

УДК 595.7

**КЛАДОЭНДЕЗИС PARAMETABOLA И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ
ПОЛОЖЕНИЕ ВЫМЕРШЕГО ТАКСОНА TETRASTIGMOPTERA
TAXON N. (INSECTA, NEOPTERA)**

© 2019 г. Н. Ю. Клюге

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: n.kluge@spbu.ru

Поступила в редакцию 27.11.2018 г.

После доработки 12.05.2019 г.

Принята к публикации 12.05.2019 г.

Для вымершего таксона, включающего меловые виды *Mydiognathus eviohlhoffae* Yoshizawa et Lienhard, 2016 (= *Psocorrhyncha burmitica* Huang et al., 2016) и *Burmopsylla maculata* Liang et al., 2016, описанные по хорошо сохранившимся экземплярам из бирманского янтаря, а также некоторые триасовые и пермские виды, известные по экземплярам менее полной сохранности, предлагается новое циркумскриптное название Tetrastigmoptera **taxon n.** Этот таксон известен под недостоверными типифицированными названиями Permopsocida и Archipsyllidae. Систематическое положение Tetrastigmoptera остается неясным. Высказывавшиеся прежде мнения о принадлежности этого таксона к Acercaria и о его родстве с Coreognatha и/или Condylgnatha ошибочны и вызваны неверными представлениями о строении современных насекомых. В данной статье рассматриваются строение и предполагаемая функция ротового аппарата у Coreognatha, который принципиально отличается от ротового аппарата Tetrastigmoptera и других грызущих насекомых. Обсуждается филогенетическое значение таких признаков, как бимоторность, наличие шпор на голени, число тарсомеров, наличие церков и некоторые другие. В очередной раз продемонстрирована полная несостоятельность использования принципа экономности и построения матрицы таксон/признак при анализе филогении.

Ключевые слова: систематика, филогения, кладоэндезис, ротовой аппарат, насекомые, сеноеды, Coreognatha, Psocoptera, Condylgnatha, Acercaria.

DOI: 10.1134/S0367144519020114

В настоящее время в издательстве КМК готовится к выходу книга «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» (Клюге, в печати), в которой предлагается филогенетическая система насекомых, основанная преимущественно на особенностях строения и онтогенеза современных насекомых. Большинство вымерших таксонов в этой книге не рассматривается, поскольку многие признаки, важные для понимания их систематического положения, неизвестны.

Один из этих таксонов обычно относят к отряду сеноедов (Coreognatha Enderlein, 1903 = Psocoptera Shipley, 1904) либо в качестве подотряда Permopsocida Tillyard, 1926, либо в качестве семейства Archipsyllidae Handlirsch, 1906. До недавнего времени этот таксон был известен только по пермским, триасовым и юрским окаменелостям,

на некоторых из которых можно рассмотреть не только жилкование крыльев, но также форму тела и строение ног. Недавно появились более подробные описания двух видов, относящихся к этому таксону, сделанные на основании хорошо сохранившихся инклюзов в позднемеловом бирманском янтаре. Описания первого вида опубликованы дважды в 2016 г., сначала под названием *Mydiognathus eviohloffae* Yoshizawa et Lienhard, 2016 (= «*Dolichognathus*» nomen nudum), затем группой из 17 авторов под названием *Psocorrhyncha burmitica* Huang et al., 2016. Второй вид, описанный из бирманского янтара, это *Burmopsylla maculata* Liang, Zhang et Liu, 2016.

Все авторы, описавшие эти виды из бирманского янтара, пришли к одному и тому же выводу, что данный таксон (фигурирующий под названиями Permopsocida и Archipsyllidae) является сестринским или предковым для Condylognatha, т. е. представляет собой промежуточное звено в эволюции, ведущей от насекомых с грызущим ротовым аппаратом к сосущим членистоногим (Arthroidignatha, или «Hemiptera»). В связи с этим ими установлен таксон Pancondylognatha Yoshizawa et Lienhard, 2016, объединяющий Archipsyllidae и Condylognatha. Для подкрепления такого вывода о филогении авторы двух статей (Yoshizawa, Lienhard, 2016; Huang et al., 2016) независимо друг от друга провели так называемый «филогенетический» анализ с использованием парсимонии (PAUP) для произвольно выбранного набора признаков у произвольно выбранного набора таксонов. При этом большая часть выбранных ими признаков указана неверно (см. раздел 6). Даже если бы были использованы реально существующие признаки всех рассматриваемых таксонов, такие вычисления не могут служить доказательством какого-либо утверждения, потому что сам по себе принцип парсимонии прямо противоречит теории эволюции (Клюге, 2000). Таким образом, мнения о систематическом положении данного вымершего таксона разнятся от отнесения его к Coreognatha до сближения с Condylognatha; в обоих случаях его принято относить к таксону Acercaria, объединяющему Coreognatha и Condylognatha.

Для таксона со спорными типифицированными названиями «Permopsocida» или «Archipsyllidae» я предлагаю новое циркумскриптное название Tetrastigmoptera (см. раздел 2). В отличие от анализа филогении с использованием парсимонии и матрицы таксон / признак, кладоэндезис оперирует не отдельными произвольно подобранными фактами, а увязывает в единую теорию все известные факты, представляющие интерес для анализа филогении. Этот подход позволил выявить ошибочность отнесения Tetrastigmoptera к Acercaria (см. раздел 4).

Разделы данной статьи пронумерованы следующим образом.

1. Классификация и номенклатура.
2. Название вымершего таксона.
3. Характеристика Tetrastigmoptera taxon n.
4. Разные представления о систематическом положении Tetrastigmoptera.
 - 4.1. Отнесение к Acercaria.
 - 4.2. Отнесение к Arthroidignatha.
 - 4.3. Отнесение к Coreognatha s. str.
 - 4.4. Отнесение к Coreognatha s. l.
 - 4.5. Объединение с Condylognatha.
5. Обзор признаков.
 - 5.1. Мандибулы.
 - 5.2. Максиллы.
 - 5.2.1. Строение и функция максилл у Coreognatha.
 - 5.2.2. Принципиальные отличия максилл Tetrastigmoptera от максилл Coreognatha.
 - 5.3. Крыловая сцепка.

- 5.4. Вершинные шпоры голени.
- 5.5. Число члеников лапки.
- 5.6. Отсутствие церков.
6. Несостоятельность так называемого «филогенетического анализа» на основе парсимонии.

В качестве иллюстраций использованы рисунки из книги «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» (Клюге, в печати) (рис. 1–10).

1. КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА

В данной статье принята та же классификация насекомых, что и в готовящейся к изданию книге «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса». Система *Parametabola* и названия высших таксонов представляются следующим образом (Kluge, 2010, 2012).

1. **Neoptera** Martynov, 1923
 - 1.1. **Idioprothoraca** Kluge, 2012
 - 1.2. **Rhipineoptera** Kluge, 2012
 - 1.3. **Eumetabola** Hennig, 1953
 - 1.3.1. **Parametabola** Crampton, 1938 (= Paraneoptera Martynov, 1923 sensu Martynov, 1938)
 - 1.3.1.1. **Zoraptera** Silvestri, 1913
 - 1.3.1.1.2. **Acercaria** Börner, 1904 (= Paraneoptera Martynov, 1923 sensu auct.)
 - 1.3.1.1.2.1. **Panpsocoptera** Crampton, 1938
 - 1.3.1.1.2.1.1. Плезиоморфон **Parapsocida** Tillyard, 1926
 - 1.3.1.1.2.1.2. **Eupsocida** Tillyard, 1926
 - 1.3.1.1.2.1.3. **Parasita** Latreille, 1796 (= Anoplura Leach, 1815)
 - 1.3.1.1.2.1.3.1. **Mallophaga** Nitzsch, 1818
 - 1.3.1.1.2.1.3.2. **Siphunculata** Latreille, 1825
 - 1.3.1.1.2.1.3.3. **Rhyncophthirina** Ferris, 1931
 - 1.3.1.1.2.2. **Condylognatha** Börner, 1904 (= Hemiptera Linnaeus, 1758)
 - 1.3.1.1.2.2.1. **Thysanoptera** Haliday, 1836
 - 1.3.1.1.2.2.2. **Arthroidignatha** Spinola, 1850
 - 1.3.1.1.2.2.2.1. **Hemelytrata** Fallén, 1829
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.1. **Auchenorrhyncha** Dumeril, 1805
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.1.1. **Euhomoptera** Crampton, 1916
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.1.2. **Subtericornes** Amyot et Serville, 1843
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.2. **Heteropteroidea** Schlee, 1969
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.2.1. **Coleorrhyncha** Myers et China, 1929
 - 1.3.1.1.2.2.2.1.2.2. **Heteroptera** Latreille, 1810
 - 1.3.1.1.2.2.2.2. **Plantisuga** Dumeril, 1805
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.1. **Psyllaleyroda** Kluge, 2010
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.1.1. **Saltipedes** Amyot et Serville, 1843
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.1.2. **Scytinelytra** Amyot et Serville, 1843
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.2. **Aphidococca** Kluge, 2010
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.2.1. **Gynaptera** Laporte, 1834
 - 1.3.1.1.2.2.2.2.2.2. **Gallinsecta** De Geer, 1776
 - 1.3.2. **Metabola** Burmeister, 1832

Систематическое положение *Zoraptera* вызвало дискуссии: некоторые авторы необоснованно сближают их с теми или иными таксонами в составе *Idioprothoraca* или *Rhipineoptera*, тогда как строение зораптер указывает на их принадлежность к *Parametabola* (Kluge, 2012).

В этой классификации отсутствует широко признанный таксон *Coreognatha* Enderlein, 1903 (= *Psocoptera* Shipley, 1904) (сеноеды). Таксон *Coreognatha* является

плезиоморфоном, предковым для голофилетического таксона Parasita, поэтому его характеристика совпадает с характеристикой вышестоящего таксона Panpsocoptera, объединяющего Coreognatha и Parasita. Вместо плезиоморфона Coreognatha здесь фигурируют два таксона – голофилетический таксон Eupsocida и плезиоморфон Parapsocida, который, по-видимому, является предковым как для Eupsocida, так и для Parasita.

Если рассматривать только классификацию современных насекомых, то название Thysanoptera Haliday, 1836 однозначно соответствует по циркумскрипции таксону, объединяющему всех трипсов, поскольку исходно (Haliday, 1836) таксон с этим названием включал известных тогда представителей главных филогенетических ветвей трипсов – Tubulifera, Stenelytra и Coleoprata. Однако впоследствии стали известны вымершие насекомые, родственные трипсам, но отличные от таксона, объединяющего только современных трипсов. Если учитывать их, то по правилам циркумскриптивной номенклатуры (Клюге, 1999; Kluge, 2010) название Thysanoptera оказывается неоднозначным и может быть с равным правом присвоено как таксону, объединяющему трипсов с родственными таксонами, ставшими известными после опубликования этого названия, так и более узкому таксону, не включающему этих новооткрытых насекомых. В этом случае помимо старшего названия, неоднозначно соответствующего по циркумскрипции двум или более таксонам, можно использовать младшие названия, однозначно соответствующие каждому из них. В книге «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» предлагается следующая классификация трипсов с учетом вымерших групп.

1. **Panphysapoda**, или **Thysanoptera** s. l.

1.1. †**Palaeophysapoda**

1.2. **Neothysanoptera**, или **Thysanoptera** s. str.

Таксон **Panphysapoda** Kluge (в печати) характеризуется 1) асимметричным сосущим ротовым аппаратом и редукцией правой мандибулы; 2) пузыревидным аролием и редукцией коготков (с чем связано название Physapoda Duneril, 1805, являющееся старшим синонимом названия Thysanoptera).

Таксон **Palaeophysapoda** Kluge (в печати) включает известные по хорошо сохранившимся экземплярам из меловых смол виды *Jantardachus perfectus* Vishniakova, 1981, *Ja. reductus* Vishniakova, 1981 (верхний мел Таймыра), *Burmacypha longicornis* Zherichin, 2000 (верхний мел Мьянмы) и *Moundthrips beatificus* Nel, Azar et Nel, 2007 (нижний мел Ливана) (Вишнякова, 1981; Zherikhin, 2000; Nel et al., 2007). Предположительно к нему могут быть отнесены некоторые насекомые, описанные по крыльям или таким отпечаткам тел, на которых строение ротового аппарата и претарсуса не видно.

Здесь следует уточнить признаки *Jantardachus perfectus* и *Ja. reductus*. Типовые экземпляры (голотип *Ja. perfectus*, голотип и паратип *Ja. reductus*) хранятся в Палеонтологическом институте РАН в Москве. В описаниях рода *Jantardachus* и видов *Ja. perfectus* и *Ja. reductus* утверждается наличие двух мандибул, изогнутых максиллярных лациний и 4-членикового максиллярного щупика (Вишнякова, 1981: рис. 476, 486). Мне не удалось рассмотреть внутренние стилеты (мандибулы и максиллы) ни на одном из трех экземпляров, так что неясно, имеют ли эти виды обе мандибулы или лишь одну левую мандибулу, как прочие известные Panphysapoda. Максиллярный щупик имеет крупный овальный дистальный членик, покрытый мелкими щетинками; проксимальнее его можно различить лишь один членик (как у *Moundthrips*

beatificus). Некоторые другие детали, описанные и изображенные в описании, также не видны на этих экземплярах (рис. 6, 7).

Таксон **Neothysanoptera** Kluge (в печати) характеризуется 1) опистогнатной головой с антеннами на переднем крае и 2) видоизмененными крыльями с не более чем 2 жилками, выглядящими как продольные, и не более чем 5 жилками, выглядящими как поперечные; по крайней мере задние края крыльев несут правильный ряд длинных щетинок (с чем связано название *Thysanoptera* Haliday, 1836).

Для того, чтобы снабдить различающимися названиями таксоны *Neothysanoptera* и *Panphysapoda*, некоторые авторы используют две разные номенклатуры – нетипифицированную (циркумскриптную) и типифицированную, причем для *Neothysanoptera* используют циркумскриптное название *Thysanoptera*, а для *Panphysapoda* – типифицированное название *Thripida* (Nel et al., 2012). Название *Thripida* в базовом формате представляет собой *Thrips*/fg [f: *Thripsides* Fallen, 1814; g: *Thrips* Linnaeus, 1758]. Б. Б. Родендорф (1977) разработал правила ранговой типифицированной номенклатуры для высших таксонов, в соответствии с которыми один и тот же таксон, имеющий и ранг надотряда, и ранг отряда, получил два названия – надотряд *Thripidea* Fallen, 1814 и отряд *Thripida* Fallen, 1814. Будучи типифицированными, т. е. не привязанными к конкретным границам таксона, оба названия могут быть с равным правом использованы и для *Neothysanoptera*, и для *Panphysapoda* в зависимости от того, какие ранги присвоены этим таксонам. Таким образом, использование названий *Thysanoptera* и *Thripida* для двух разных таксонов нецелесообразно, поскольку каждое из этих названий может быть с равным правом дано любому из этих таксонов.

2. НАЗВАНИЕ ВЫМЕРШЕГО ТАКСОНА

Вымерший таксон, включающий меловые виды *Mydiognathus eviohlhoffae* Yoshizawa et Lienhard, 2016 (= *Psocorrhyncha burmitica* Huang et al., 2016) и *Burmopsylla maculata* Liang et al., 2016, триасовый вид *Archipsylla primitiva* Handlirsch, 1906, пермский вид *Permopsocus latipennis* Tillyard, 1926 и другие, иногда называют «*Permopsocida*» либо с авторством «Tillyard, 1926» (Martynov, 1926, и др.), либо приписывая ему новое авторство (Huang et al., 2016). В обоих случаях семейство под названием *Archipsyllidae* рассматривают как подчиненный таксон в составе *Permopsocida*. Хуанг с соавт. (Huang et al., 2016) приписали этому названию свое авторство лишь на том основании, что они изменили ранг таксона с подотряда на отряд. В действительности название «*Permopsocida*», будучи образованным от пригодного родового названия *Permopsocus* Tillyard, 1926 путем замены окончания на суффикс с окончанием «-ida», должно рассматриваться как типифицированное название. Среди нескольких правил, предлагавшихся разными авторами для типифицированных ранговых названий высших зоологических таксонов, практическое применение нашли только правила, разработанные Б. Б. Родендорфом и А. П. Расницыным (Родендорф, 1977; Расницын, 1980). Согласно этим правилам, валидным названием должно быть старшее название группы семейства в широком смысле (т. е. старшее из всех типифицированных названий), а окончание «-ida» присваивается названию таксона, имеющего ранг отряда. Для таксона, включающего *Archipsylla primitiva*, старшим типифицированным названием является *Archipsyllidae* Handlirsch, 1906, поэтому в базовом формате это название может быть записано как **Archipsylla/fg**. При придании этому таксону ранга отряда его типифицированным названием является **Archipsyllida** Handlirsch, 1906. Название *Archipsyllida* может быть присвоено данному таксону только при условии, что

к нему отнесен типовой вид *Archipsylla*, каковым является *A. primitiva*. Однако этот вид известен лишь по фрагменту одного крыла (неизвестно, переднего или заднего). Информация о строении насекомого, которую можно почерпнуть из этой окаменелости, столь скудна, что высказывались даже разные мнения о том, какой край крыла является костальным, а какой анальным. А. Гандлирш (Handlirsch, 1906, 1925) считал более выпуклый край костальным и на основании этого отнес данный вид к листоблошкам (Psylloidea). Г. Эндерлейн (Enderlein, 1909) перевернул это крыло, так что ячейка, считавшаяся птеростигмой, стала *areola postica*, и наоборот; согласно новой интерпретации, он отнес это крыло к сеноедам современного подсем. Psyllopsocinae в сем. Psoquillidae. А. В. Мартынов (Martynov, 1926) увидел в этом крыле отличия от современных сеноедов и сходство с представителями подотряда Permopsocida, описанного Р. Тиллиардом (Tillyard, 1926). В действительности жилкование крыла *A. primitiva* очень простое и похоже на жилкование у многих других Neoptera, так что не исключено, что представление о его систематическом положении будет меняться.

Если окажется, что *A. primitiva* ошибочно отнесен к рассматриваемому здесь таксону, то старшим типифицированным названием данного таксона будет Permopsocida, образованное от родового названия *Permopsocus* с типовым видом *P. latipennis* Tillyard, 1926. Однако этот вид тоже был описан по одному крылу (неизвестно, переднему или заднему), и его систематическое положение также может оказаться установленным неверно.

При такой нестабильности типифицированного названия наиболее стабильным будет циркумскриптное название. Поскольку до сих пор этот таксон не имел циркумскриптного названия, для него предлагается новое циркумскриптное название **Tetrastigmoptera** taxon n. Исходной циркумскрипцией этого названия следует считать только виды *Mydiognathus eviohloffae* (= *Psocorrhyncha burmitica*) и *Burmopsylla maculata*. Другие виды, такие как известные по крыльям *Archipsylla primitiva*, *Permopsocus latipennis* и др., а также лучше сохранившиеся *Psocidium kansasense* Tillyard, 1926, *Parapsocidium uralicum* Zalesky, 1937, *Dichentomum sojanense* Becker-Migdisova, 1962, *Archipsylla sinica* Huang, Nel, Azar et Nel, 2008 и др. следует считать отнесенными к Tetrastigmoptera лишь предположительно, на основании неполных данных об их строении. Название Tetrastigmoptera, будучи циркумскриптным, не меняется при изменении ранга таксона и может быть использовано для таксона без ранга (Клюге, 1999; Kluge, 2010).

3. ХАРАКТЕРИСТИКА TETRASTIGMOPTERA

Наличник не такой выпуклый, как у *Copeognatha*. Ротовые придатки исходного для *Hexaroda* грызущего типа: мандибулы с зубуренными инцизорами и асимметричными жевательными молами; максиллы с лацинией и расположенной латеральнее нее галеей; максиллярные щупики 4-члениковые (в отличие от исходных 5-члениковых); лабиальные щупики 3-члениковые. Верхняя губа, мандибулы, лацинии и галеи максилл и нижняя губа удлинены таким образом, что весь ротовой аппарат вытянут и все его придатки заканчиваются примерно на одном уровне. Антенны многочлениковые. Переднегрудь маленькая, средне- и заднегрудь одинаково хорошо развиты. Крылья гомономные: передние и задние крылья имеют одинаковую форму, одинаковое жилкование и почти одинаковый размер: заднее лишь немного короче переднего, так что при отведении назад вершины всех четырех крыльев совпадают. Крылья не имеют сцепочного аппарата, так что в полете каждая пара крыльев должна работать самостоятельно (в отличие от всех *Parametabola*). В покое крылья складываются кровлеобразно. На

каждом крыле имеется птеростигма, ограниченная изогнутой вершинной частью жилки *RA*; жилка *RS* отходит от *RA* проксимальнее птеростигмы, двуветвистая; жилка *M* дихотомически делится на 4 ветви; жилка *Cu₁* (называемая также *CuA*) двуветвистая; жилка *Cu₂* (называемая также *CuP*) неразветвленная. Каждая голень с 2 вершинными шпорами. Все лапки 4-члениковые. Самка имеет склеротизованный яйцеклад (неясно, все ли компоненты первичного яйцеклада входят в его состав). Церки отсутствуют.

4. РАЗНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ TETRASTIGMOPTERA

4.1. Отнесение к *Acercaria*.

Принято считать, что *Tatrastigmoptera* относятся к тому или иному таксону в составе *Acercaria* (Handlirsch, 1906; Enderlein, 1909; Tillyard, 1926; Martynov, 1926; Yoshizawa, Lienhard, 2016; Huang et al., 2016; Liang et al., 2016, и др.). Доводами в пользу этого являются только наличие *areola postica* (ячейки характерной формы, образуемой развилком *Cu₁*) и отсутствие церков (см. раздел 5.6). Однако отнесению *Tatrastigmoptera* к *Acercaria* противоречат более примитивное строение максилл (см. раздел 5.2), гомонные крылья без сцепки (см. раздел 5.3), наличие двух вершинных шпор на голени (см. раздел 5.4) и 4-члениковая лапка (см. раздел 5.5).

4.2. Отнесение к *Arthroidignatha*.

А. Гандлирш (Handlirsch, 1906) относил предположительного представителя *Tetrastigmoptera* к *Psyloidea* в составе *Arthroidignatha* на основании ошибочной интерпретации отдельного крыла (см. раздел 2).

4.3. Отнесение к *Copeognatha s. str.*

Г. Эндерлейн (Enderlein, 1909) помещал это насекомое непосредственно в состав *Copeognatha* лишь на основании строения крыла (см. раздел 2). Однако по строению крыла *Tetrastigmoptera* отличаются от *Copeognatha* наличием 4 ветвей жилки *M*, тогда как у большинства *Copeognatha* жилка *M* имеет не более 3 ветвей. Кроме того, *Tetrastigmoptera* отличаются от *Copeognatha* признаками, отличающими их от прочих *Acercaria* (см. раздел 4.1).

4.4. Отнесение к *Copeognatha s. l.*

Другие авторы (Tillyard, 1926; Martynov, 1926, и др.) формально помещают представителей *Tetrastigmoptera* в отряд *Copeognatha* (= *Psocoptera*), но при этом выделяют их в особый подотряд, противопоставляемый всем современным сеноедам. Эта классификация также не оправдана, поскольку *Copeognatha s. str.* (без *Tetrastigmoptera*), *Acercaria* и *Zoraptera* представляют собой единую филогенетическую ветвь, отличающуюся от *Tetrastigmoptera* гетерономными крыльями со сцепкой (см. раздел 5.3), утратой шпор на голени (см. раздел 5.4) и редукцией числа члеников лапки (см. раздел 5.5).

4.5. Объединение с *Condylognatha*.

На основании представления о родстве *Tetrastigmoptera* и *Condylognatha* их объединяют в таксон *Pancondylognatha* Yoshizawa et Lienhard, 2016. В качестве синапоморфий *Tetrastigmoptera* и *Condylognatha* называют удлинение верхней губы, мандибул и нижней губы (Yoshizawa, Lienhard, 2016; Huang et al., 2016). В действительности у насекомых с грызущим ротовым аппаратом пропорции этих ротовых придатков очень разнообразны. Удлинение мандибул и других частей ротового аппарата у *Tetrastigmoptera* не

сопровождается изменением их функции (см. раздел 5.1). Подобные обратимые удлинения и укорочения ротовых частей многократно происходили в эволюции различных насекомых; например, у *Bittacidae* пропорции верхней губы, мандибул, максилл и нижней губы сходны с таковыми у *Tetrastigmoptera*, тогда как у других представителей *Mecoptera* эти придатки короче (Otaner, 1922: figs. 1–61).

Помимо удлиненных ротовых частей в качестве синапоморфий *Tetrastigmoptera* и *Condylognatha* указывают наличие «параклипеальных долей» и разделение щеки на две доли – переднюю (дорсальную) и заднюю (вентральную) (Huang et al., 2016).

«Параклипеальными долями» (*paraclypeal lobes*) эти авторы называют склеротизованные участки по бокам от сочленовной мембраны, соединяющей клипеус с верхней губой (тогда как саму сочленовную мембрану они называют «антеклипеус»). По их утверждению, наличие этих склеритов и мембраны между ними у *Tetrastigmoptera* и *Thysanoptera* (рис. 1) является аутапоморфией *Condylognatha* и как-то связано со способностью вращать какие-то из ротовых частей: «The sclerotized paraclypeal lobes and membranous medial part of the anteclypeus of *Permopsocida* and *Thripida* suggest that the ability for rotation of mouthparts to guide the mouthparts to food is a ground plan condition for *Condylognatha*» (Huang et al., 2016: 7). При этом дана ссылка на предыдущую статью (Nel et al., 2014), в которой, вопреки вышесказанному, утверждается, что наличие «параклипеальных долей» является исходным для насекомых. У *Tetrastigmoptera* «параклипеальными долями» названа пара крупных асимметричных участков, очерченных складками (Huang et al., 2016: fig. 2a–g). На фотографии другого экземпляра того же вида эта область головы выглядит гладкой (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 1c), из чего можно сделать вывод, что складки возникли вследствие деформации покровов.

Наличие косой борозды, разделяющей щеку (*gena*) (т. е. латеральную сторону головной капсулы) на две доли, считают синапоморфией *Tetrastigmoptera* и *Condylognatha* на основании предположения, что передняя (дорсальная) доля щеки гомологична мандибулярной пластинке (лоруму) у *Arthroidignatha*, а задняя (вентральная) доля гомологична их максиллярной пластинке (Huang et al., 2016). При этом утверждается, что у некоторых *Thysanoptera* на отдельных стадиях развития можно различить борозду, разделяющую эти две части щеки. В действительности мандибулярной пластинкой у *Arthroidignatha* называется область стенки головы дистальнее основания мандибулы, служащая местом прикрепления мышцы-протрактора мандибулы; благодаря этой функции мандибулярная пластинка обычно более или менее выпуклая и поэтому обычно отделена от клипеуса в разной степени выраженным вдавлением или бороздой. В отличие от *Arthroidignatha*, у *Thysanoptera* мандибулы не выдвигающиеся, не имеют протракторов, и голова не имеет ничего, что соответствовало бы мандибулярным пластинкам *Arthroidignatha*. То же касается и всех прочих насекомых, включая *Tetrastigmoptera*, у которых мандибулы не способны втягиваться в голову и, соответственно, не должны иметь мышц-протракторов. Максиллярной пластинкой у *Arthroidignatha* называется максиллярный стипес, слитый со стенкой головы; как и у других *Acercaria*, он служит местом прикрепления мышцы-протрактора максиллярной лацинии. У *Thysanoptera* стипес максиллы не слит со стенкой головы (рис. 2), поэтому его не принято называть максиллярной пластинкой, хотя он находится в том же месте и выполняет ту же функцию. Таким образом, мандибулярная и максиллярная пластинки имеются только у *Arthroidignatha*, причем они разделены не бороздой, а щелью, ведущей в мембранозный карман, в котором скрыта мандибула. В отличие

от этого, у *Tetrastigmoptera* мандибула не скрыта в кармане, а занимает исходное для насекомых наружное положение (см. раздел 5.1). На схеме (Huang et al., 2016: fig. 4) в качестве «мандибулярной пластинки» и «максиллярной пластинки» у *Thysanoptera* отмечены произвольно выбранные и ничем не ограниченные участки головы, тогда как стипес максиллы окрашен в иной цвет; на той же схеме у *Arthroidignatha* (под названием «*Hemipteran groundpattern*») в качестве «мандибулярной пластинки» отмечены настоящая мандибулярная пластинка и произвольно выбранный участок головы дорсальнее ее, а в качестве «максиллярной пластинки» отмечены настоящая максиллярная пластинка (т. е. стипес максиллы) и произвольно выбранный участок головы дорсальнее ее.

Доводами в пользу отнесения *Tetrastigmoptera* к *Acercaria* эти авторы (Huang et al., 2016) считают следующие признаки, которые, по их мнению, являются апоморфиями *Acercaria*.

1. Увеличенный клипеус с увеличенной цибариальной мышцей, служащей расширителем глотки. В действительности большой и резко выпуклый клипеус, вмещающий увеличенную цибариальную мышцу, характерен для *Copeognatha* и для *Euhomoptera* Crampton, 1916 (= *Clypeorrhyncha* Sorensen et al., 1995; = *Clypeata* Shcherbakov, 1996). Увеличение цибариальных мышц может быть связано со специализацией к сосательной функции, однако здесь наблюдается парадоксальная ситуация: у *Copeognatha* ротовой аппарат не сосущий, но с очень большой цибариальной мышцей, тогда как у *Subtericornes* Amyot et Serville, 1843 (= *Neurohomoptera* Crampton, 1916; = *Archaeorrhyncha* Sorensen et al., 1995) и некоторых других сосущих представителей *Acercaria* клипеус маленький, не выступающий, с маленькой цибариальной мышцей. Помимо отдельных таксонов в составе *Acercaria* выпуклый увеличенный клипеус, вмещающий большую цибариальную мышцу, имеется у некоторых других насекомых, как с сосущим ротовым аппаратом, так и с грызущим (например, у многих термитов сем. *Termitidae* и тараканов сем. *Corydiidae*). У *Tetrastigmoptera* клипеус не увеличен, не выпуклый, и этим *Tetrastigmoptera* явственно отличаются от *Copeognatha*.

2. Асимметричные мандибулы. В действительности асимметрия мандибул, выраженная у *Copeognatha*, исходна для *Mandibulata* (*Eucrustacea* + *Myriapoda* + *Hexapoda*), а утрата правой мандибулы у трипсов является аутапоморфией *Thysanoptera* (см. раздел 5.1).

3. Стилетовидные выдвигающиеся лацинии максилл. Это действительно аутапоморфия *Acercaria*, но она отсутствует у *Tetrastigmoptera* (см. раздел 5.2).

4. Лабиальные щупики редуцированы до 3 пальпомеров или утрачены. В действительности 3-члениковые лабиальные щупики исходны для *Hexapoda*, а у трипсов (относящихся к *Acercaria*) их число не только не уменьшено, но, наоборот, бывает вторично увеличено (рис. 1, 2).

5. Сходство склеритов и мышц цибариального насоса у *Copeognatha* и *Thysanoptera*. В действительности глоточно-гипофарингеальный аппарат *Copeognatha* имеет особое строение: мышца-расширитель глотки крепится на небольшом цибариальном склерите; этот склерит имеет выступ, направленный в полость глотки; на противоположной стенке глотки находится ситофорный склерит с выемкой; на задней поверхности гипофаринкса имеется пара склеритов – гипофарингеальных пластинок; под покровом гипофаринкса от ситофорного склерита к гипофарингеальным пластинкам идут тяжи, огибающие вершину гипофаринкса; от гипофарингеальных пластинок идут мыш-

цы к краю затылочного отверстия. Помимо *Copeognatha* эти детали строения есть у *Mallophaga*, но не у *Thysanoptera*. Судя по всему, наличие этих структур является аутапоморфией *Panpsocoptera*: среди *Panpsocoptera* они явственно выражены у всех *Copeognatha* (как у *Parapsocida*, так и у *Eupsocida*) и у всех *Mallophaga* (как у *Ischnocera*, так и у *Amblycera*), но у *Rhyncophthirina* они полностью утрачены в связи с развитием головотрубки, а у *Siphunculata* изменены до неузнаваемости в связи с превращением гипофаринкса и нижней губы в выдвигающиеся стилеты.

6. Наличие *areola postica*. На самом деле это не аутапоморфия *Acercaria*, а признак, исходный для *Parametabola*, поскольку он выражен не только у части представителей *Acercaria*, но и у всех *Zoraptera*.

7. Названные этими авторами признаки жилкования крыльев связаны с дискусионной гомологизацией оснований жилок.

8. Первый стернит брюшка сильно редуцирован или отсутствует. В действительности первый стернит брюшка редуцирован или полностью утрачен не только у некоторых представителей *Acercaria*, но и у многих насекомых; в то же время у некоторых *Acercaria* он вполне развит: например, у белокрылок (*Scytinelytra*) первый уромер с хорошо выраженным тергитом и стернитом образует стебелек брюшка, а у певчих цикад (*Stridulantes Latreille, 1825*) мышцы, идущие к первому стерниту брюшка, образуют мощный стридуляционный аппарат.

9. Церки утрачены. В действительности церки утрачены не только у *Acercaria*, но и у насекомых с полным превращением (*Metabola*) (см. раздел 5.6).

10–12. В качестве аутапоморфий *Acercaria* указаны еще три признака, неизвестные для ископаемых, в том числе для *Tetrastigmoptera*; два из них (слияние всех абдоминальных ганглиев и сокращение числа мальпигиевых сосудов до четырех) встречаются помимо *Acercaria* во многих других таксонах; третий (касающийся строения сперматозоида) указан ошибочно.

5. ОБЗОР ПРИЗНАКОВ

5.1. Мандибулы

Широко распространено ошибочное мнение, что мандибулы насекомых исходно одномышечковые и лишь вторично приобрели двухмышечковое приращение (Hennig, 1981); на этом основано выделение таксона *Dicondylata* Boudreaux, 1979 [= *Dicondylia* Hennig, 1953 (non *Dicondylia* Haeckel, 1866)], объединяющего *Pterygota* и *Zygentoma*, но не включающего *Microcoryphia*. В действительности мандибулы *Microcoryphia* функционально двухмышечковые (Manton, 1964; Клюге, 2000). Двухмышечковые мандибулы имеются помимо *Pterygota*, *Zygentoma* и *Microcoryphia* у многих *Entognatha*, *Myriapoda* и *Eucrustacea*; судя по всему, они исходны для *Mandibulata* (Клюге, 2000).

Исходным для *Mandibulata* является наличие молы, инцизора и кинетодонта (называемого также *lacinia mobilis*); мола и инцизор сохраняются у большинства *Eucrustacea* и *Hexapoda*; среди *Eucrustacea* кинетодонт сохраняется у *Peracarida*, *Thermosbaenacea* и *Remipedia*; среди *Hexapoda* ясно отчлененный кинетодонт сохраняется у многих личинок *Ephemeroptera* (Kluge, 2004: fig. 26C); неотчлененный кинетодонт имеется у многих насекомых (Клюге, 2000). Вероятно, исходной для *Mandibulata* является такая асимметрия мандибул, при которой у молы левой мандибулы наиболее выступает дис-

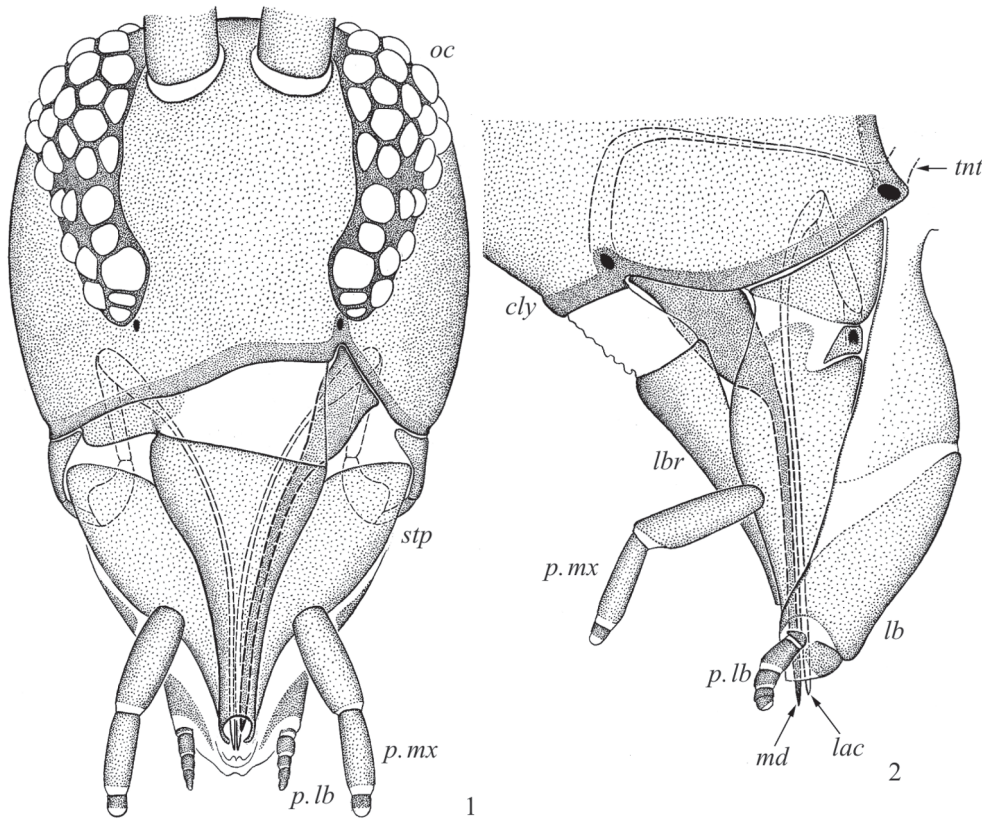


Рис. 1, 2. Ротовой аппарат трипса *Aeolothrips fasciatus* (L., 1758).

1 – голова спереди, 2 – ротовой аппарат латерально (прерывистой линией показаны скрытые части левой мандибулы и максилл, мандибула пунктирована).

Условные обозначения: *cly* – клипеус, *oc* – фасеточный глаз, *lac* – лациния максиллы, *lb* – нижняя губа, *lbr* – верхняя губа, *md* – мандибула, *p. lb* – лабиальный щупик, *p. mx* – максиллярный щупик, *stp* – стипес максиллы, *tnt* – тенториум.

тальный край, а у молы правой мандибулы наиболее выступает проксимальный край (Клюге, 2000: рис. 50Г).

У *Myriapoda* мандибулы имеют 4-шарнирное соединение с головной капсулой и поэтому способны совершать разнообразные движения – не только измельчать пищу, но и перемещать ее в рот. При таком строении мандибул нет необходимости в других подвижных ротовых придатках, так что у *Collifera* и *Chilopoda* нет аналогов максилл, и лишь у *Symphyla* имеется пара максилл простого строения (Клюге, 2000).

В отличие от мандибул многоножек, мандибулы *Hexapoda*, будучи двухмышечковыми и цельносклеротизованными, имеют лишь одну степень свободы, т. е. способны только поворачиваться относительно оси, проходящей через оба мышечка. Поэтому в грызущем ротовом аппарате насекомых помимо мандибул обязательно должны быть максиллы, способные совершать более разнообразные движения, чем мандибулы, чтобы манипулировать частицами пищи и перемещать их в рот (см. раздел 5.2).

У *Condylognatha* мандибулы утратили способность кусать и служат для прокалывания отверстия, в которое вставляется сосательная трубка, образованная сложенными лациниями максилл. Такая колющая мандибула заострена на вершине, не имеет молы и не имеет зубцов на медиальной стороне; вся мандибула погружена в тесную щель между наличником и стипесом максиллы, так что неспособна к латеральным движениям (рис. 1, 2).

В отличие от этого, мандибулы *Tetrastigmoptera* полностью сохраняют строение, свойственное мандибулам грызущего ротового аппарата: они расположены открыто и способны раздвигаться и сдвигаться; молы вполне развиты, асимметричные и способны смыкаться, перетирая пищу; инцизоры имеют зубцы, направленные медиально, так что способны схватывать и разгрызать пищевые частицы (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 1c, 2a–c; Huang et al., 2016: fig. 2f).

5.2. Максиллы

5.2.1. Строение и функция максилл у *Copeognatha*. У сеноедов (*Copeognatha*) ротовой аппарат сохраняет грызущую функцию; имеются обычные грызущие мандибулы с молой и инцизором, способные размельчить пищу, но не способные перемещать ее в рот (см. раздел 5.1). Поэтому необходимой частью ротового аппарата сеноедов являются максиллы, способные удерживать и перемещать частицы пищи. В исходном грызущем ротовом аппарате *Nexaroda* эта функция максилл обеспечивается благодаря тому, что их проксимальные членики (коксоподиты) подвижно приращены к голове и каждый разделен на два подвижно соединенных склерита (кардо и стипес), а лацинии способны сдвигаться и удерживать частицы пищи. В отличие от этого, у сеноедов утрачена подвижность в соединениях головы, кардо и стипесов, а лацинии утратили хватательную функцию. В то же время максиллы сеноедов приобрели новые детали строения, которые позволяют им выполнять ту же функцию удержания и перемещения пищевых частиц.

У всех сеноедов максилла имеет следующее строение (рис. 3, 4). Кардо утрачено. Стипес малоподвижно соединен с головной капсулой и расчленен на две доли – проксимальную, которую можно назвать **базистипес** (*basistipes*), и дистальную, которую можно назвать **максиллярная мала** (*mala maxillaris*); при этом место прикрепления щупика находится на базистипесе, а место прикрепления лацинии находится на мале; галеа вошла в состав малы и не выражена. Мышцы, исходно идущие от стипеса к тенториуму, крепятся в базистипесе. Мышцы, идущие от стипеса к щупику, также крепятся в базистипесе. Максиллярная лациния сильно удлинена, утончена и склеротизована, так что имеет вид штыря, основание которого глубоко погружено в голову. Проксимальная погруженная часть лацинии заключена в трубчатый футляр, образованный мембранозной кутикулой, соединяющей основание лацинии с внешним покровом. Благодаря эластичности лациниального футляра лациния способна вдвигаться и выдвигаться. К лацинии подходят 3 мышцы: кранио-лациниальная мышца (служащая ретрактором) (рис. 3, 4: *cr-lac*) и две мышцы, соответствующие одной исходной стипито-лациниальной мышце – одна из них крепится в базистипесе, другая в мале (рис. 3, 4: *stp-lac1*, *stp-lac2*). Лацинии расставлены и ни в каком положении, ни в выдвинутом, ни во втянутом, не могут соприкоснуться друг с другом (рис. 4); таким образом, в отличие от лациний обычного грызущего аппарата лацинии сеноедов не способны захватывать частицы пищи и перемещать их в рот. Помимо мышц, идущих к лацинии, тенториуму и щупику, максилла может иметь мышцу, идущую от базистипеса к основанию малы

(рис. 3: *stp-mal*); по всей видимости, она соответствует исходной стипито-галеальной мышце насекомых. Среди сеноедов эта мышца имеется лишь у представителей плезиоморфона *Parapsocida*, но отсутствует у всех *Eupsocida* (рис. 4) (Yoshizawa, 2002). Помимо *Parapsocida* эта мышца имеется у пухоедов (*Mallophaga*) (рис. 5).

Малу сеноедов обычно принимают за галею (Yoshizawa, 2005); однако истинная галея не может служить местом прикрепления лацинии и лациниальной мышцы. Судя по всему, стипес расчленился на базистипес и малу, а галея слилась с малой, так что подвижное сочленение между базистипесом и малой не соответствует исходному для насекомых месту сочленения между стипесом и галеей.

Мала соединена с базистипесом подвижным одномышцелковым сочленением, расположена почти под прямым углом к базистипесу и направлена вершиной медиально, так что вершины левой и правой мал могут смыкаться. Вершина малы бывает вздутой и мембранозной (рис. 3, 4) либо несет зубчики, изогнутые проксимально (рис. 5). С помощью такой малы максилла способна перемещать в рот частицы пищи, разгрызенной мандибулами. Движения малы могут обеспечиваться лишь двумя мышцами, которые крепятся к ее основанию: это мышца, идущая из базистипеса к мале (исходная стипито-галеальная мышца, сохраняющаяся у *Parapsocida* и *Mallophaga*), и мышца, идущая от малы к проксимальному концу втягивающейся лацинии (часть исходной стипито-лациниальной мышцы, имеющаяся у *Parapsocida* и *Eupsocida*). Обе мышцы могут служить флексорами малы, т. е. поворачивать малу ко рту; обратное движение малы возможно только гидравлическим способом.

Для того, чтобы использовать для сгибания малы мышцу, идущую от нее к лацинии, сеноед должен зафиксировать лацинию неподвижно. По всей видимости, это можно сделать, если с помощью мышцы, идущей от лацинии к базистипесу, выдвинуть лацинию (как в правой половине рис. 4) и упереться ее вершиной в субстрат. О том, что такой механизм используется сеноедами, косвенно свидетельствует тот факт, что у всех видов сеноедов (как *Eupsocida*, так и *Parapsocida*) выдвигающиеся лацинии максилл одинаково хорошо развиты, штыревидной формы и имеют одинаковую длину относительно размера максилл; в отличие от *Mallophaga*, они никогда не подвергаются редукции; вершины лациний у разных видов сеноедов могут различаться по форме, но всегда имеют острия, направленные дистально; вероятно, это позволяет упираться их в субстрат и использовать как опору для мышцы, идущей от лацинии к мале.

Способность максиллы совершать сложные движения, загребающие пищу в рот, необходима для насекомого с грызущими мандибулами, поскольку мандибула, будучи одночлениковой и двухмышцелковой, имеет лишь одну степень свободы и к таким движениям неспособна (см. раздел 5.1). Исходно у насекомых максилла имеет два подвижно сочлененных склерита – кардо и стипес, что позволяет максиллам совершать необходимые загребающие движения. У сеноедов расчленение максиллы на кардо и стипес утрачено, но это компенсируется ее расчленением на базистипес и малу. В отличие от кардо и стипеса, к каждому из которых исходно подходят мышцы от эндоскелета головы, к мале такие мышцы не подходят. Поэтому мала должна иметь способность двигаться либо с помощью мышцы, идущей к ней от базистипеса, либо с помощью сложного механизма, включающего выдвигающуюся лацинию.

У *Parapsocida* сохраняется полный набор мышц, исходно присущий максилле насекомых, так что мала может двигаться и мышцей, идущей из базистипеса, и мышцей, идущей от лацинии (см. рис. 3). По всей видимости, таксон *Parapsocida* является плезио-

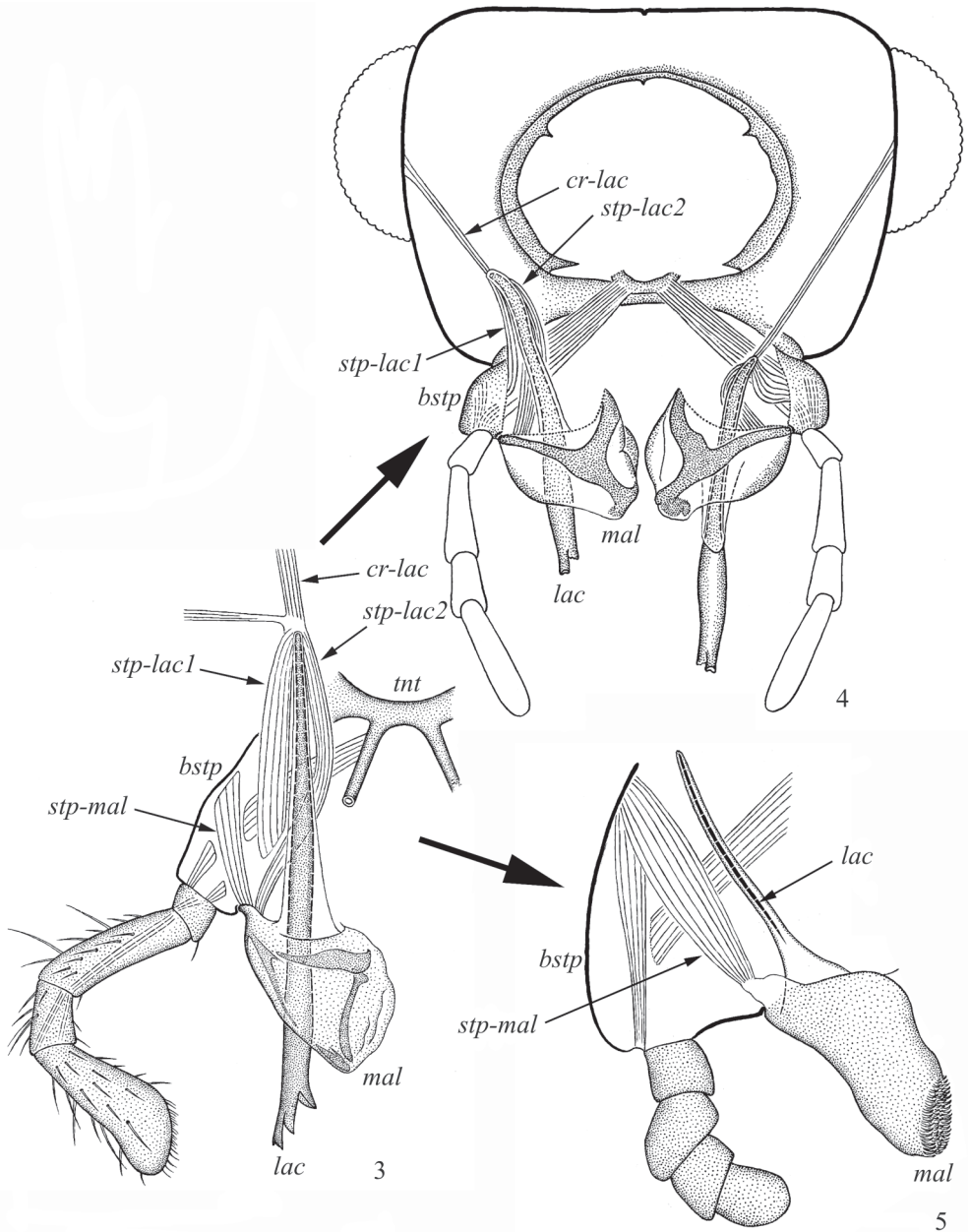


Рис. 3–5. Максиллы Panpsocoptera.

- 3 – *Papuapsocus* sp. (Parapsocida), правая максилла, вид спереди (стипес показан в разрезе);
 4 – *Metylophorus nebulosus* (Stephens, 1836) (Eupsocida), срез головы впереди максилл, вид спереди (показаны только максиллярные мышцы); 5 – *Laemobothrion maximum* (Scopoli, 1763) (Mallophaga), левая максилла.

bstp – базистипес, *cr-lac* – краниальная мышца лацинии, *lac* – лациния максиллы, *mal* – мала, *stp-lac1* – стипитальная мышца лацинии, *stp-lac2* – малярная мышца лацинии, *stp-mal* – стипито-малярная мышца, *tnt* – тенториум. .

морфоном, предковым как для Eupsocida, так и для Parasita (среди которых грызущий ротовой аппарат сохраняется у Mallophaga).

У Eupsocida утрачена мышца, идущая от базистипеса к мале, так что движения малы могут осуществляться только с помощью выдвигающейся лацинии (см. рис. 4).

У Mallophaga, наоборот, лациния подверглась редукции, и мала двигается только мышцей, идущей к ней от базистипеса (см. рис. 5).

Ротовой аппарат сеноедов вполне мог быть предшественником колюще-сосущего аппарата Condylgnatha, у которых выдвигающиеся лацинии максилл изменены так, что при выдвижении за пределы головы образуют сосательную трубку. В сосущем аппарате Condylgnatha мандибулы утратили жевательную функцию; такой ротовой аппарат неспособен измельчать твердые частицы пищи, поэтому подвижные максиллярные малы стали ненужными. В результате этого малы исчезли и вся максилла оказалась состоящей из стипеса, неподвижно соединенного или слитого со стенкой головы, и выдвигающейся лацинии, входящей в состав сосательного аппарата.

5.2.2. Принципиальные отличия максилл Tetrastigmoptera от максилл Coreognatha. Судя по опубликованным рисункам и фотографиям *Mydiognathus eviohlhoffae* (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 1c, 2a–c; Huang et al., 2016: fig. 1g, 2a–g), ротовой аппарат Tetrastigmoptera имеет строение обычного грызущего ротового аппарата и отличается от исходного лишь удлинением его частей. В отличие от Coreognatha, у Tetrastigmoptera имеются обычного строения максиллярные галеи, которые расположены латеральнее лациний и вытянуты параллельно лациниям, а лацинии левой и правой максилл сближены и изогнуты вершинами друг к другу, так что способны удерживать частицы пищи.

Авторы этих публикаций считают, что у *M. eviohlhoffae* лациния утратила связь со стипесом и способна вдвигаться и выдвигаться, как у Coreognatha. Однако на опубликованных изображениях вершины обеих лациний находятся на одном уровне, вровень с вершинами галей и мандибул. В отличие от них, у мертвых сеноедов лацинии оказываются в разной степени выдвинутыми (см. рис. 4). Это говорит о том, что лацинии *M. eviohlhoffae* в основании причленены к стипесу и неспособны выдвигаться и втягиваться.

На опубликованных изображениях *M. eviohlhoffae* строение проксимальных частей максиллы не вполне ясно, но авторы указывают, что максилла имеет хорошо разделенные кардо и стипес (Yoshizawa, Lienhard, 2016: 231, Fig. 2a; Huang et al., 2016: 5). В отличие от Tetrastigmoptera, у всех Acercaria, включая Coreognatha, расчленение максиллы на кардо и стипес утрачено.

5.3. Крыловая сцепка

У всех Parametabola крыловой аппарат переднемоторный: в полете задние крылья всегда сцеплены с передними и движутся пассивно. У некоторых представителей Parametabola перекрестные крыловые мышцы заднегруди утрачены, у некоторых они вполне развиты; независимо от этого, в полете задние крылья, будучи прицеплены к передним, не способны совершать самостоятельных активных движений и лишь повторяют движения передних крыльев.

Аппарат, сцепляющий заднее крыло с передним, по-разному устроен в разных таксонах Parametabola. В некоторых случаях имеются сразу два сцепочных аппарата;

это говорит о том, что в ходе эволюции сцепочные аппараты заменяли друг друга. У *Zoraptera* сцепка обеспечивается многочисленными щетинками: у современных представителей на костальном крае заднего крыла имеются щетинки, загнутые дистально и способные сцепляться с прямыми щетинками заднего края переднего крыла; у вымершего *Zorotypus acanthothorax* Engel et Grimaldi, 2002 сцепочные щетинки на заднем крае переднего крыла крючковидно загнуты на вершине (Engel, Grimaldi, 2002: fig. 10). У *Coleognatha* костальная жилка заднего крыла фиксируется замком, расположенным около вершины клавального желоба. Среди *Panphysapoda* (т. е. *Thysanoptera* s. l.) у *Palaeophysapoda* на костальном крае заднего крыла имеется ряд крючковидных щетинок, загнутых дорсально и сцепляющихся с подвернутым задним краем переднего крыла (рис. 7); у *Neothysanoptera* (т. е. *Thysanoptera* s. str.) помимо этого ряда на заднем крыле есть одна вентральная крючковидная щетинка, сцепляющаяся с крепкими щетинками на вершине клавуса переднего крыла (рис. 8, 9). У *Saltipedes* одна дорсальная крючковидная щетинка, расположенная посередине костальной жилки заднего крыла, сцепляется с подвернутым краем переднего крыла. Кроме того, у всех *Psyllaleyroda* (и у *Saltipedes*, и у *Scytinelytra*) имеется ряд нефункционирующих крючковидных сцепочных щетинок на проксимальной части костальной жилки заднего крыла. У *Aphidosocsa* пучок крючковидных щетинок на переднем крае заднего крыла сцепляется с подвернутым задним краем переднего крыла. У *Auchenorrhyncha* загнутый выступ заднего крыла сцепляется с подвернутым задним краем переднего крыла; кроме того, имеется ряд нефункционирующих крючковидных сцепочных щетинок на проксимальной части костальной жилки заднего крыла. У *Heteropteroidea* передний край заднего крыла фиксируется замком, расположенным около вершины клавального желоба.

Следует обратить внимание на консервативность в наличии или отсутствии сцепочного аппарата при разнообразии его конструкций. В то время как у всех *Parametabola* крыловая сцепка имеется независимо от формы крыльев и наличия или отсутствия крыловых мышц в заднегруди, у всех *Neuropteroidea* и у всех *Mecoptera* крыловая сцепка отсутствует, также независимо от формы и функции крыльев.

Авторы, обсуждавшие филогенетическое положение *Tetrastigmoptera* (Yoshizawa, Lienhard, 2016; Huang et al., 2016), указывают на наличие некоего образования под названием «jugal ‘bar’» у разнообразных *Parametabola*, *Neuropteroidea* и *Hymenoptera*. Вероятно, здесь смешаны сцепочные аппараты разных конструкций (имеющиеся у *Parametabola* и *Hymenoptera*, но отсутствующие у *Neuropteroidea*) и сенсорный контактный аппарат, образованный югумом переднего крыла и френулюмом заднего крыла (имеющийся у *Neuropteroidea* и *Mecoptera*, но отсутствующий у *Parametabola* и *Hymenoptera*). Юго-френатный аппарат *Neuropteroidea* и *Mecoptera* выполняет лишь сенсорную функцию и не служит механической сцепкой. Вероятно, недоразумение связано с публикациями Тиллиарда (Tylliard, 1918, 1919), в которых юго-френатный сенсорный аппарат неудачно назван «wing-coupling apparatus».

В отличие от всех *Parametabola*, у *Tetrastigmoptera* крыловой аппарат бимоторный, и сцепка между передним и задним крылом отсутствует. С этим связано наличие одинаково развитых птеростигм на крыльях обеих пар.

5.4. Вершинные шпоры голени

Вершинные шпоры голени представляют собой два подвижно отчлененных гиподермосодержащих отростка щетинковидной формы, расположенных на вершине

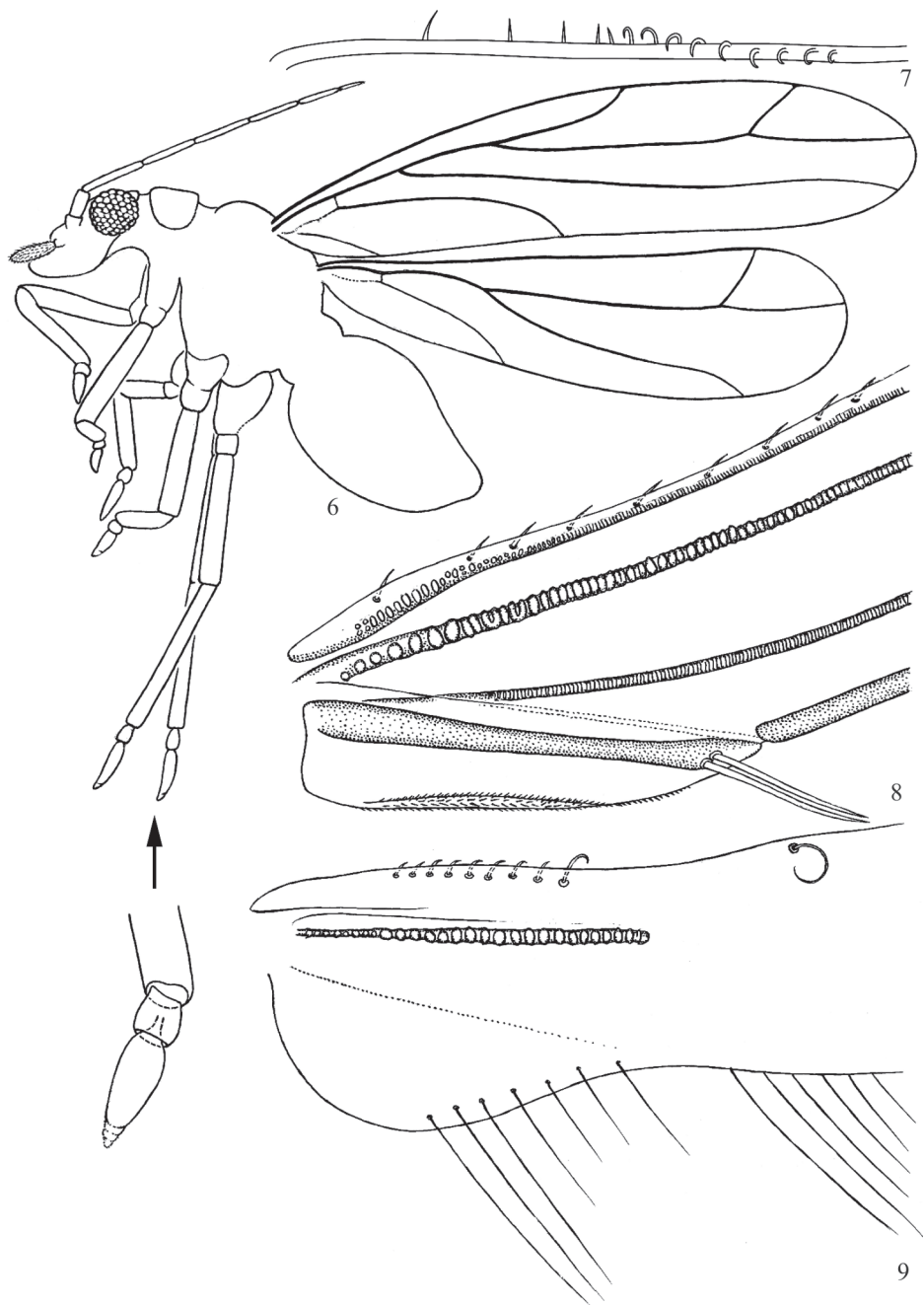


Рис. 6–9. Panphysapoda.

6 – *Jantardachus reductus* Vishniakova, 1981 (голотип), общий вид и увеличенная задняя лапка;
 7 – *Jantardachus perfectus* Vishniakova, 1981 (голотип), костальная жилка заднего крыла, дорсально (основание слева); 8, 9 – *Aeolothrips fasciatus* (L., 1758), основания левых переднего и заднего крыльев вентрально в расщепленном состоянии.

голении, на ее внутренней стороне. При линьке новая шпора развивается внутри кутикулы шпоры предыдущего возраста (в отличие от щетинки, которая развивается под кутикулой, не попадая в полость старой щетинки). Вероятно, такие шпоры исходно присущи Neoptera. У других насекомых (Odonata, Ephemeroptera, Triplura и Entognatha) подобные шпоры не встречаются: среди этих таксонов только у Zygentoma имеется отчлененный зубцевидный вырост на вершине голени, но он расположен не на внутренней, а на наружной стороне голени, всегда один и не имеет щетинкоподобного строения. Среди Neoptera шпоры имеются у части Idioprothoraca, Rhipineoptera и Metabola, но утрачены у всех Parametabola. Помимо Parametabola шпоры утрачены также у некоторых других Neoptera: среди Idioprothoraca они имеются у Notoptera, но утрачены у Embioptera; среди Rhipineoptera имеются у Pandictyoptera, Saltatoria и многих Plecoptera, но утрачены у Spectra и Dermaptera; у Metabola шпоры имеются только у имаго и куколок, но утрачены у личинок; при этом у имаго Strepsiptera, Aphaniptera и в отдельных таксонах в составе Eleuterata, Hymenoptera, Diptera и Lepidoptera на ногах тех или иных пар или на всех ногах одна или обе шпоры утрачены.

У всех Parametabola вершинные шпоры голени утрачены; могут быть развиты лишь вторичные придатки, похожие на шпоры. Иногда на вершине голени имеются одна или несколько крепких щетинок, внешне похожих на шпоры. На прыгательных задних ногах Auchenorrhyncha и Saltipedes вершины голени несут поперечные ряды шиповидных щетинок или неподвижных зубцов, функционально заменяющих шпоры. Иногда все или некоторые из этих зубцов отчленены, и таким образом преобразованы во вторичные шпоры; в частности, у Delphacidae один зубец преобразован в очень крупную подвижную шпору; у Stridulantes вершина задней голени несет много вторичных шпор. Во всех этих случаях вторичные шпоры отличаются от исходных хотя бы тем, что их число не равно двум.

В отличие от всех Parametabola, у Tetrastigmoptera на вершине голени имеются две шпоры исходного для Neoptera строения (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 1e; Liang et al., 2016: fig. 3c).

5.5. Число члеников лапки

Исходное число члеников лапки (тарсомеров) у Amyocerata – пять. Об этом говорит то, что пятичлениковые лапки встречаются в далеких друг от друга филогенетических ветвях амиоцерат: Triplura (только у Lepidotrichidae), Ephemeroptera (у имаго и субимаго многих таксонов), Idioprothoraca (у Notoptera), Rhipineoptera (у многих Raptoridae, у всех Neoblattariae, у примитивных Isoptera, у примитивных вымерших представителей Saltatoria, у многих Spectra и у примитивных вымерших представителей Dermaptera) и Metabola (у имаго и куколок большинства представителей). Во многих таксонах Amyocerata число члеников лапки уменьшено. Следует обратить внимание на то, что в ходе эволюции число члеников лапки никогда не увеличивалось, так что ни у каких насекомых лапки не имеют больше пяти члеников. В этом отношении лапки отличаются от других членистых придатков, таких как максиллярные и лабиальные щупики, жгутики антенн и церки, число члеников которых в ходе эволюции не только уменьшалось, но и увеличивалось.

У всех Parametabola число тарсомеров не бывает более трех. Высказано предположение, что сокращение числа тарсомеров до трех произошло независимо у Zoraptera, у Coreognatha и у Acercaria (Yoshizawa, Lienhard, 2016: 242; Huang et al., 2016: S3:

character 31). Это предположение могло бы показаться правдоподобным, если ограничиться указанием числа тарсомеров у имаго, поскольку 3-члениковые лапки явно независимо возникли в разных неродственных друг другу таксонах насекомых; однако Parametabola характеризуются определенным изменением числа тарсомеров в онтогенезе.

Исходным для Parametabola является то, что у личинки лапка 2-члениковая, а при линьке на имаго она становится 3-члениковой благодаря разделению дистального членика на два (рис. 10). В ходе эволюции в различных ветвях Parametabola многократно происходил переход от 3-члениковой к 2-члениковой лапке у имаго в результате того, что при последней линьке 2-й членик личиночной лапки остается неразделенным. В некоторых таксонах Parametabola произошло дальнейшее сокращение числа тарсомеров, так что лапка утратила расчленение и/или слилась с голенью у Siphunculata, некоторых Mallophaga, у личинок и некоторых имаго Thysanoptera, у некоторых Heteroptera и некоторых Plantisuga. Единственным исключением являются Subtericomes, у которых на задней ноге лапка состоит из трех члеников не только у имаго, но и у личинки; вероятно, здесь произошло увеличение числа личиночных тарсомеров в результате имагинизации прыгательной задней ноги, что может быть связано с ее необычной модификацией.

У других насекомых, имеющих 3-члениковые и 2-члениковые лапки, развитие лапки в онтогенезе может происходить иначе, чем у Parametabola. В частности, у Embioptera, Plecoptera, Dermaptera и у отдельных представителей Raptoriae, Isoptera, Saltatoria и Spectra лапки 3-члениковые, но у этих групп они 3-члениковые не только у имаго, но и у личинок всех возрастов. У некоторых Plecoptera (Chloroperlidae) и у некоторых Saltatoria (Tetrigidae и Tridactylidae) лапки преобразовались из 3-члениковых в 2-члениковые, но не путем слияния двух дистальных члеников, а, наоборот, путем слияния проксимальных члеников. Лишь у Odonata и Microcoyphia расчленение лапки имеет некоторое сходство с таковым у Parametabola. У Odonata лапка личинки первого возраста не расчленена, при последующих личиночных линьках сначала обособляется 1-й членик, затем разделяются 2-й и 3-й членики; в отличие от Parametabola, в большинстве случаев лапка становится 3-члениковой до линьки на имаго (Tillyard, 1917). У Microcoyphia лапки 3-члениковые или преобразовались в 2-члениковые благодаря слиянию двух дистальных члеников; в отличие от Parametabola, число члеников не меняется в онтогенезе.

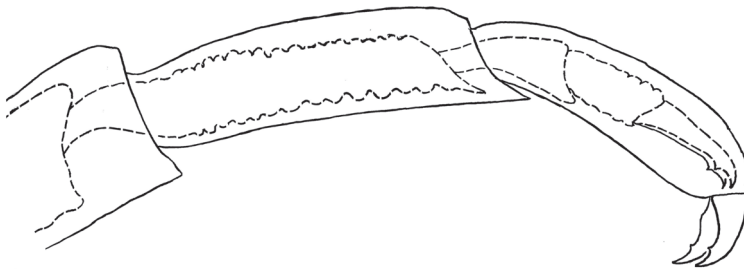


Рис. 10. *Elipsocus hyalinus* (Stephens, 1836) (Coreognatha): лапка личинки перед линькой на имаго (прерывистой линией показана имагинальная лапка, скрытая под личиночной кутикулой).

Таким образом, строение лапки *Parametabola* является уникальной аутапоморфией, свидетельствующей о голофилии этого таксона. По крайней мере среди *Coreognatha* и *Arthroidignatha* имеются представители с характерным онтогенезом 3-члениковой лапки. У *Zoraptera* лапки 2-члениковые, что также укладывается в диагноз *Parametabola*.

В отличие от *Parametabola*, у *Tetrastigmoptera* лапки 4-члениковые (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 1e; Liang et al., 2016: fig. 3c), что противоречит отнесению *Tetrastigmoptera* к *Acercaria* и предположениям об их родстве с *Coreognatha* и/или *Condylognatha* (см. раздел 4.1–4.5).

5.6. Отсутствие церков

Утрата церков – это единственный признак, общий для *Tetrastigmoptera* и *Acercaria*. Помимо *Tetrastigmoptera* и *Acercaria* церки утрачены также у насекомых с полным превращением (*Metabola*) (см. ниже).

Часто «церками» называют любые придатки на конце тела членистоногого. Так, применительно к *Symphyla* «церками» называют парные прядильные придатки, отходящие от заднего края того туловищного тергита, за которым следует тельсон (так что в ходе добавления новых сегментов одни «церки» сменяются другими). Применительно к таксону *Nematomphora* Verhoeff, 1913 (в составе *Diplopoda*) «церками» называют прядильные придатки, отходящие от заднего края тельсона. Применительно к *Chilopoda* «церками» называют последнюю пару туловищных ног, которые направлены назад, не используются при ходьбе и иногда сильно видоизменены. Вероятно, с этим связано широко распространенное ошибочное мнение, что церки насекомых тоже произошли от ног. Среди *Entognatha* у *Collembola* и *Protura* нет ничего, что можно было бы принять за церки, а применительно к *Diplura* «церками» называют пару придатков на конце десятого (последнего) сегмента брюшка. Принято считать, что эти придатки *Diplura* гомологичны церкам *Amyocerata*. Однако исследование мускулатуры у *Campodeidae* показало, что мышцы, сдвигающие эти придатки, имеют исходно вентральное прикрепление в отличие от мышц настоящих церков, которые имеют исходно дорсальное прикрепление (Клюге, в печати). У *Japygidae* эти придатки преобразованы в клещи, а их мускулатура так видоизменена, что определить ее исходное место прикрепления невозможно. Я предлагаю называть хвостовые придатки *Diplura* **псевдокаудалиями**. Вероятно, псевдокаудалии произошли от каких-то вентральных придатков брюшка (но не гомологичны прыгательной вилке *Collembola*, которая двигается дорсальными мышцами).

У *Amyocerata* исходно имеются **каудалии** (церки и парацерк) – три придатка на конце десятого (последнего) сегмента брюшка (Kluge, 2004). Мышцы, идущие к основаниям каудалий, крепятся к тергиту, а срединная каудалия (парацерк) находится дорсальнее анального отверстия; т. е. каудалии, в отличие от псевдокаудалий, являются исходно дорсальными. Все три каудалии имеются у всех *Triplura* и *Ephemeroptera*, тогда как у *Metapterygota* сохраняются только парные каудалии (церки) упрощенного строения. Пара церков с подходящими к ним мышцами сохраняется у всех *Odonata*, *Idioprothoraca*, *Rhipineoptera* и *Zoraptera*, но утрачена у *Acercaria* и *Metabola*. Судя по тому, что среди *Parametabola* настоящие церки (с мышцами, идущими к ним от десятого тергита брюшка) имеются у *Zoraptera*, утрата церков не является аутапоморфией *Eumetabola*, а произошла независимо у *Acercaria* и у *Metabola*.

У некоторых *Metabola* на десятом сегменте брюшка имеются парные придатки (**соции**), которые некоторые авторы принимают за «церки». В отличие от настоящих

церков, к этим придаткам не подходят мышцы. Соции имеются лишь в отдельных таксонах и у отдельных полов, так что неясно, является ли их наличие исходным для *Metabola* или они возникали несколько раз независимо.

6. НЕСОСТОЯТЕЛЬНОСТЬ ТАК НАЗЫВАЕМОГО «ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА» НА ОСНОВЕ ПАРСИМОНИИ

Никакой анализ с использованием парсимонии (PAUP) не может служить доводом в пользу какой-либо гипотезы о филогении, поскольку понятие парсимонии (т. е. экономности) несовместимо с существующей теорией эволюции (Клюге, 2000). Каждый исследователь имеет право не соглашаться с общепринятой теорией, но в этом случае он должен высказать свою точку зрения и действовать в соответствии с той теорией, которую он считает правильной. В противоположность этому, авторы, использующие принцип парсимонии, одновременно с этим выражают свое согласие с дарвиновской теорией эволюции и с хенниговским принципом анализа филогении на основе апоморфий, в которых предположение об экономности эволюции исключено.

Так называемый «филогенетический анализ» на основе парсимонии начинают с того, что строят таблицу таксон/признак, что само по себе затрудняет дальнейший анализ, поскольку принцип построения такой таблицы противоположен иерархическому принципу филогенетической системы. Поскольку разнообразие реально существующих признаков подчиняется ирарархической закономерности, определяемой филогенией, можно вставить эти признаки в прокрустово ложе прямоугольной таблицы, только исказив их формулировки. В результате этого большинство признаков, содержащихся в таких таблицах, либо неверно, либо не имеет филогенетического значения.

Два коллектива авторов (Yoshizawa, Lienhard, 2016; Huang et al., 2016) выполнили такие «анализы» филогении для определения систематического положения *Tetrastigmoptera*. Таблицы таксон/признак были составлены ими независимо друг от друга, но основаны на одном и том же ограниченном наборе литературных источников, что привело к сходным неверным результатам «анализа». Ошибки, допущенные этими авторами, в некоторой степени закономерны и определяются широко распространенными заблуждениями, что заставляет меня указать здесь некоторых из них.

6.1. Малая таблица

17 соавторов (Huang et al., 2016) построили таблицу таксон/признак, включающую лишь 16 произвольно выбранных современных и ископаемых видов насекомых и лишь 60 произвольно сформулированных признаков. Эта матрица и описание использованных в ней признаков вынесены в приложения S3 и S4, которые опубликованы в нечитаемом формате, так что для их изучения мне пришлось проделать большую работу по копированию, конвертированию и ручному редактированию текстов. Из 60 признаков, содержащихся в матрице, примерно 2/3 неверны или не имеют смысла. Ниже приведены лишь некоторые из них (под теми же номерами, что и в обсуждаемой публикации).

1. Голова опистогнатная / не опистогнатная. В действительности положение головы у насекомых имеет все переходы от прогнатного к гипогнатному и опистогнатному; в некоторых случаях положение головы связано с важными деталями строения (например, с наличием постгенального моста у *Heteroptera*), в других случаях произвольно (например, у таракана в покое голова гипогнатная, а при питании прогнатная).

6. Положение передних тенториальных ямок. Для современных Thysanoptera в приложении S3 оно указано как смещенное дорсально, а в таблице S4 как фронтальное. Для *Southia* оно неверно указано как смещенное дорсально (на самом деле вентральное, как у всех Subtericornes).

7. Авторы усматривают сходство Tetrastigoptera и *Southia* (как представителя Arthroidignatha) в том, что глазки расположены на передней стенке головы; однако у Tetrastigoptera это положение соответствует исходному для насекомых, а у *Southia* связано с особой формой головы, являющейся аутапоморфией Subtericornes и не встречающейся у других Arthroidignatha.

8. Глазки сближены / расставлены. Это признак используется как диагностический для определенных таксонов, но варьирует или имеет промежуточное состояние в других таксонах, так что не может быть записан в матрицу для всех насекомых.

9. Клипеус разделен / не разделен бороздой на анте- и постклипеус. В приложении S3 он указан как разделенный у части Arthroidignatha (Cicadoidea, но не Aphidoidea), у части Coreognatha и у всех Thysanoptera; в таблице S4 указан как разделенный у обоих включенных в нее видов Coreognatha и у единственного включенного вида Arthroidignatha. Здесь неясно, что авторы называют «антеклипеусом» и «постклипеусом»: у разных видов наличник бывает пересечен теми или иными поперечными вдавлениями или бороздами (в том числе у Aphidoidea); применительно к Thysanoptera эти авторы называют «антеклипеусом» не область наличника, отделенную бороздой, а сочленовную мембрану между наличником и верхней губой.

10. «Постклипеус» неверно указан как сильно увеличенный у *Thrips* и *Southia*. В действительности у *Thrips* наличник небольшой и не выступает (как и у прочих Thysanoptera – см. рис. 1, 2); у *Southia*, как и у прочих Subtericornes, наличник сильно уменьшен.

11. Наличие обособленных параклипеальных долей неверно указано как синапоморфия Tetrastigoptera, Thysanoptera и Arthroidignatha (см. раздел 4.5).

12. Мембранозная средняя часть клипеуса неверно указана как общий признак Tetrastigoptera и Thysanoptera (см. раздел 4.5).

13. Удлиненная верхняя губа (длина не менее чем вдвое превосходит ширину) указана как синапоморфия Tetrastigoptera, Thysanoptera и Arthroidignatha. Среди Tetrastigoptera этот признак помимо *Psocorrhyncha* указан для трех других ископаемых видов, пропорции верхней губы которых неизвестны. В действительности у Thysanoptera и Arthroidignatha длина верхней губы может менее чем вдвое превышать ее ширину (см. рис. 1). Сильное удлинение верхней губы независимо происходило в разных таксонах насекомых (например, у Diptera и Aphaniptera, не включенных в этот анализ).

14. Левая мандибула Thysanoptera в приложении S3 правильно указана как стилетовидная, но в таблице S4 указана как не стилетовидная.

15. Правая мандибула Thysanoptera указана как стилетовидная, хотя она полностью утрачена.

17. Лациния Tetrastigoptera ошибочно указана как отделенная от стипеса (см. раздел 5.2.2).

21. В таблице S4 наличие разделенных кардо и стипеса указано для *Southia* и для *Moundthrips*; первое явно неверно (поскольку у всех Arthroidignatha кардо и стипес вошли в состав стенки головы), данных о втором нет в описании (Nel et al., 2007).

22. Разделение щеки на две части. Признак основан на неверной гомологизации участков головной капсулы и максиллы (см. раздел 4.5). В таблице S4 фигурируют 3 состояния этого признака (0, 1 и 2), тогда как в приложении S3 охарактеризованы только два состояния (0 и 1).

23. 5 члеников максиллярного щупика неверно указаны для *Xyela* (на самом деле их число вторично увеличено до 7).

27. Для Thysanoptera неверно указано не более 2 члеников лабиального щупика; в действительности их бывает больше (см. рис. 1, 2).

30. Орган Пеармана; в приложении S3 указаны два состояния признака (0 и 1), в таблице S4 – три состояния (0, 1 и 2).

31. Число тарсомеров. Здесь указано только число тарсомеров у имаго без учета их онтогенеза, из-за чего пропадает синапоморфия Zoraptera, Coreognatha и Condylognatha (см. раздел 5.5).

32. Наличие парных плантул на лапках неверно указано для *Eusthenia* и *Periplaneta* (в действительности парные плантулы отсутствуют у всех Plecoptera и Pandictyoptera). В приложении S3 утверждается, что утрата парных плантул является апоморфией Eumetabola. В действительности парные выступы (плантулы) на члениках лапок имеются у разных неродственных насекомых, опирающихся на всю лапку (например у многих жуков), но отсутствуют у большинства насекомых.

37. Бахрома (fringe) на заднем крае крыла указана как имеющаяся у *Moundthrips*, тогда как в описании этого таксона указано ее отсутствие (Nel et al., 2007).

39. Заднее крыло незначительно / значительно меньше переднего. Толкование этого признака очень произвольно. В действительности у Hymenoptera (в том числе у *Xyela*) и у Coreognatha (в том числе у *Burmacompsocus* и *Libanomphientomum*) заднее крыло уменьшено в одинаковой степени, но здесь оно у *Xyela* указано как большое, а у *Burmacompsocus* и *Libanomphientomum* – как маленькое.

40. Общий ствол $R + M + CuA$ неверно указан как отсутствующий у *Xyela*; в действительности этот ствол имеется у всех Hymenoptera.

45. Медиальная жилка у *Eusthenia* неверно указана как имеющая более 4 ветвей (на самом деле двуветвистая, как и у большинства других Plecoptera), у *Zorotypus* неверно указана как трехветвистая (на самом деле неразветвленная).

46. Жилка RP у *Xyela* неверно указана как не раздвоенная (на самом деле раздвоенная в отличие от Neohymenoptera Grimaldi et Engel, 2005).

52. Наличие «jugal ‘bar’» указано как свойственное Eumetabola. Если под этим термином понимать какое-либо образование, связанное с югальной областью крыльев, то его наличие неверно указано для *Xyela* (и в целом для Hymenoptera), обоих представителей Coreognatha и для *Southia* (и в целом для Parametabola). Если же под этим термином понимать любое устройство (не обязательно в югальной области), обеспечивающее сцепку переднего и заднего крыльев в полете, то его отсутствие неверно указано для *Thrips* (см. раздел 5.3). В любом случае это не может быть исходным признаком Eumetabola (см. раздел 5.3).

53. Наличие первого стернита брюшка неверно указано для *Xyela* (у которых он отсутствует, как и у прочих Hymenoptera).

54. Первый сегмент брюшка не очень узкий / очень узкий. Толкование этого признака весьма произвольно; в приложении S3 авторы отмечают, что этот признак варьирует

даже в пределах известных им представителей Coreognatha, и при этом упоминают *Lachesilla*, не включенный в таблицу S4.

55. Утверждается, что у самок Thysanoptera IX и X тергиты брюшка редуцированы. На самом деле они, наоборот, увеличены по сравнению с большинством других насекомых.

57. Наличие яйцеклада неверно указано для *Eusthenia*; на самом деле яйцеклад утрачен у всех Plecoptera.

58. Наличие гонангулюма, не слитого с IX тергитом, неверно указано для *Eusthenia* (у которых, как и у всех Plecoptera, утрачен не только гонангулюм, но и весь яйцеклад), а его отсутствие неверно указано для Acercaria и Odonata (приложение S3). В действительности у части Acercaria и у части Odonata сохраняется полноценный яйцеклад с хорошо отчлененным гонангулюмом (Клюге, 2000: рис. 62).

59. Наличие гоностилей неверно указано для *Eusthenia* и *Xyela*. В действительности у *Eusthenia*, как и у прочих Plecoptera, у обоих полов отсутствуют какие-либо гомологи или аналоги гоностилей. У *Xyela*, как и у прочих Metabola, настоящие гоностилии отсутствуют (Клюге, 2003); некоторые авторы принимают за производные гоностиллей гонофорцепсы или вользеллы, имеющиеся у Hymenoptera и являющиеся производными фаллического комплекса.

6.2. Большая таблица

Два других автора (Yoshizawa, Lienhard, 2016) построили таблицу таксон/признак из 33 таксонов (некоторые крупные таксоны высокого ранга и некоторые случайные виды) и 118 беспорядочно расположенных случайных признаков и на основании ее построили дендрограмму сходства (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 6). На другой дендрограмме сходства, построенной на основании той же таблицы, вместо названий крупных таксонов фигурируют родовые названия (Yoshizawa, Lienhard, 2016: fig. 5); например, название отряда Odonata заменено на непригодное родовое название *Ictinus*, название отряда Hymenoptera заменено на название рода *Xyela*, название несуществующего таксона Coccina заменено на родовое название *Coccus* и др. В некоторых случаях эта замена существенно меняет смысл, поскольку многие признаки верны для указанного рода, но неверны для указанного отряда. Строка таблицы, содержащая признаки *Embidopsocus*, сдвинута на один знак влево, что должно было повлиять на результаты вычислений. Из признаков, содержащихся в матрице, более половины неверны или не имеют смысла. Ниже они приведены под теми же номерами, что и в обсуждаемой публикации.

4. В таблице мандибулы Hymenoptera указаны как неудлиненные, в отличие от удлиненных у *Mydiognathus*; на самом деле у некоторых перепончатокрылых мандибулы удлинены в той же мере, как у *Mydiognathus*. В дендрограмме отряд Hymenoptera заменен на род *Xyela*; мандибулы *Xyela* действительно не удлинены.

5. Для Thysanoptera указано наличие отчлененного кардо; на самом деле обособленные склериты, имеющиеся у оснований максилл трипсов (см. рис. 2), не соответствуют кардо; в отличие от настоящих кардо, от них не идут мышцы к тенториуму и они не обладают подвижностью.

6. У Siphunculata (под неверным названием «Anoplura») лациния указана как отсутствующая, а у Amblysega и Isachnosега как присутствующая; на самом деле состояние этого признака во всех трех таксонах одинаковое: лациния либо отсутствует, либо вестигиальная (см. рис. 5).

7. Лациния указана как отделенная от стипеса у всех представителей Coreognatha, Mallophaga и Arthroidignatha, но не у Thysanoptera. В действительности у Thysanoptera и Arthroidignatha лациния имеет одинаковое строение: она обособлена от стипеса, но вторично соединена с ним (или со стенкой головы, с которой слился стипес) посредством вторичного рычага, идущего внутри головы от основания лациниального кармана к внешнему покрову (см. рис. 1, 2).

8. Лацинии Amblycera и Ischnocera указаны как удлиненные и стилетовидные, тогда как на самом деле они отсутствуют или сильно редуцированы.

12. Исходя из того, что «jugal bar» указан для представителей Hymenoptera, Coreognatha и Condylgnatha, можно предположить, что под этим словосочетанием авторы имеют в виду аппарат, сцепляющий крылья в полете, хотя у этих насекомых сцепочный аппарат никак не связан с югальной областью крыла (см. раздел 5.3); в этом случае наличие «jugal bar» неверно указано для *Nevrorthus* (относящегося к Neuropteroidea-Birostrata), поскольку у всех Neuropteroidea передние и задние крылья не способны сцепляться в полете. Наличие «jugal bar» неверно указано также для *Liposcelis*, не имеющего крыльев.

14. В таблице глаза личинок у Hymenoptera неверно указаны как дезинтегрированные или внутренние (на самом деле они, если имеются, сложные однолинзовые), а у Scytinelytra как развитые (на самом деле они внутренние). На дендрограмме отряд Hymenoptera заменен на род *Xyela*, личинки которого утратили глаза в связи с переходом к обитанию в тканях растений.

15. Наружные крыловые зачатки неверно указаны как отсутствующие у Hymenoptera и Virostrata (под неверным названием «Neuroptera»); на самом деле у всех Metabola протоптероны (наружные крыловые зачатки) имеются в последнем преимагинальном возрасте, который принято называть куколкой. Здесь же наружные крыловые зачатки неверно указаны как имеющиеся у Scytinelytra; в действительности это единственный таксон, в котором протоптероны отсутствуют на всех стадиях развития и крылья образуются в одну линьку.

16. Наличие стадии куколки неверно указано для Thysanoptera; если покоящиеся нимфы трипсов называть «куколками», то точно такие же стадии есть у Gallinsecta, для которых указано их отсутствие.

17. Неверно указано наличие фасеточных глаз на преимагинальных стадиях у Zoraptera, Scytinelytra и Gallinsecta; в действительности у этих насекомых фасеточные глаза появляются только при линьке на имаго.

18. Наличие глазков на преимагинальных стадиях неверно указано для Zoraptera; в действительности у личинок Zoraptera глазки отсутствуют, так же как и глаза.

20. Тегулы указаны для Odonata и всех прочих насекомых, кроме Heteropteroidea; на самом деле трудно найти гомологичные части в крыловом сочленении у Odonata и у других насекомых.

Признаки с 20 по 39, относящиеся к крыловому сочленению, по-разному толкуются разными авторами. Для хорошо изученных в этом отношении таксонов *Tettigonia*, *Locusta*, Hymenoptera, Birostrata и Zoraptera все эти признаки указаны как неизвестные, что говорит о несерьезном отношении к ним авторов статьи.

40. Латеральная рука гипофаринкса указана как имеющаяся у части Arthroidignatha и у Saltatoria. На самом деле у всех Arthroidignatha гипофаринкс имеет единое модифи-

цированное строение и включает слюнный насос, мышцы которого крепятся к особым латеральным склеритам; у *Saltatoria* ничего подобного нет.

43. Первый стернит брюшка для разных таксонов произвольно указан как отсутствующий или присутствующий: например, у *Hymenoptera* (у которых он всегда отсутствует) он указан как присутствующий, а у *Cicadidae* (у которых к этому стерниту крепятся огромные мышцы стридуляционного аппарата) – как отсутствующий.

44. Число аксоном сперматозоида: в списке признаков указаны 4 состояния (0, 1, 2 и 3), а в таблице только 2 состояния (0 и 1), произвольно приписанные разным таксонам.

45. Гонангулом неверно указан как слитый с IX тергитом у *Odonata*, *Scytinelytra*, различных *Auchenorrhyncha*, *Heteroptera* и *Coleorrhyncha*; на самом деле в этих таксонах яйцеклад вполне развит, функционирующий, имеет отчлененный гонангулом. В то же время гонангулом указан как не слитый у *Plecoptera*, *Neuropteroidea* и *Zoraptera*; на самом деле у *Neuropteroidea* гонангулом слит с IX тергитом или утрачен, а у всех *Plecoptera* и *Zoraptera* яйцеклад и гонангулом полностью утрачены.

48. Симметрия / асимметрия гениталий самцов указана как неизвестная для исследуемого вида (*Mydiognathus*), хотя в этой же статье описаны и изображены его гениталии.

51. Число омматидиев у личинки первого возраста взято из одной публикации по *Heteroptera* и не сравнится с их числом у личинок других таксонов.

52. Число члеников лапки у личинки первого возраста указано как неизвестное для большинства таксонов (хотя оно хорошо известно), а для всех *Heteroptera* лапки указаны как одночлениковые; на самом деле у большинства *Heteroptera* личинки первого возраста имеют 2-члениковые лапки.

55. Наличие заднегрудных пахучих желез неверно указано для *Coleorrhyncha*.

56. Нижняя губа указана как имеющая неизвестное строение у *Rhyncophthirina* и *Siphunculata* (на самом деле у *Rhyncophthirina* она отсутствует, а у *Siphunculata* выдвигающаяся стилетовидная). Хоботок *Psyllina* неверно указан как 3-члениковый (в действительности 2-члениковый); строение хоботка у *Scytinelytra* авторам неизвестно (на самом деле он явственно 3-члениковый); хоботок *Aphidina* неверно указан как 3-члениковый (на самом деле у большинства 4-члениковый); хоботок *Coleorrhyncha* неверно указан как 4-члениковый (на самом деле 3-члениковый).

59. Число флагелломеров неверно указано как не большее четырех у *Odonata* (на самом деле их обычно пять) и как большее четырех у *Hymenoptera* (на самом деле разное у разных представителей). На рис. 5 отряд *Hymenoptera* заменен на род *Xyela*, у которого число флагелломеров действительно больше четырех.

60–69. Признаки, вероятно, относящиеся только к гениталиям *Panpsocoptera* и не сопоставимые с другими насекомыми; такие термины, как «mesomere», «anterodorsal extension of ventral plate», «posterior end of basal plate», не применимы к большинству насекомых.

70. Повторяет признак 18; парные глазки личинок снова неверно указаны для *Zoraptera*.

72. Неясно, что здесь названо «ventral metasternal process»: поскольку метастернум находится вентрально, любой его вырост можно назвать вентральным.

76. То, что здесь названо стебельком у *Saltipedes* и *Scytinelytra* («proximal abdomen pediculate by reduction of the 1st and 2nd segments»), имеет принципиально разное стро-

ение в этих таксонах. Для отряда Hymenoptera указано отсутствие стебелька, тогда как большинство из них стебельчатобрюхие. На рис. 5 отряд Hymenoptera заменен на род *Xyela*, у которого брюшко действительно нестебельчатое.

77. Для Saltipedes и Scytinelytra указано, что задние тазики широкие и сближенные; в действительности задние тазики в этих таксонах имеют принципиально разное строение, а широкие сближенные задние тазики имеются также у Coreognatha и многих других насекомых.

78. Орган под названием «proboscis» указан для Rhynchophthirina (наверное, имеется в виду головотрубка, образованная головной капсулой), для Siphunculata (неизвестно, что имеется в виду), для Thysanoptera (тоже неизвестно, что это) и для различных Arthroidignatha (вероятно, имеется в виду членистый хоботок, образованный нижней губой); при этом авторы утверждают, что у Scytinelytra и Gynaptera хоботок смещен назад и находится между тазами ног, а у разнообразных Auchenorrhyncha и у Coleorrhyncha не смещен, хотя на самом деле в этих таксонах положение хоботка одинаковое.

79. Задняя часть головы неверно указана как мембранозная у всех Plantisuga; на самом деле голова десклеротизована только у части личинок и у неотенических форм.

81. Яйцеклад указан как упрощенный только для Mallophaga и Rhynchophthirina, а для всех остальных (включая Plecoptera, Zoraptera, Gallinsecta и др., полностью утративших яйцеклад) он указан как не упрощенный.

84. Для Rhynchophthirina и Siphunculata указано слияние «пронотума» и передних тазиков. В действительности в обоих таксонах все ноги, включая передние, вполне подвижны, и их тазики подвижно причленены к туловищу.

85. Передние тенториальные ямки произвольным образом указаны как расположенные спереди или дорсально; например, они указаны как смещенные дорсально у Thysanoptera, Saltipedes, Gallinsecta, Cercopidae, Cixiidae, Delphacidae, Fulgoridae, Coleorrhyncha (у которых они находятся на вентральной стороне) и у Heteroptera (у которых они полностью утрачены).

86. Для Gallinsecta указано слияние головы и груди; на самом деле у имаго самцов голова не слита с грудью, а у личинок и личинкоподобных самок она неясно обособлена у этих и некоторых других Plantisuga.

87. Тело и голова для разных таксонов указаны как уплощенные и неуплощенные совершенно произвольно.

88. Задние бедра для разных таксонов указаны как увеличенные или неувеличенные совершенно произвольно (например, как увеличенные у Amblycera и Ischnocera, но неувеличенные у Zoraptera).

90. Сложные глаза с 2 или меньшим числом омматидиев неверно указаны для Gallinsecta, у которых самцы имеют большее чисто омматидиев.

91. Лабиальные щупики неверно указаны как отсутствующие у *Caecilius* и Amblycera.

93. Аристообразный флагеллум антенны неверно указан для Odonata и Cicadidae; у этих насекомых личинки имеют обычный членистый флагеллум, а у имаго антенны уменьшены, но сохраняют тот же набор члеников.

96. Мандибулярный и лациниальный стилеты одномышечковые / двухмышечковые. Этот признак непонятен, так как мандибулярный и лациниальный стилеты имеют раз-

ное происхождение и не могут иметь общего признака; у лациниального стилета нет мышцелков.

97. Стебельчатые яйца указаны для произвольно выбранных таксонов.

99. Коронарный (медиальный эпикраниальный) шов произвольным образом указан как отсутствующий в одних таксонах и имеющийся в других. На самом деле это шов, по которому происходит разрыв кутикулы при линьке, поэтому он имеется у всех личинок и бывает в той или иной мере выражен у имаго.

100. Наличие особой формы паремподиев, считающихся исходными для Heteroptera, неверно указано для Saltipedes.

101. Число члеников лапки для Odonata неверно указано как большее трех (на самом деле их три).

Признаки под номерами 102–118. Частные особенности строения претарсуса, указанные для отдельных таксонов и несопоставимые с его строением у других насекомых.

Признак под номером 107. Зубцы на коготках произвольным образом указаны как имеющиеся у одних таксонов и отсутствующие у других; на самом деле такие зубцы встречаются у отдельных видов многих из названных таксонов.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вымерший таксон Tetrastigmoptera существовал по крайней мере с перми до позднего мела. Он не имеет близкого родства ни с сеноедами (Copeognatha), ни с трипсами (Thysanoptera) и вообще не относится к Asercaria. Если он имеет родство с Parametabola, то только как ветвь, внешняя по отношению ко всем современным Parametabola (включая Zoraptera). Возможно, Tetrastigmoptera имели полное превращение и относятся к Metabola. Возможно также, что Tetrastigmoptera относятся к таксону Eumetabola, который объединяет Metabola и Parametabola, но при этом не относятся ни к Metabola, ни к Parametabola.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вишнякова В. Н. 1981. Новые палеозойские и мезозойские лофионевриды (Thripida, Lophioneuridae). В кн.: Новые ископаемые насекомые с территории СССР, с. 43–63. (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 183).
- Клюге Н. Ю. 1999. Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов. Энтомологическое обозрение **78** (1): 224–243. [Kluge N. J. 1999. A system of alternative nomenclatures of supra-species taxa. Linnaean and post-Linnaean principles of systematics. Entomological Review **79** (2): 133–147].
- Клюге Н. Ю. 2000. Современная систематика насекомых. СПб.: Лань. 332 с.
- Клюге Н. Ю. 2003. Об эволюции и гомологии генитальных придатков насекомых. Труды Русского энтомологического общества **74**: 3–16.
- Клюге Н. Ю. (в печати). Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса. Товарищество научных изданий КМК.
- Расницын А. П. 1980. Историческое развитие класса насекомых. Труды Палеонтологического института АН СССР **175**: 1–269.
- Родендорф Б. Б. 1977. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии. Палеонтологический журнал **2**: 14–22.
- Enderlein G. 1909. Zur Kenntnis frühjurassischer Copeognathen und Coniopterygiden und über das Schicksal der Archipsylliden. Zoologischer Anzeiger **34**: 770–776.
- Engel M. S., Grimaldi D. A. 2002. The first Mesozoic Zoraptera. American Museum Novitates **3362**: 1–20.
- Haliday A. H. 1836. An epitome of the British genera in the order Thysanoptera. Entomological Magazine **3**: 439–451.
- Handlirsch A. 1906–1908. Die fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1430 p., Taf. I–LI.

- Handlirsch A. 1925. Geschichte, Literatur, Technik, Paläontologie, Phylogenie, Systematik. In: Ch. Schröder (ed.). Handbuch der Entomologie. Bd. 3. Jena: pp. 1–1201.
- Hennig W. 1981. Insect Phylogeny. (Transl. & ed. by A. C. Pont, revis. notes by D. Sclee). Chichester, N. Y., Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons. 514 p.
- Huang D.-Y., Bechly G., Nel P., Engel M. S., Prokop J., Azar D., Cai Ch.-Y., van de Kamp Th., Staniczek A. H., Garrouste R., Krogmann L., Rolo T. S., Baumbach T., Ohlhoff R., Shmakov A. S., Bourgoin Th., Nel A. 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). *Scientific Reports* **6** (23004): 1–9.
- Kluge N. J. 2004. The Phylogenetic System of Ephemeroptera. Kluwer Academic Publishers. 442 p.
- Kluge N. J. 2010. Circumscriptional names of higher taxa in Hexapoda. *Bionomina* **1**: 15–55.
- Kluge N. J. 2012. General system of Neoptera with description of a new species of Embioptera. *Russian Entomological Journal* **21** (4): 371–384.
- Liang F., Zhang W. W., Liu X. 2016. A new genus and species of the paraneopteran family Archipsyllidae in mid-Cretaceous amber of Myanmar. *Zootaxa* **4105** (5): 483–490.
- Manton S.M. 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. (B)* **247** (737): 1–183.
- Martynov A.V. 1926. Jurassic fossil insect from Turkestan. 6. Homoptera and Psocoptera. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR* **20** (13–14): 1349–1366.
- Nel P., Azar D., Nel A. 2007. A new ‘primitive’ family of thrips from Early Cretaceous Lebanese amber (Insecta, Thysanoptera). *Cretaceous Research* **28**: 1033–1038.
- Nel P., Azar D., Prokop J., Roques P., Hodebert G., Nel A. 2012. From Carboniferous to Recent: wing venation enlightens evolution of thysanopteran lineage. *Journal of Systematic Palaeontology* **10** (2): 385–399.
- Nel P., Retana-Salazar A. P., Azar D., Nel A., Huang D.-Y. 2014. Redefining the Thripida (Insecta: Paraneoptera). *Journal of Systematic Palaeontology* **12** (7): 865–878.
- Otanes F. Q. 1922. Head and mouth-parts of Mecoptera. *Annals of the Entomological Society of America* **15** (4): 310–323.
- Tillyard R. J. 1917. *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)*. Cambridge University Press, 396 p.
- Tillyard R. J. 1918–1919. The panorpid complex. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. 1918, **43** (170): 265–319; **43** (171): 626–657; 1919, **44** (175): 533–718.
- Tillyard R. J. 1926. Kansas Permian insects. Part 8. The order Copeognatha. *American Journal of Sciences* **11**: 315–349.
- Yoshizawa K. 2002. Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: ‘Psocoptera’). *Zoological Journal of the Linnean Society* **136**: 371–400.
- Yoshizawa K. 2005. Morphology of Psocomorpha (Psocodea: ‘Psocoptera’). *Insecta Matsumurana. (N. S.)* **62**: 1–44.
- Yoshizawa K., Lienhard Ch. 2016. Bridging the gap between chewing and sucking in the hemipteroid insects: new insights from Cretaceous amber. *Zootaxa* **4079** (2): 229–245.
- Zherikhin V. V. 2000. A new genus and species of Lophioneuridae from Burmese amber (Thripida (=Thysanoptera): Lophioneurina). *Bulletin of the Natural History Museum (Geology)* **56** (1): 39–41.

CLADOENDESIS OF PARAMETABOLA AND SYSTEMATIC POSITION OF THE EXTINCT TAXON TETRASTIGMOPTERA TAXON N.

N. Ju. Kluge

Key words: systematics, phylogeny, cladoendesis, mouth apparatus, insects, Copeognatha, Psocoptera, Condylgnatha, Acercaria.

SUMMARY

A new circumscriptional name Tetrastigmoptera **taxon n.** is suggested for the extinct taxon comprising Cretaceous species *Mydiognathus eviohlhoffae* Yoshizawa et Lienhard, 2016 (= *Psocorrhyncha burmitica* Huang et al., 2016) and *Burmopsylla maculata* Liang et al., 2016 described based on well-preserved specimens from Burmese amber, as well as some Triassic and Permian species known by less completely preserved specimens. This taxon is known under the typified names Permopsocida and Archipsyllidae. Systematic position of Tetrastigmoptera remains to be unclear. The formerly

expressed opinions about belonging of this taxon to Acercaria and about its relationship with Copeognatha and/or Condylgnatha are erroneous and caused by wrong notion about the structure of recent insects. Structure and assumed function of mouth apparatus of Copeognatha, which basically differs from the mouth apparatus of Tetrastigmoptera and other chewing insects, is discussed in this paper. Phylogenetic significance of such characters as bimotority, presence of tibial spurs, number of tarsomeres, presence of cerci and some others are discussed. Usage of principle of parsimony and creating matrix taxon/character are completely inconsistent for phylogenetic analysis; this is demonstrated here once again.