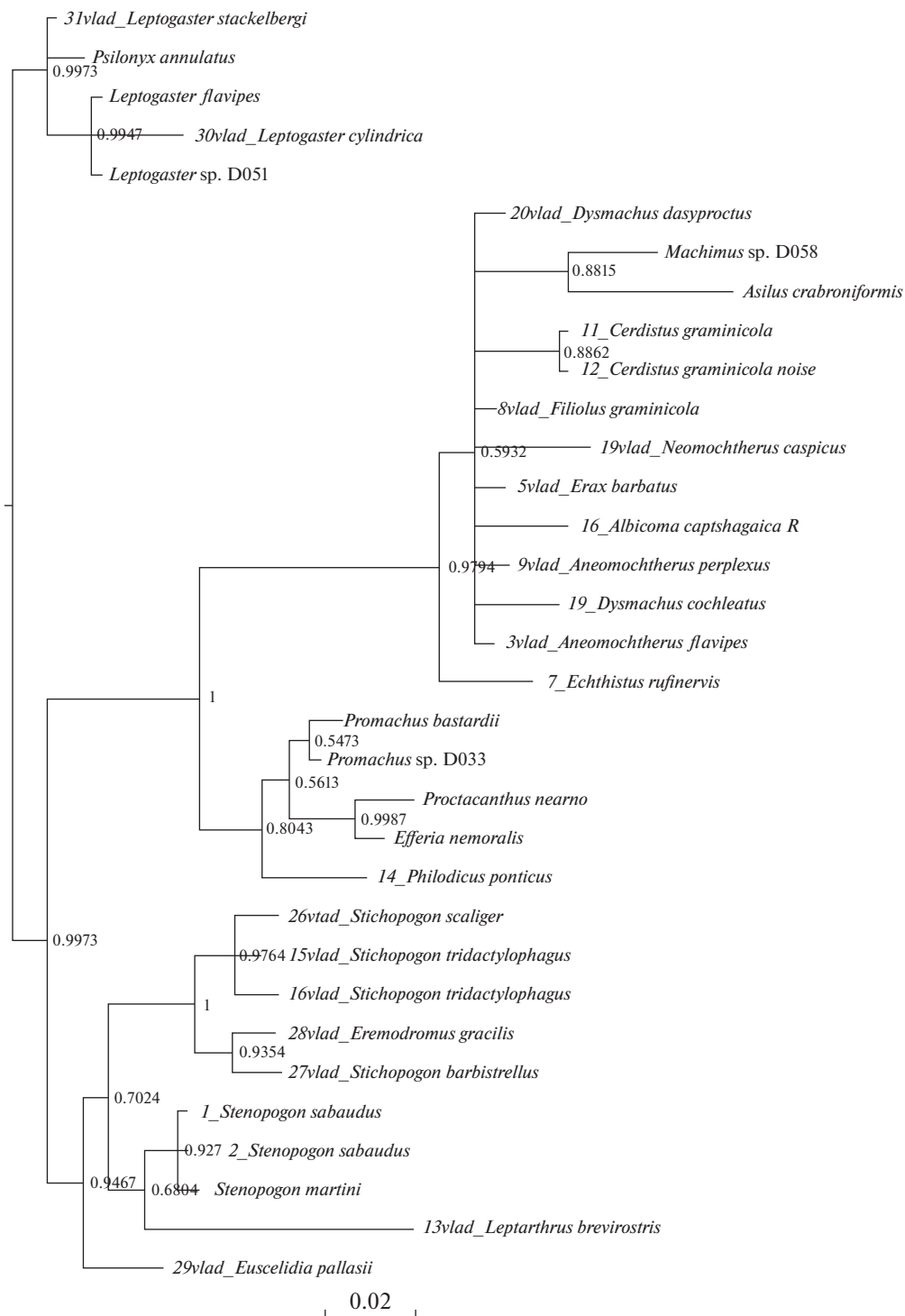


Рис. 3. Байесово дерево, построенное на основании последовательностей гена 18S. Байесовы постериорные вероятности указаны на узлах.

ный интерес представляет исследование малоизвестного рода *Eremodromus* Zimin, 1926 и выяснение его места в подсемействе Stichopogoninae. Диков отмечает, что у ктырей антенны располагаются в дорсальной половине головы [2]; нами в

2012 г. было показано, что у вида *Eremodromus noctivagus* Zimin, 1926 антенны расположены в вентральной половине головы [34], что является уникальным состоянием этого признака в семействе Asilidae. Нами проведены молекулярно-генети-

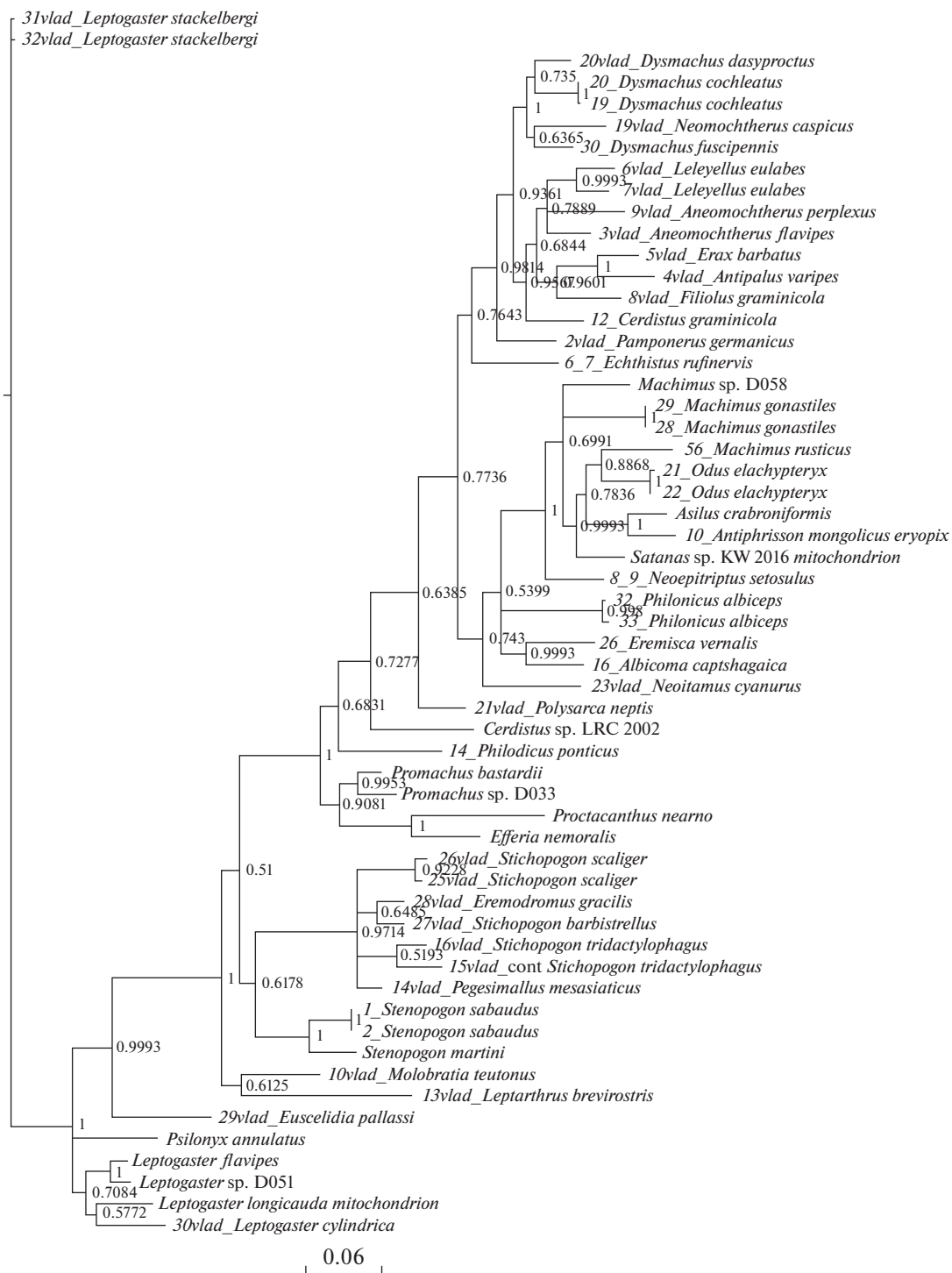


Рис. 4. Байесово дерево, построенное на основании совмещенных выравниваний генов 12S, 16S, 18S. Байесовы постериорные вероятности указаны на узлах.

ческие исследования вида *Eremodromus gracilis* (Рамапов, 1930), что позволило понять место рода *Eremodromus* в подсемействе Stichopogoninae. По результатам нашего анализа хорошо видно, что *Eremodromus gracilis* наиболее близок к *Stichopogon barbistrellus* Loew, 1854, что на наш взгляд

не является бесосновательным и можно объяснить сходством в характере расположения щетинок на VIII стерните самок. У *Stichopogon barbistrellus* Loew и *Stichopogon tridactylophagus* Lehr, 1975 “хохолки” (термин Лера [24]) на VIII стерните самок не выражены, также и у представителей рода

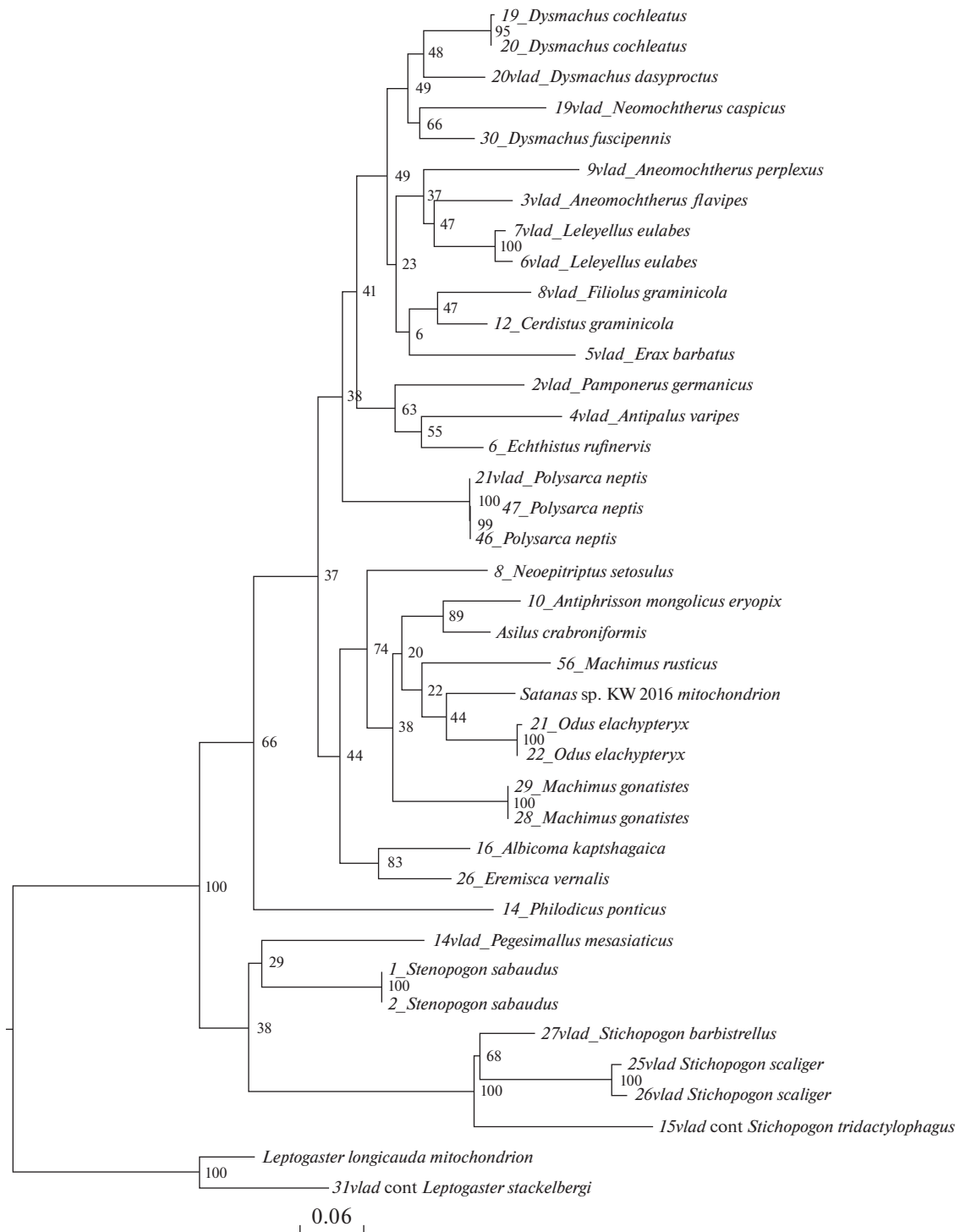


Рис. 5. Дерево максимального правдоподобия (ML), построенное на основании последовательностей гена 12S. Бутстреп-поддержки указаны на узлах.

*Eremodromus*. У большинства палеарктических видов ктырей рода *Stichopogon* Loew, 1847 эти пучки волосков хорошо выражены. Виды и роды из подсемейства Leptogastrinae рассматриваются на-

ми в настоящей работе как представители внешней группы (*Euscelidia pallasii* (Wiedemann, 1818), *Leptogaster cylindrica* (De Geer, 1776), *Leptogaster stackelbergi* (Lehr, 1961)) и приводятся на основе

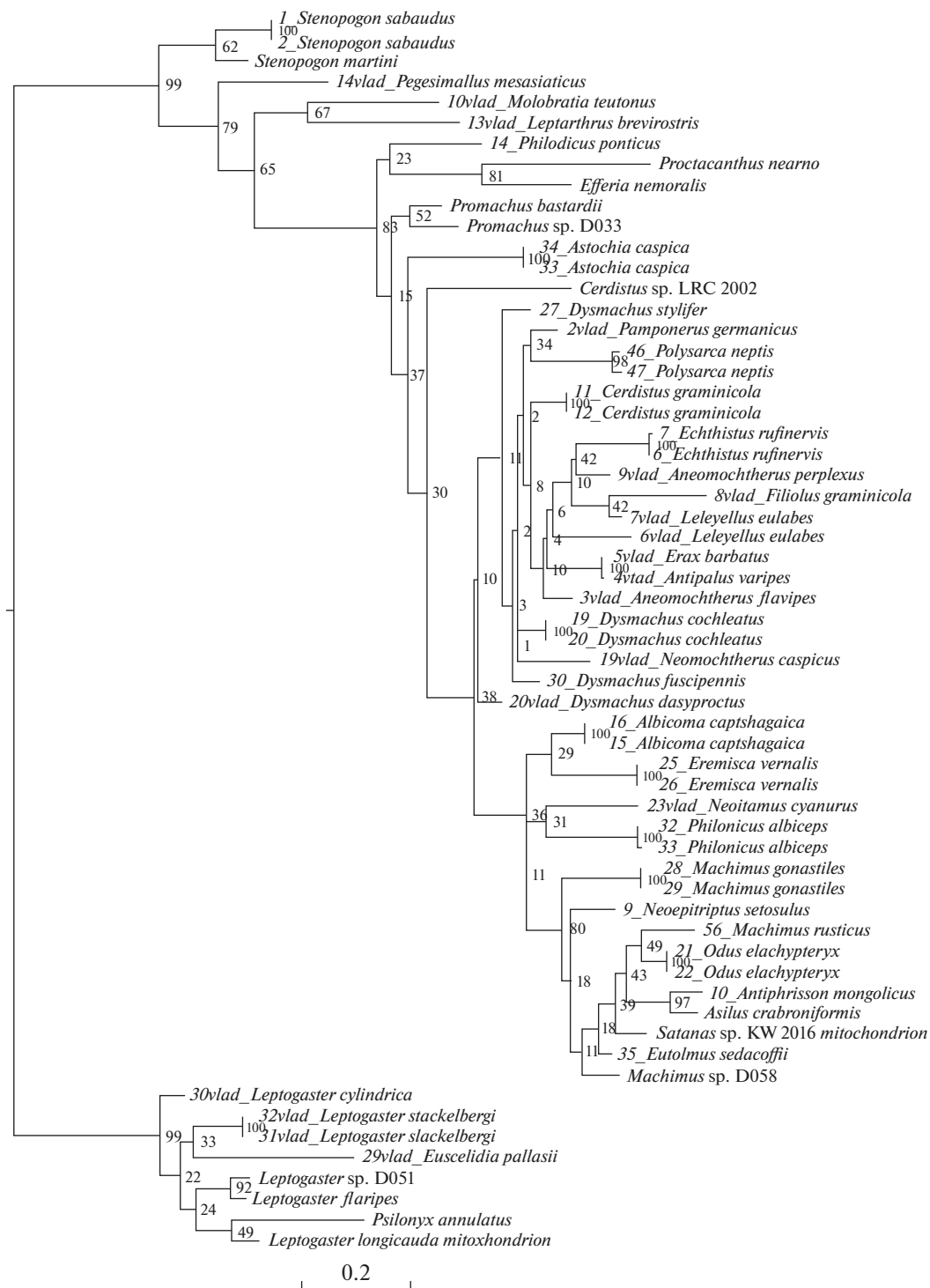


Рис. 6. Дерево максимального правдоподобия (ML), построенное на основании последовательностей гена 16S. Бутстреп-поддержки указаны на узлах.

личных сборов. Особый интерес представляло рассмотрение описанного Лером вида *Leptogaster stackelbergi* Lehr [35].

Настоящая работа подтвердила взгляды Лера на состав подсемейства Asilinae, показав распре-

деление по трибам в соответствии с его выводами. Одним из существенных, на наш взгляд, вопросов является то, что на финальном дереве *Neomochtherus caspicus* (V. Richter, 1966) попал в одну кладу с *Dysmachus fuscipennis* (Meigen, 1820), хотя



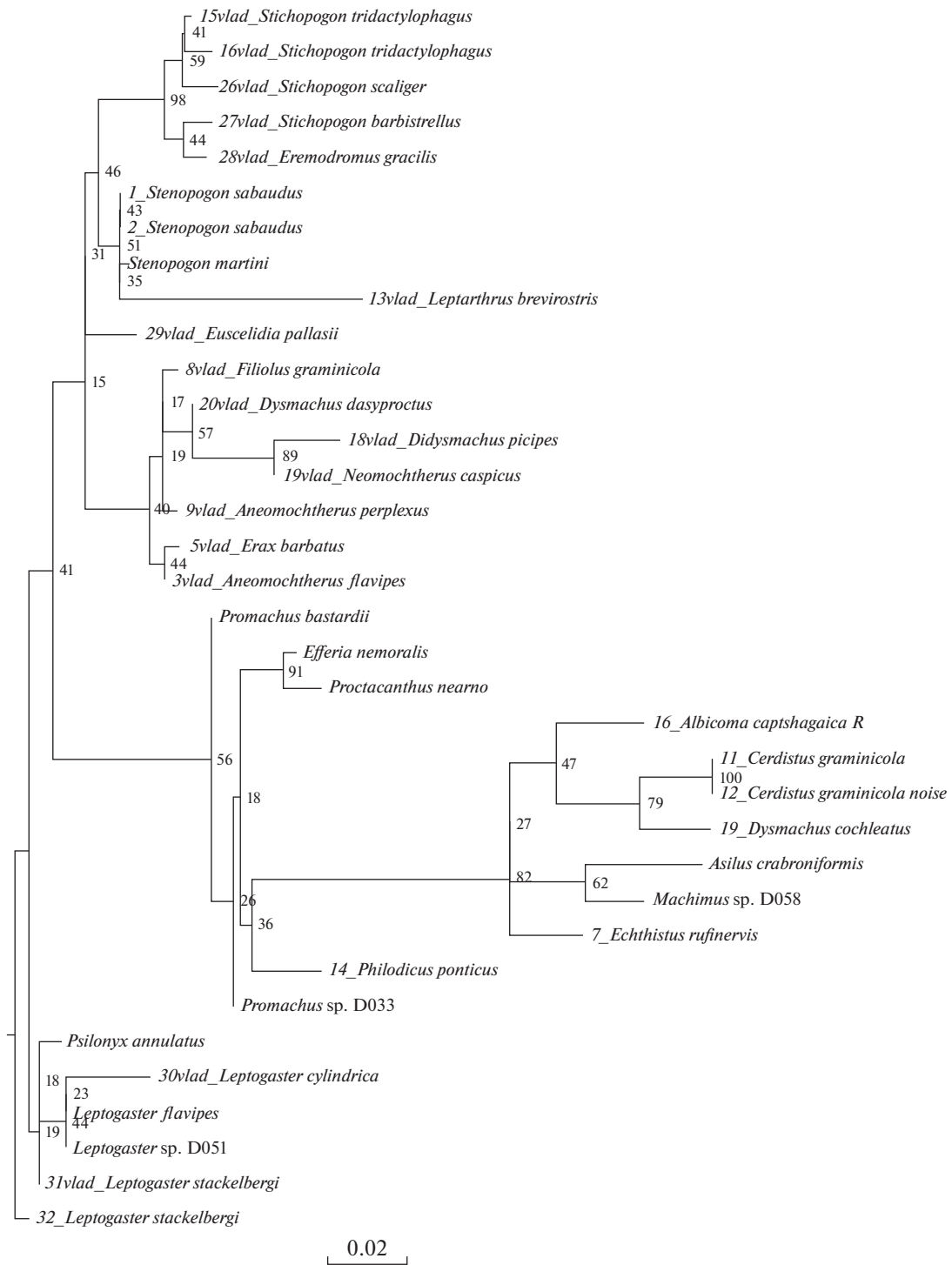


Рис. 7. Дерево максимального правдоподобия (ML), построенное на основании последовательностей гена 18S. Бутстреп-поддержки указаны на узлах.

по последним данным он является близким с родами *Aneomochtherus* Lehr, *Filiolus* Lehr и *Leleyellus* Lehr [6]. Также не совсем ясна ситуация с *Neoitamus cyanurus* (Loew, 1849), представитель рода *Neoitamus* Osten-Sacken, 1878 на настоящий мо-

мент не помещен ни в одну из существующих триб [2].

Также нам впервые удалось сделать предположение о месте рода *Eremodromus* Zimin в подсе-

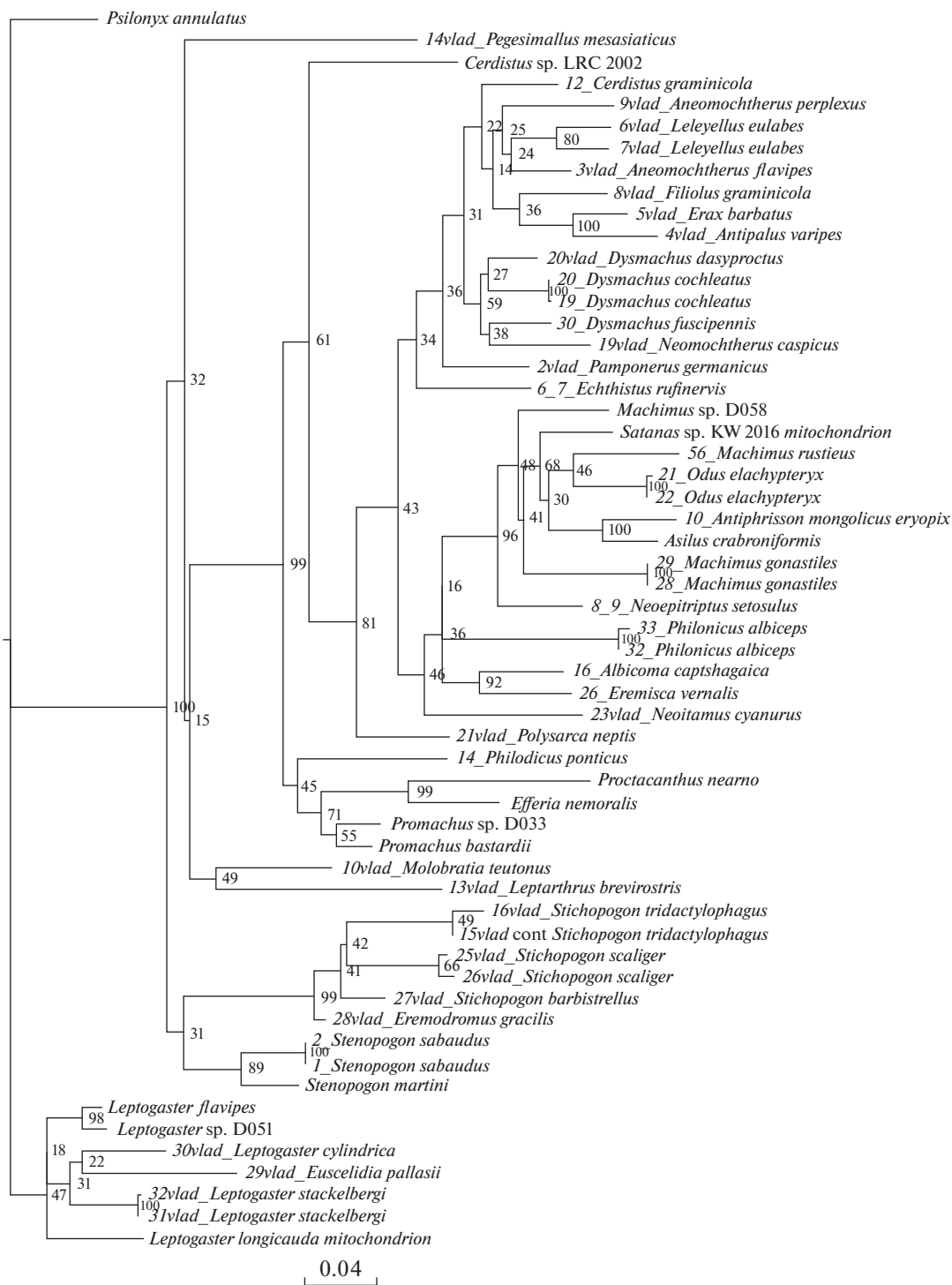


Рис. 8. Дерево максимального правдоподобия (ML), построенное на основании совмещенных выравниваний генов. Бутстреп-поддержки указаны на узлах.

мействе Stichopogoninae. По-видимому, виды этого рода близки к некоторым видам рода *Stichopogon* с неразвитыми пучками волосков на VIII стерните самок (*Stichopogon barbistrellus* и *S. tridactylophagus*).

Авторы благодарны В.В. Аникину (Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского), К.А. Гребенникову (Всероссийский центр карантина растений), Е.А. Держинскому (Витебский

государственный университет им. П.М. Машерова), И.А. Забалуеву (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН), Е.В. Ильиной (Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН), А.В. Ковалеву (Зоологический институт РАН), А.Б. Ручину (Мордовский государственный природный заповедник им. П.Г. Смидовича), К.Г. Самарцеву (Зоологический институт РАН) за предоставление своих сборов для данной работы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Администрации Волгоградской области в рамках научного проекта № 18-44-343001.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Dikow T.* Genomic and transcriptomic resources for assassin flies including the complete genome sequence of *Proctacanthus coquilletti* (Insecta: Diptera: Asilidae) and 16 representative transcriptomes // *PeerJ*. 2017. P. 1–20.
2. *Dikow T.* Phylogeny of Asilidae inferred from morphological characters of imagines // *Bull. Am. Museum Natural History*. 2009. V. 319. 175 p.
3. *Dennis D.S., Lavigne R.J.* Comparative behavior of Wyoming robber flies II (Diptera: Asilidae) // *University of Wyoming Agricultural Experiment Station Science Monograph*. 1975. V. 30. P. 1–68.
4. *Londt J.G.H.* Predation by Afrotropical Asilidae (Diptera): an analysis of 2000 prey records // *Afr. Entomol. J. Entomological Society of Southern Africa*. 2006. V. 14. № 2. P. 317–328.
5. *Dennis D.S., Lavigne R.J., Dennis J.G.* Spiders (Araneae) as prey of robber flies (Diptera: Asilidae) // *J. Entomol. Res. Soc.* 2012. V. 14. № 1. P. 65–76.
6. *Лер П.А.* Ктыри подсемейства Asilinae (Diptera, Asilidae) Палеарктики. Эколого-морфологический анализ, систематика и эволюция. Владивосток: Дальнаука, 1996. 184 с.
7. *Рухтер В.А.* Хищные мухи-ктыри (Diptera, Asilidae) Кавказа // *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР*. Л.: Наука, 97. 1968. Вып. 97. С. 1–285.
8. *Астахов Д.М.* Ландшафтно-стациональное распределение ктырей (Diptera, Asilidae) Нижнего Поволжья // *Энтомолог. обозр.* 2013. Т. 92. № 2. С. 287–302.
9. *Астахов Д.М.* Хищные мухи-ктыри (Diptera, Asilidae) Нижнего Поволжья // *Тр. Русского энтомолог. об-ва*. 2015. Т. 86. № 1. 410 с.
10. *Astakhov D.M., Ruchin A.B., Romadina O.D., Pristrem I.M.* To robber flies fauna (Diptera: Asilidae) of Mordovia, Russia // *Biodiversitas*. 2019. V. 20. № 4. P. 994–1005. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d200409>
11. *Geller-Grimm F.* A world catalogue of the genera of the family Asilidae (Diptera) // *Studia Dipterologica*. 2004. V. 10. № 2. P. 473–526.
12. *Dikow T.* A phylogenetic hypothesis for Asilidae based on a total evidence analysis of morphological and DNA sequence data (Insecta: Diptera: Brachycera: Asiloidea) // *Organisms Diversity & Evolution*. 2009. V. 9. P. 165–188.
13. *Hull F.M.* Robber flies of the world // *Bull. United States Nat. Museum*. 1962. V. 224. № 2. P. 431–907.
14. *Лер П.А.* Сем. Asilidae—ктыри. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Двукрылые и блохи. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 591–640.
15. *Лер П.А.* Ктыри подсем. Dioctriinae, stat. n. (Diptera, Asilidae). I. Таксономия, экология, филогения // *Энтомолог. обозр.* 2001. Т. 80. № 1. С. 194–208.
16. *Лер П.А.* Ктыри (Diptera, Asilidae) подсем. Dioctriinae Hull Азии. II. Таксономия, экология // *Энтомолог. обозр.* 2002. Т. 81. № 2. С. 445–459.
17. *Lehr P.A.* Family Asilidae // *Catalogue of Palaearctic Diptera. Athericidae—Asilidae* / Ed. Soys B. Budapest: Akad. Kiadó, 1988. V. 5. P. 197–326.
18. *Лер П.А.* Эколого-морфологический анализ ктырей (Diptera, Asilidae) II // *Энтомолог. обозр.* 1969. Т. 48. № 3. С. 532–560.
19. *Лер П.А.* Новые роды и виды палеарктических ктырей подсем. Asilinae (Diptera, Asilidae) // *Энтомолог. обозр.* 1986. Т. 65. № 1. С. 167–181.
20. *Лер П.А.* Новый род ктырей подсемейства Asilinae (Diptera, Asilidae) из Палеарктики // *Зоол. журн.* 1986. Т. 65. № 2. С. 302–305.
21. *Лер П.А.* “Малые” роды ктырей подсемейства Asilinae (Diptera, Asilidae). 1. Таксономия, экология // *Зоол. журн.* 1992. Т. 71. № 5. С. 91–105.
22. *Лер П.А.* Ктыри трибы Stichopogonini (Diptera, Asilidae) фауны СССР. Сообщ. 2 // *Зоол. журн.* 1984. Т. 63. № 6. С. 859–864.
23. *Лер П.А.* Ктыри рода *Stichopogon* Loew, 1847 (Diptera, Asilidae) фауны СССР. I // *Энтомолог. обозр.* 1975. Т. 54. № 2. С. 432–441.
24. *Лер П.А.* Ктыри рода *Stichopogon* Loew, 1847 (Diptera, Asilidae) фауны СССР. II // *Энтомолог. обозр.* 1975. Т. 54. № 3. С. 641–651.
25. *Galinskaya T.V., Oyun N.Yu., Teterina A.A., Shatalkin A.I.* DNA barcoding of Nothybidae (Diptera) // *Oriental Insects*. 2016. V. 50. № 2. P. 69–83. <https://doi.org/10.1080/00305316.2016.1174747>
26. *Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T.* MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform // *Nucl. Acids Res.* 2002. V. 30. № 13. P. 3059–3066.
27. *Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium Series*. London: Inform. Retrieval Ltd. 1999. P. 95–98.
28. *Posada D., Crandall K.A.* Modeltest: testing the model of DNA substitution // *Bioinformatics*. 1998. V. 14. № 9. P. 817–818.
29. *Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574.

30. *Rambaut A., Suchard M., Xie W., Drummond A.* Tracer v. 1.6. Institute of Evolutionary Biology. Univ. Edinburgh, 2014. Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
31. *Kozlov A., Darriba D., Flouri T. et al.* 2018: RAxML-NG: A fast, scalable, and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. bioRxiv: 447110.
32. *Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*. 1985. V. 39. № 4. P. 783–791.
33. *Huelsenbeck J.P., Hillis D.M.* Success of phylogenetic methods in the four-taxon case // *Systematic Biol.* 1993. V. 42. № 3. P. 247–264.
34. *Пухтер В.А., Астахов Д.М.* Заметки по морфологии ктырей (Diptera, Asilidae) // *Энтомол. обозр.* 2012. Т. 91. № 2. С. 441–442.
35. *Леп П.А.* Ктыри подсемейства Leptogastrinae (Diptera, Asilidae) фауны СССР // *Энтомол. обозр.* 1961. Т. 50. № 3. С. 686–703.

## Phylogenetic Reconstruction of the Subfamilies Asilinae and Stichopogoninae (Diptera, Asilidae) Based on the Mitochondrial Genes 16S and 12S rDNA and Nuclear 18S rDNA

T. V. Galinskaya<sup>a, b, \*</sup>, D. M. Astakhov<sup>c, †</sup>, E. A. Propistsova<sup>a</sup>, and V. A. Gorin<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

<sup>b</sup>All-Russian Plant Quarantine Center, Moscow oblast, Bykovo, 140150 Russia

<sup>c</sup>Institute of Natural Sciences, Volgograd State University, Volgograd, 400062 Russia

\*e-mail: nuha1313@gmail.com

The phylogenetic relationships of the subfamilies Asilinae and Stichopogoninae are discussed in this article and the phylogeny of the subfamily Asilinae and some genera of the subfamily Stichopogoninae are also reconstructed on the basis of molecular data. The systematic position of the genera *Eremodromus* Zimin, 1926, *Pamponerus* Loew, 1849, *Antipalus* Loew, 1849, *Erax* Scopoli, 1763, *Leleyellus* Lehr, 1995, *Filiolus* Lehr, 1967, *Neomochtherus* Osten-Sacken, 1878, *Aneomochtherus* Lehr, *Dysmachus* Loew, 1860, *Polysarca* Schiner, 1866 are revealed and the relationship between them are showed based on molecular data. Some species of the subfamily Dasypogoninae and Leptogastrinae are also included in the analysis.

**Keywords:** robber flies, Asilidae, systematics, phylogeny.