

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В.В. ЖЕРИХИН, А.Г. ПОНОМАРЕНКО, А.П. РАСНИЦЫН

# ВВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЮ

ТОВАРИЩЕСТВО НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК  
МОСКВА ❖ 2008

**В.В. Жерихин, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын.** Введение в палеоэнтмологию. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 371 с.

Первая часть из предполагаемой серии книг о современном состоянии знаний по геологической истории и эволюции насекомых. «Введение» содержит краткое изложение теоретических предпосылок настоящей работы (включая сопоставление основных эволюционных теорий и подходов к методологии филогенетики, систематики и таксономической номенклатуры), обсуждение основных палеоэнтмологических методов и подходов (специфика палеоэнтмологических исследований, краткая история палеоэнтмологии и подробно — закономерности захоронения насекомых) и анализ данных по предыстории насекомых. Имеется словарь терминов и указатель; библиография 1179 названий. Для энтомологов, палеонтологов и всех, кого интересуют проблемы эволюционной биологии.

Отв. ред.: **А.П. Расницын**

*Публикуется при финансовой поддержке Российского фонда  
фундаментальных исследований (проект № 07-04-07003)*



ISBN 978-5-87317-454-6

© В.В. Жерихин, А.Г. Пономаренко,  
А.П. Расницын, текст, иллюстрации, 2008  
© Товарищество научных изданий КМК,  
издание, 2008

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	4
1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ	
<i>А.П. Расницын</i> .....	6
1.1. Процесс эволюции .....	6
1.1.1. Синтетическая теория эволюции .....	8
1.1.2. Эпигенетическая теория эволюции .....	13
1.2. Методология филогенетики, таксономии и номенклатуры .....	31
1.2.1. Филогенетика .....	37
1.2.2. Таксономия .....	50
1.2.3. Таксономическая номенклатура .....	63
1.3. Заключение .....	77
2. ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ .....	80
2.1. Специфика исследований ископаемых насекомых <i>А.П. Расницын</i> .....	80
2.1.1. Работа с ископаемыми .....	86
2.1.2. Коллектирование ископаемых насекомых .....	90
2.1.3. Интерпретация полученных данных .....	95
2.2. Краткая история палеоэнтмологии <i>А.П. Расницын</i> .....	100
2.3. Тафономия: закономерности захоронения насекомых и их сохранности <i>В.В. Жерихин</i> .....	119
2.3.1. Общие замечания .....	119
2.3.2. Тафономия насекомых .....	124
2.3.3. Результаты тафономического процесса: ископаемые насекомые и ископаемые следы в различных условиях прошлого и типы их сохранности .....	226
2.3.4. Насекомые как загрязнители ископаемых комплексов .....	248
2.3.5. Деятельность насекомых как тафономический фактор .....	250
3. ПРЕДЫСТОРИЯ НАСЕКОМЫХ .....	254
3.1. Ранние этапы эволюции членистоногих. <i>А.Г. Пономаренко</i> .....	254
3.1.1. «Кембрийский взрыв» и происхождение членистоногих .....	255
3.1.2. Членистоногие в формировании наземных ландшафтов .....	270
3.2. Происхождение насекомых. <i>А.П. Расницын</i> .....	279
3.2.1. Традиционные гипотезы (гипотезы о генезисе) .....	279
3.2.2. Филометрические гипотезы .....	287
3.2.3. Заключение .....	289
ЛИТЕРАТУРА .....	291
СЛОВАРЬ .....	346
УКАЗАТЕЛЬ .....	357

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Насекомые составляют очень значительную часть не только современной, но и былых биосфер, именно континентальной их части, по крайней мере с начала пермского периода, т. е. в течение не менее 300 миллионов лет. Это касается и биомассы насекомых, и особенно их функциональной роли — как непосредственно в переработке живого и мертвого вещества на разных уровнях пищевой сети, так и особенно в регуляции и тонкой настройке функционирования биосферы материков.

Внимание к истории и, в частности, к палеонтологии насекомых, казалось бы, должно было соответствовать их роли в истории Земли и биосферы. На самом деле палеонтология насекомых, хотя и возникла еще почти в Линнеевы времена, развивалась медленно и в значительной мере усилиями одиночек (подробнее см. ниже): сложилось устойчивое мнение, что, за исключением инклюзов в балтийском янтаре, ископаемые остатки насекомых — редкие экзотические находки. Со временем оказалось, что мнение это неверное, нужно просто знать, где искать эти остатки, и уметь их видеть. А познавательный потенциал ископаемых насекомых очень высок. Это справедливо и для истории самих насекомых, и для истории климата, ландшафтов и биосферы в целом, поскольку насекомые тонко реагируют на изменения условий. Насекомые много дают и для стратиграфии (сопоставления и датировки отложений), поскольку насекомые быстро эволюционируют и меняют свой состав. Чтобы насекомые хорошо работали на стратиграфию, нужен большой изученный материал, но определять насекомых и легко — из-за богатства их морфологии, и трудно, так как колоссальное разнообразие насекомых требует очень большого объема базовых знаний.

Нынешний расцвет палеоэнтомологии в мире предполагает существование разного рода сводок и обобщений как базы для дальнейшего продвижения. На английском языке такие сводки имеются — предельно краткий (несмотря на более чем 650-страничный объем) обзор родов ископаемых насекомых (кроме тараканов), описанных до 1984 года (Carpenter, 1992), и более свежие обзоры истории насекомых в самых разных аспектах, но в основном от уровня семейства и надсемейства и выше (History of insects, 2002; Grimaldi, Engel, 2005). К сожалению, в нашей стране они практически недоступны. Хочу надеяться, что открываемая здесь серия публикаций в какой-то мере заполнит этот пробел.

Данная книга основана на расширенных и дополненных вводных разделах преемственных монографий Б.Б. Родендорфа и А.П. Расницына (Историческое развитие..., 1980) и Расницына и Д. Квика (History of insects, 2002). Предполагается, что и остальное содержание этих двух книг будет переработано и включено в последующие выпуски настоящей серии.

Изучение ископаемых насекомых в течение значительной части минувшего столетия составляло характерную черту отечественной науки, несмотря на то, что число исследователей и в лучшие годы не превосходило двух десятков: в других странах работали единицы. Теперь ситуация меняется, число палеоэнтомологов растет (особенно за рубежом), значительно выросли объем накопленных знаний и

возможности дальнейшего роста. Поэтому публикация настоящего издания, в сущности методического, представляется актуальной.

После скорпостижной смерти Владимира Васильевича Жерихина 21 декабря 2002 г. мне пришлось взять на себя основную работу по подготовке рукописи. Обратный перевод английского текста по тафономии насекомых у Расницына и Квика (2002), использованного при подготовке соответствующей части этой книги, сделала Н.Д. Синиченкова. Общими усилиями в рукопись было добавлено некоторое количество ссылок на более свежие публикации, внесены необходимые уточнения и значительно обновлены иллюстрации. Большую помощь в редактировании оказали Е.Д. Лукашевич, И.Д. Сукачева, Д.В. Василенко и, особенно в корректировке и дополнении текстов, касающихся четвертичной палеоэнтомологии, С.А. Кузьмина.

*А. Расницын, 1 ноября 2007 г.*

# 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Эволюция и систематика насекомых в этой книге (и в последующих выпусках этой серии) реконструируется, исходя из предположений, иногда не слишком привычных для отечественных биологов, воспитанных на синтетической теории эволюции. Поэтому кажется полезным дать здесь краткое обоснование моих взглядов на эволюционный процесс и на способы изучения его результатов. Подробнее эта точка зрения изложена в других работах (Расницын, 1987, 2002, 2005; Rasnitsyn, 1996, 2006).

## 1.1. ПРОЦЕСС ЭВОЛЮЦИИ

Представления о полной и окончательной победе дарвинизма в современной биологии не вполне соответствуют действительности: альтернативные взгляды сохраняются и продолжают развиваться. Среди прочих свидетельств на это указывает, например, появление объемистой книги Ю.В. Чайковского (2003) с многообещающим названием «Эволюция». Поэтому прежде, чем разбирать конкурирующие парадигмы селектогенеза (того направления мысли, которое чаще обозначают неудачным термином дарвинизм, см. ниже), мне придется как-то обосновать выбор именно этого направления.

В качестве альтернативы селектогенезу предлагаются различные концепции. Чайковский (2003) называет четыре системы взглядов на эволюционный процесс: дарвинизм, номогенез, ламаркизм и жоффруизм (по имени одного из знаменитых ранних эволюционистов Э. Жоффруа Сент-Илера). Эта классификация неудачна и терминологически, и по существу. Именем основателя логично называть учения, суть которых состоит в толковании канонических текстов (христианство, буддизм, марксизм), но не системы научных взглядов, поскольку логика научного поиска почти неминуемо ведет к пересмотру большей или меньшей части утверждений прежних авторов. В результате порой возникают анекдотические ситуации. Тот же Ю.В. Чайковский при всем своем яростном антидарвинизме признает не только отбор (в сильно урезанном виде) и наследование приобретенных свойств (в сильно расширенном виде), но и пангенезис, и оказывается большим дарвинистом, чем те, кто считаются и считают себя последователями Дарвина. Поэтому вне этого раздела я буду по возможности избегать использования таких названий.

По существу предложенная классификация неудачна в том смысле, что ее подразделения перекрываются широко до неразличимости. Для номогенеза знаковым указано особое внимание к закономерному характеру эволюционного процесса, но как известно, эволюционные исследования всех направлений заняты поиском (небезуспешным!) таких закономерностей (см., например, Раутиан, 1988). Даже если сузить номогенез до признания широкой повторяемости эволюционных путей (параллелизма, рефрены Мейена, и т.п.), то, как будет видно из дальнейшего, этот подход прекрасно совместим с селектогенезом, признающим важную роль отбора.

Жоффруизм определен как направление, придающее особое значение онтогенетическим преобразованиям как механизму эволюции: в равной мере это справедливо для эпигенетической версии селектогенеза (Уоддингтон – Шмальгаузен – Шишкин – Расницын – Тихомирова, см. ниже). Ограниченная эффективность отбора, признание которой Чайковский указывает как важную черту номогенеза, жоффруизма и ламаркизма, также относится к важнейшим положениям эпигенетического селектогенеза (см. ниже).

С самим ламаркизмом положение несколько более сложное. С этим термином связывают два существенно независимых утверждения — о прогрессивном характере эволюционного процесса (усложнение и совершенствование организмов, их строения и функционирования) и о наследовании приобретаемых свойств. Проблема прогресса естественно входит в проблематику селектогенеза (опять сошлюсь на свою работу: Расницын, 1971). Наследование приобретаемых свойств долгое время считалось несовместимым с дарвинизмом (хотя сам Дарвин считал иначе), но когда с открытием ретровирусов была доказана обратная связь от фенотипа к генотипу минуя отбор, оказалось, что ничего серьезного для селектогенеза не произошло. Действительно, если организму выгодно, скажем, закрепить в ДНК определенную модификацию и если возможно выработать механизм такой фиксации (например, с участием ретровирусов), почему отбор не может реализовать такой механизм? Другое дело, что ДНК на то и существует, чтобы надежно хранить информацию и, соответственно, по возможности исключать внешние воздействия на ее структуру, поэтому всякий механизм, направленно осуществляющий такое воздействие, опасен для осуществления основной функции ДНК. Именно с этим, на мой взгляд, связан тот факт, что наследование приобретаемых свойств не относится к числу рутинных механизмов эволюционного процесса.

Таким образом, ламаркизм, жоффруизм и номогенез в приведенной выше трактовке не составляют принципиальной альтернативы селектогенезу. В то же время всем понятно, что по крайней мере ламаркизм и номогенез — это нечто совершенно иное, чем современный дарвинизм (т.е. селектогенез), просто их основополагающее (сущностное) отличие пока не сформулировано. Что касается жоффруизма, он описан недостаточно для того, чтобы поместить его по какую-то сторону водораздела, о котором пойдет речь.

По моему убеждению, сущностное различие между селектогенезом с одной стороны, ламаркизмом и номогенезом с другой, состоит в отношении к источнику целесообразности. Целесообразной (приспособительной, адаптивной) называют структуру (в том числе систему действий), которая выглядит, по крайней мере внешне, как созданная специально для выполнения определенной, в некотором контексте полезной функции. Поэтому объяснение происхождения целесообразности предполагает учет этой будущей функции возникающей структуры (системы): в определенном смысле будущая функция формирует структуру.

Возникновение существенно новой целесообразной структуры (системы) мыслимо лишь путем прямого целеполагания, т.е. с участием разума (грубо говоря, человека или бога), либо путем запоминания и воспроизведения удачного выбора,

т.е. путем отбора. Эффективность отбора как метода поиска целесообразного решения продемонстрировано У. Эшби (1964) на модели гомеостата. Для приложения к эволюционному процессу эта модель была модифицирована как параллельный гомеостат, отличающийся тем, что ступенчатые переменные используются не последовательно, как у Эшби, а одновременно: в их качестве выступают фенетически и генетически различающиеся особи (Расницын, 1971). Другим ярким примером параллельного гомеостата является, по современным представлениям, система иммунитета теплокровных, как она описана Чайковским (2003) на с. 189–190.

Бесспорным механизмом принятия целесообразных решений является разум. Также бесспорно, что разум человеческого типа возникает поздно и источником эволюционной целесообразности быть не может. Поскольку существенная целесообразность эволюции никем, по-видимому, не отрицается, речь может идти о разуме, либо имманентном жизни, либо предсуществующем ей, т.е. о внеестественной (грубо говоря, божественной) природе эволюционной целесообразности. Именно здесь, на мой взгляд, лежит водораздел между селекционизмом, отказывающимся рассматривать эволюцию как продукт разумной деятельности, и номогенезом и ламаркизмом, предполагающими внеестественный (альтернативный отбору) источник прогресса (ламаркизм) или целесообразности (номогенез). Поскольку привлечение внеестественных факторов эволюции, на мой взгляд, законно лишь в рамках веры, а с наукой несовместимо, выбор селектогенеза для меня неизбежен.

В современной теории селектогенеза конкурируют два главных подхода — синтетический и эпигенетический. Синтетическую теорию эволюции, лучше знакомую нашим биологам, можно охарактеризовать как редуccionистскую, сводящую эффекты на уровне целого к явлениям на уровне его элементов — прежде всего элементарных генетических факторов и их частот в популяциях. Противостоящую ей эпигенетическую теорию можно лишь очень условно обозначить как антиредуccionистскую: ее приверженцы пытаются понять свойства эволюционного процесса, исходя из некоторых свойств целого организма, прежде всего — его онтогенеза. По существу это дальнейшее развитие холистического подхода к эволюции (Smuts, 1926, цит. по Smuts, 1987). Взаимоотношения синтетической и эпигенетической гипотез специально рассмотрены М.А. Шишкиным (1987, 1988а, 2006) и Д.Л. Гродницким (2000, 2002). Опираясь на их результаты, попытаюсь изложить свое видение этой проблемы.

### 1.1.1. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Синтетическая, а более точно — популяционно-генетическая теория эволюции (ибо синтез там скорее провозглашен, чем достигнут) рассматривает наследственность, т.е. способность к устойчивому воспроизведению фенотипа и его признаков в последовательных поколениях, как свойство особых элементарных носителей-генов, ныне отождествляемых с участками (локусами) хромосом и далее с участками ДНК (цистроны и т.п.). Соответственно эволюционный процесс представляется как динамика частот аллелей в популяциях, контролируемая отбором (дифферен-



гически едва различимых японских популяций другого вида, *T. longicaudatus* (LeConte): они свидетельствуют о расхождении видов около 15 млн. лет назад. Для других видов этого рода, включая *T. cancriformis*, дивергенции датируются 25–45 млн. лет (Sunou-Uchi et al., 1997).

Не более понятен в этой системе взглядов обычный феномен, когда старшие таксоны оказываются более дискретными и демонстрируют более ясные родственные отношения, чем виды. Действительно, виды расходились относительно недавно, имели меньше времени на дивергенцию, чем старшие таксоны и, следовательно, должны были сохранить больше следов того, как именно протекала дивергенция (подробнее см. ниже).

Все сказанное, на мой взгляд, достаточно убедительно показывает серьезное несоответствие между популяционно-генетическим подходом с его производными (синтетической теорией эволюции и биологической концепцией вида) и результатами наблюдений. Поэтому пора уже перейти к другой системе взглядов на эволюционный процесс.

## 1.1.2. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

### 1.1.2.1. Основные положения

В отличие от синтетической, эпигенетическая теория видит эволюционный процесс прежде всего как процесс эволюционного преобразования онтогенеза (Шишкин, 1987, 1988а, б, 2006; Раутиан, 1993). При этом особое внимание обращается на целостность онтогенеза в том смысле, что и сам процесс, и его результат (строение организма на последовательных этапах его развития) гораздо устойчивее, чем любые отдельные факторы и процессы развития. Нормальное развитие эквивалентно и способно релаксировать (подавлять, поглощать, нивелировать) очень широкий круг воздействий и возмущений, как внешних, так и внутренних, включая результаты различных ошибок и нарушений нормального развития.

Таким образом, наследуется (устойчиво воспроизводится в последующих поколениях) нормальный онтогенез (норма реакции) в целом, а не отдельные признаки. Помимо нормы, существует масса разнообразных уклонений (аббераций) развития с неустойчивым воспроизведением, которые в нормальных условиях реализуются редко. В неблагоприятных условиях, когда механизмы защиты нормы удается нарушить или преодолеть — в результате ли сильного внешнего воздействия или по внутренним причинам (ошибки развития), — развитие идет по абберрантному (уклоняющемуся и неустойчивому) пути. Поскольку эндогенные абберации развития легко возникают не только при половом, но и при партеногенетическом и бесполом размножении, их возникновение есть реализация скрытой гетерогенности популяции, а не возникновение *de novo* каких-то генетических изменений.

Эпигенетическая теория рассматривает абберации как материал отбора, который способен создать на ее основе новую адаптивную норму. Такой процесс легче описать в рамках метафоры эпигенетического ландшафта. Нормальный онтогенез

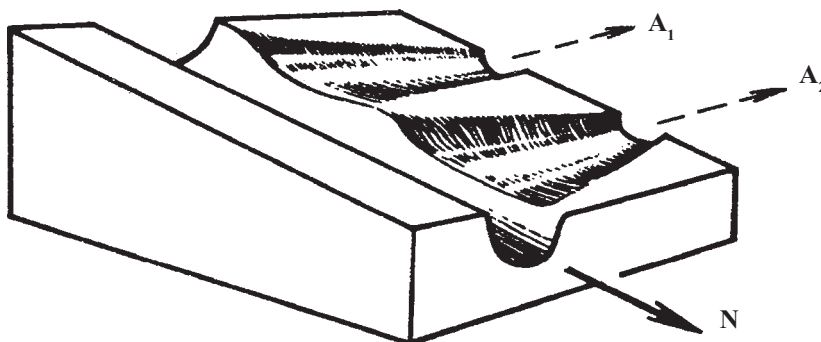


Рис. 1. Участок эпигенетического ландшафта, показывающий перепады высоты стенок (порогов устойчивости) креода в местах ответвления аберративных долин.  $A_1$ ,  $A_2$  — аберративные долины,  $N$  — главная долина (креод) (по Шишкину, 1987).

представляет собой устойчивую (стабилизированную) последовательность тесно связанных отдельных эпигенетических процессов. Более или менее обособленные отрезки этой последовательности именуют креодами. Если представить себе креод в виде сильно заглубленной долины в некотором ландшафте, по уклону которой течет онтогенетический процесс (рис. 1), то абберациями будут пологие боковые долиньки, приподнятые в боргах главной. Чтобы абберация реализовалась, т.е. чтобы онтогенез мог выйти в боковую долину, нужно либо сильное внешнее воздействие на развивающийся организм, выталкивающее его на боковую долину (рис. 2а), либо изменение самого ландшафта, выполаживающее дно долины (дополнительное абберративное изменение, рис. 2б), либо то и другое вместе (рис. 2в).

Абберации мало устойчивы («не наследственны»; более устойчивые из них часто именуются модификациями), но они постоянно, хотя и непредсказуемо в деталях, воспроизводятся в популяции, поскольку эпигенетический ландшафт с соответствующими боковыми долиньками — это адаптивная норма вида. Поэтому, несмотря на свою слабую наследуемость, именно абберации служат материалом отбора. Если абберация оказалась полезной, отбор будет избирательно сохранять те эпигенотипы, которые более устойчиво ее воспроизводят. Другими словами, преимущество получают те эпигенотипы, где соответствующая долинька углублена, и уровень ее дна на стыке с главной долиной более приближен ко дну последней. Если при этом еще и главная долина будет выполаживаться ниже развилка (т.е. если понизится устойчивость прежней нормы), прежняя абберация будет иметь шанс стать новой нормой. Если же прежняя норма сохранит свое значение, то стабилизируются обе нормы и будет выработан механизм онтогенетического переключения между ними. В случае когда этот механизм использует для переключения средовой сигнал, мы получаем типичную модификационную изменчивость. Там, где используется генетический сигнал (например, рекомбинация), мы получим одну из форм менделирования. Таким путем менделирующие признаки возникают и в при-

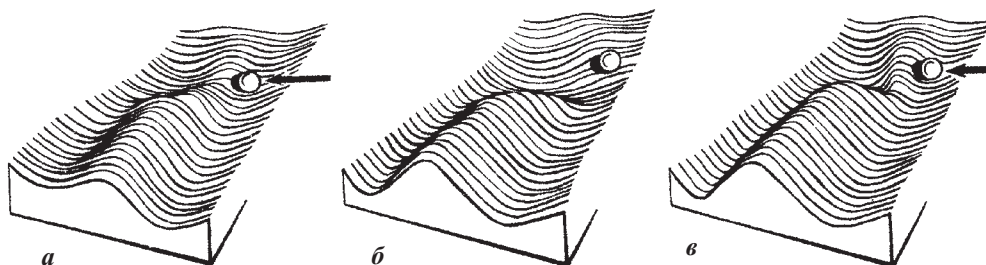


Рис. 2. Соотношения между строением эпигенетического ландшафта и характером повреждающего воздействия: *a* — уклонение развития на боковую долину за счет сильного внешнего воздействия (длинная стрелка); *b* — такое же уклонение под действием сильной мутации, вызывающей нарушение креода; *v* — промежуточное состояние (по Шишкину, 1987).

роде (например, обычные механизмы определения пола), и в лаборатории (например, в процессе стабилизации чистых линий).

В целом для эпигенетической теории эволюции зафиксированный («запомненный») в адаптивной норме спектр возможных путей развития (креодов и их aberrаций), т.е. эпигенетический ландшафт — это сущность живого организма, его онтогенетический потенциал, то, что определяет существование организма и с чем работает отбор. Чисто генетический уровень (гены и их аллели, динамика их частот в популяции, мутации, рекомбинация и т.п.) лежит гораздо глубже и не определяет специфики эволюционных процессов. Точно так же из процессов и закономерностей квантово-механического уровня нельзя вывести специфики того, что происходит на макроуровне. «Гены приходят и уходят, а креоды остаются»: хорошо известно, что признаки более устойчивы, чем гены и аллели, будто бы их определяющие.

Более подробно онтогенетические процессы в аспекте наследования рассмотрены М.А. Шишкиным (1987, 1988а, 2006). Для нас же более важна другая сторона проблемы эволюции онтогенеза.

### 1.1.2.2. Адаптивный компромисс

#### 1.1.2.2.1. Формулировка и обоснование

Целостность организации живых существ оказывает существеннейшее влияние на характер их эволюции. На морфогенетическом уровне это влияние проявляется в том, что из-за глубокой взаимозависимости между изменениями разных креодов и, как следствие, между изменениями разных свойств и признаков организма креоды оказываются высоко стабилизированными. Они с большим трудом поддаются изменению за пределы нормальной внутривидовой изменчивости, которая сама уже стабилизирована отбором предыдущих поколений. Поэтому *эволюция*, т.е. *успешный*

выход за пределы нормального, стабилизированного эпигенотипа, происходит с трудом, нечасто и с мало предсказуемым результатом.

Другими словами, в руках отбора организация живых существ оказывается хрупким, капризным материалом, эволюционные преобразования — более или менее скачкообразными, а возникающее в результате биоразнообразия — более или менее дискретным. Эта дискретность не абсолютна, и даже там, где она существует, нам не всегда удастся ее легко нащупать (из-за перекрывания пределов стабилизированной изменчивости, см. ниже). Но она существует и очень широко распространена, что биологи и особенно систематики не слишком склонны подчеркивать, сосредоточившись на исключениях и трудных случаях. Существование же исключений вполне естественно. Стабилизированный эпигенотип (адаптивная норма) включает в себя определенный, более или менее широкий спектр изменчивости, точно так же возникшей в результате отбора предшествующих поколений, как и модальные характеристики фенотипа. Спектры нормальной изменчивости близких видов вполне могут перекрываться, создавая проблемы для систематиков, даже если сами эпигенотипы при этом различаются дискретно.

Проблема в том, что мы пока не знаем, как увидеть, очертить и измерить сам по себе эпигенотип, а не только его внешние проявления. Эпигенотип недоступен прямому наблюдению, но он почти так же надежно выводится из имеющихся данных, как атом или нейтрино. А недоступен прямому наблюдению он из-за того, что эпигенотип — это очень сложная система взаимосвязей и взаимодействий. Но подобно атомному заряду, эпигенотип существенно определяет свойства и поведение его воплощений — особей, видов или иных таксонов. Поэтому его можно даже определить как материализованную сущность всех этих воплощений, что является в некотором смысле возвратом к эссенциализму — но к эссенциализму существенно иного толка, чем у Платона, поскольку сущность здесь признается материальной и познаваемой.

Однако вернемся к эволюции эпигенотипа. Высокая связность эпигенотипа и забуференность его эволюционных изменений удобно анализировать в рамках еще одной метафоры — метафоры адаптивного компромисса (Расницын, 1987). Действительно, устойчивость сбалансированного эпигенотипа можно рассматривать как одно из следствий теории систем, в частности, того ее утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Не случайно, что стрижу не умеет бегать и плавать, пингвин — бегать и летать, а страус не летает и едва ли умеет хорошо плавать.

Оптимизация реальных систем возможна лишь как нахождение компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров. Для живых существ, организацию которых пронизывают разнообразные корреляции и взаимозависимости, компромисс между различными адаптивными функциями должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

Отношение к живому существу как к адаптивному компромиссу не является чем-то новым. Э. Майр имел в виду, по-видимому, именно его, когда писал, что

«эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (1974, с. 353). Значительно раньше близкие идеи борьбы (конкуренции) частей в организме высказывали В. Ру и А. Вейсман (Вейсман, 1905), до них в виде принципа компенсации или уравнивания — И.В. Гете и Ж. Сент Илер (см.: Дарвин, 1991, с. 128), а еще раньше как принцип экономии — Аристотель (1937).

Метафора адаптивного компромисса важна тем, что из нее можно вывести широкий круг сравнительно легко проверяемых следствий. Наиболее общее из них — трудность изменения хорошо сбалансированной организации. Конечно, эта трудность не абсолютна, и в той мере, в какой изменения осуществимы, утрата адаптивного значения какой-либо функции будет вести к редукции обеспечивающих ее систем. Утрату приспособления, потерявшего свое значение, естественно объяснить тем, что редукция или дезинтеграция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность.

Для нас все же более существенна сама трудность перестройки однажды сформированного компромисса, существование барьеров на пути изменения сложившейся организации. По-видимому, эволюционный ландшафт не следует представлять так, как его обычно изображают: в виде адаптивных пиков, разделенных долинами пониженной приспособленности и соединенных хребтами, по которой эволюционирующая группа может постепенно двигаться по направлению от исчезнувшего пика к сохранившемуся. Более правдоподобной выглядит модель Ф.Р. Шрама (Schram, 1983) — система лунок, разделенных барьерами адаптивной неустойчивости.

Трудность преодоления устойчивости однажды достигнутого удачного компромисса предопределяет многие важные свойства эволюционного процесса: уже упоминавшиеся неравномерность и заторможенность (забуференность) эволюции, дискретность живых существ, малую эволюционную эффективность элиминации. Многие из вопросов, на которые синтетическая теория не может дать вразумительного ответа, такие как неравномерность эволюции, широкое распространение эволюционного стазиса, отсутствие видимого влияния популяционно-генетических факторов на скорость эволюционного процесса — все эти эффекты оказываются естественными и ожидаемыми при рассмотрении процесса с позиции адаптивного компромисса. Однако, как и следовало ожидать, их место занимают другие проблемы, не менее трудные для разрешения.

Эволюция идет, несмотря на все барьеры, но ценой вымирания множества групп, не сумевших эти барьеры успешно преодолеть. Попытаемся понять, в каких условиях и каким образом это происходит, как сбалансированный эпигенотип может быть преобразован в другой, также сбалансированный. Традиционно постулируемые механизмы эволюционного процесса, основанные на взаимодействии внутри- и межпопуляционного полиморфизма с изоляцией, не дают ответа на поставленный вопрос. Убедительно показано, что репродуктивная изоляция не только не необходима для эволюции, но даже не стимулирует ее (Гриценко и др., 1983, гл. 7). По всем законам генетики популяций, универсальность внутри- и межпопуляционного полиморфизма в сочетании с чудовищным прессом нормальной элиминации

живых существ эволюционному давлению, вводит неравномерность в эволюцию, предполагая жесткость организации сообщества, которая и ограничивает свободу изменений организмов. В своем законченном виде, как она предстает у Е. Шварца (2004), логическая схема гипотезы ценотической регуляции эволюции может быть сформулирована следующим образом. Трофические цепи в нормальном сообществе напряжены (доступная энергия используется более или менее полностью) в результате эволюционного взаимного «притирания» организмов (коэволюции), так что «все места заняты» и эволюционировать некуда, кроме как медленно притираться дальше (когерентная эволюция по Красилову, 1969). Нарушения ценотической структуры провоцируют эволюцию, которая либо быстро затухает, либо, редко, переходит в лавинообразную некогерентную эволюцию, интерпретируемую как биоценотический кризис.

Описанная модель лучше соответствует наблюдаемым процессам, чем основанные только на дискретности биологического вида (см. выше), но она тоже далека от совершенства. Здесь не место разбирать гипотезу ценотической регуляции в деталях. Обращу внимание только на несоответствие в некоторых важных моментах. Если трофические сети повсеместно напряжены и «все места заняты», почему на суше (но не в воде) столь большая доля зеленой продукции устойчиво поступает прямо к редуцентам, минуя консументов? (знаменитый вопрос Ван Валена «Почему мир зелен?»; Van Valen, 1971). Если нарушения, тем более такие масштабные, как антропогенные, продолжаются тысячелетия, а скорость эволюции при снятых ценотических ограничениях должна приближаться к своим максимальным значениям (вид на считанное число поколений в опытах Шапошникова и за первые столетия на Гавайях, см. выше), то почему возникающий ценотический вакуум заполняется мигрантами из других стран или ценозов, а не вновь возникшими видами? И почему до сих пор нет грозных признаков предсказанной Жерихиным (Родендорф, Жерихин, 1974) катастрофы некогерентной эволюции? Все-таки эпигенетический подход предлагает более правдоподобную картину эволюционного процесса, чем синтетический — даже в биоценотической интерпретации.

Сказанное не означает, что сторонники синтетической теории никогда не обращались к идее устойчивости сбалансированного эпигенотипа. Именно об этом писали Э. Майр (1974; см. выше) и другие авторы (например, Van Valen, 1982; Laurin, Bruno, 1988). Проблема в том, что эта идея из совершенно другой, не синтетико-эволюционной парадигмы.

#### 1.1.2.2. Проблемы

Таким образом, можно заключить, что многие наблюдаемые особенности эволюционного процесса находятся в неплохом соответствии с предсказаниями эпигенетической теории эволюции и, в частности, метафоры адаптивного компромисса. Однако остаются и проблемы. Загадка распределения эволюционных скоростей, столь очевидно противоположного предсказаниям синтетической теории, пока не поддается безупречному объяснению и с помощью эпигенетической теории, хотя и не находится в столь же неустрашимом противоречии с ней.

Действительно, имеющиеся данные прямо противоречат концепции адаптивного компромисса, по крайней мере, на первый взгляд. Если главным фактором, тормозящим эволюцию, мы считаем компромиссную природу адаптации, в частности, трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа, то с усложнением эволюционирующей системы и, следовательно, с ужесточением компромисса следовало бы ожидать усиления этого торможения. На самом же деле, как мы видели, эволюция более сложных форм жизни протекает в целом быстрее.

Не все, однако, так просто. Прежде всего, повышенная трудность изменения высших организмов, предсказываемая концепцией адаптивного компромисса, означает меньшую частоту возникновения у них адаптивных изменений, но ничего не говорит о других факторах, определяющих скорость эволюции. Для высших организмов характерна направленность эволюции, своего рода ортогенетический фактор, повышающий кумулятивный эффект ряда последовательных изменений. Действительно, при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к ранее существовавшему, будет воспринят как таковой теми организмами, которые за прошедшее время изменились поверхностно, неглубоко. Более глубоко и целостно преобразованная система субъективно воспримет возврат к объективно прежней ситуации как новое изменение, требующее новых адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент и, соответственно, больший объем накопленных изменений (Alberch, 1980; Rachootin, Thomson, 1981; Oster, Alberch, 1982).

Высшие организмы обладают также более ограниченными механизмами популяционной устойчивости. Конечно, индивидуальная устойчивость у них выше: в соответствии с «законом Бекетова» она тем выше, чем ниже характерный для группы темп воспроизводства (плодовитость и длительность генерации), а снижение этого темпа с повышением уровня организации вполне очевидно. Однако достигнутая на этом пути автономизация организма от среды, во-первых, ориентирована на эволюционно освоенную среду и не обязательно хороша в других условиях. Во-вторых, автономизация энергоемка, поскольку требует более тонкой и быстрой оценки состояния среды, без которой невозможны упреждающие реакции на неблагоприятные изменения. Как пишет С.А. Северцов, «горностай, которому для насыщения нужно в день добыть количество мяса, равное половине его веса, и гадюка, которая полгода проводит в оцепенении, а в летний период довольствуется двумя–тремя полевками в неделю, представляют хороший пример различия в энергии жизнедеятельности. Крокодилы в зоологическом саду довольствовались 36 г мяса в день. Близким по весу пантерам и леопардам дают 3,5–4 кг мяса в день» (1941: 288). Зависимость от среды здесь не столько снижается, сколько меняется, так что индивидуальная устойчивость совершенно не гарантирует устойчивости эволюционной.

Более важны в этом контексте механизмы популяционной устойчивости, прежде всего избыточная (резервная) плотность популяции, которая повышает смертность и (или) снижает плодовитость через факторы, зависимые от плотности популяции (Van Valen, 1976). Популяционная устойчивость универсальна, поскольку

снижение избыточной плотности одинаково компенсирует снижение выживаемости независимо от причин этого снижения. Однако объем резервной плотности ограничен, так как ее нельзя устойчиво поднять за пределы емкости пространства ресурсов, а «срабатывание» избыточной плотности тоже имеет нижний предел, за которым выживание разреженной популяции становится проблематичным.

Существуют определенные основания полагать, что между объемом резервной плотности популяции и уровнем организации имеется отрицательная корреляция. Действительно, объем избыточной плотности в целом определяется положением порогов устойчивой плотности — нижнего, за которым популяция вымирает из-за слабости необходимого для выживания взаимодействия особей, и верхнего, превышение которого невозможно из-за ограниченности ресурсов. Верхний порог устойчивой плотности в конечном счете определяется величиной доступного популяции потока энергии, который она может использовать в обеспечение ее существования. При постоянстве этого потока верхний порог устойчивой плотности зависит от энергетических потребностей особи (я говорю об особях, а не о биомассе, поскольку обсуждаемые ниже факторы, влияющие на нижний порог устойчивой плотности, зависят именно от плотности особей). Энергетические же потребности особи быстро растут с повышением организации, во-первых, из-за в среднем более крупных размеров высших организмов, во-вторых, из-за дополнительных затрат на автономизацию, о чем уже говорилось. Поэтому с повышением уровня организации идет быстрый рост энергозатрат особи и, соответственно, снижение верхнего порога устойчивой плотности популяции.

Нижний порог устойчивой плотности определяется различными факторами. Он возникает или повышается с появлением полового процесса, который для успешного размножения требует встречи двух особей, причем не любых двух. Сходный эффект дают адаптации кондиционирования среды (ее изменения деятельностью группы особей в направлении, благоприятном для группы). Первый фактор явственно, хотя и не жестко связан с высотой организации (партеногенез и бесполое размножение обычны и в умеренно продвинутых группах). Для второго механизма такая связь не очевидна, но допустима, поскольку высокая организация благоприятствует развитию более эффективных форм взаимодействия. Поэтому можно заключить, что с повышением организации верхний порог устойчивой плотности популяции сильно снижается, а нижний несколько повышается, снижая объем резервной плотности популяции и ее эволюционную устойчивость. Это не может не повышать скорость эволюции высших групп организмов.

Устойчивость популяции и вида в изменяющихся условиях в немалой степени зависит и от того, насколько организмы способны найти в новой среде мало изменившиеся островки и убежища и удержаться в них. Это, конечно, в большой мере определяется расселительными способностями организмов, которые вряд ли очень тесно связаны с уровнем организации. Но есть и другие, более перспективные факторы в данном контексте. Особую роль играют абсолютные размеры: там, где мелкие формы могут найти себе мало изменившиеся микробиотопы, крупные часто оказываются вынужденными измениться или вымереть. Так, возраст полусовре-



менной фауны (фауны, составленной наполовину из вымерших таксонов, наполовину из доживших донныне) для крупных и мелких млекопитающих различается в 2,5 раза (200 тыс. лет для слонов и копытных против 500 тыс. лет для грызунов, насекомоядных и летучих мышей, Расницын, 1987, табл. 1), причем эти даты приходятся на крайне изменчивый по условиям плейстоцен. У насекомых полусовременная фауна по тем же данным датируется приблизительно 5 миллионами лет.

Как известно, большая часть крупных млекопитающих из своеобразной фауны вымершего тундростепного ландшафта, занимавшего в четвертичное время обширные пространства севера Евразии, вымерла в начале голоцена, а мелкие млекопитающие в основном выжили (Шер, 1997а,б; Жегалло и др., 2001). Насекомые же оказались устойчивыми в течение всего ледникового периода и послеледниковья: по данным В.И. Назарова (1984), из 2000 видов насекомых, известных для четвертичного периода, вымершими считаются не более 30. Из 731 вида, учтенного в базе данных для антропогена Сев.-Вост. Сибири (Sher et al., 2006), только 6–8 видов более или менее уверенно считаются вымершими. Более того, значительная часть характерных тундростепных видов насекомых позднего плейстоцена сохранилась не только в степях Южной Сибири и Монголии, но и в местах их прежнего обитания — на небольших реликтовых «степных» участках в Якутии и даже на Чукотке (Берман, 2001).

Размеры определено, хотя и не строго, связаны с высотой организации: малые размеры ограничивают возможность усложнения, а крупные требуют какой-то минимальной сложности хотя бы для жизнеобеспечения и координации действий удаленных частей организма. Поэтому доступность стабильных островков в измененных условиях, пониженная для высших форм жизни, должна заметно снижать их эволюционную устойчивость и увеличивать скорость вымирания и эволюционных преобразований.

Перечисленные выше факторы вряд ли исчерпывают все разнообразие связей между высотой организации и устойчивостью, определяющих темпы эволюции, однако другие механизмы пока не столь очевидны. Так что в итоге нам удалось обнаружить один механизм, который, если концепция адаптивного компромисса верна, должен снижать темпы эволюции высших форм жизни. Это компромиссная природа адаптаций как таковая, т.е. трудность изменения более сложной сбалансированной системы. В противоположном направлении действуют более разнообразные силы. В их числе более выраженная направленность эволюции высших организмов, их пониженная эволюционная устойчивость из-за сближения порогов устойчивой плотности их популяций, и меньшая доступность для них «островков стабильности», сохраняющихся при общем изменении обстановки.

\* \* \*

Завершая раздел по онтологии эволюционного процесса, можно сделать вывод, что эпигенетическая теория эволюции находится в хорошем согласии не только с результатами наблюдений и экспериментов в области осуществления и преобразования онтогенеза, но и с палеонтологическими данными по эволюции организмов.

Уверенной интерпретации оказался доступен довольно большой массив фактических данных в обеих областях, и это вселяет надежду, что и оставшиеся проблемы и вопросы со временем будут успешно разрешены.

## 1.2. МЕТОДОЛОГИЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ, ТАКСОНОМИИ И НОМЕНКЛАТУРЫ

То, о чем шла речь выше — «как *это* (например, эволюция) происходит на самом деле» — в философии называется онтологией. Теперь поговорим о методологии — о том, как *это* (родственные отношения и систему организмов и систему их названий) следует изучать.

В своей обычной работе ученый не фиксирует внимание на ее методологических основах. Однако когда привычные стандарты и методы начинают давать сбои или просто перестают нас удовлетворять, возникает соблазн устроить нечто вроде научной революции (Kuhn, 1970): отбросить привычные методы и стандарты вместе с методологией, на которой они базируются, и заменить чем-то другим. Революции, даже научные, редко проходят бескровно, в том смысле, что они отбрасывают подходы, еще вполне работоспособные, хотя и в несколько ином контексте, и результаты значимые, но требующие переосмысления. Поэтому предпочтительнее заново проанализировать методологические основы научной деятельности в надежде выявить и исправить слабые места и тем сохранить как сам подход, так и основную часть полученных с его помощью результатов.

Нынешняя революция в теории систематики (таксономии) и тесно связанной с ней филогенетике тянется уже полвека и порождена, на мой взгляд, стремлением к формализации, автоматизации и стандартизации научного процесса, к усилению его объективности и воспроизводимости результата. И соответственно к снижению роли индивидуальности исследователя, особенно его интуиции.

Эта революция связана с компьютеризацией нашей жизни (не только науки), и началась она, естественно, на Западе. Компьютеризация требует формализованных, математизированных методов, свободных от интуиции или хотя бы кажущихся свободными. В систематике первой ее фавориткой стала фенетика, потом умами целиком завладела кладистика, благо давние труды Вилли Геннига наконец были открыты американцами и переведены на английский. Кладистика и поныне в основном соответствует западному, прежде всего американскому мироощущению, хотя и там уже возникают вопросы и скепсис. Но и у нас кладизм начинает перерастать из моды в образ мыслей, и все же сравнительный анализ кладистической и не кладистических методологий встречает здесь меньшее сопротивление.

Прежде, чем перейти непосредственно к филогенетике, таксономии и номенклатуре, мне хотелось бы обсудить некоторые более общие методологические проблемы и, в частности, саму методологию познания.

Начнем с целей познания. Издавна различались два основных подхода, дедуктивный и индуктивный, к которым сравнительно недавно (менее столетия назад) прибав-

вился еще один, гипотетико-дедуктивный метод, связанный с именем Карла Поппера. Сильно огрубляя, можно сказать, что при дедуктивном подходе ученый исходит из некоторой системы постулатов, которые он принимает в качестве истинных, и строго логическим путем выводит из них следствия, которые по этой причине принимаются столь же истинными. При индуктивном подходе ученый делает выводы не из постулатов, а из наблюдений («фактов»), и будучи уверенным в истинности этих фактов, тоже считает свои выводы истинными, т.е. описывающими действительное положение вещей (то, что есть «на самом деле»). Различие это, однако, мне не кажется принципиальным, поскольку постулаты не берутся «с потолка», а формулируются, пусть из общих соображений, но так, чтобы результаты их применения были совместимы с опытом, с реальностью. То есть дедукция тоже ориентирована на наблюдения и, следовательно, в той или иной мере опирается на индукцию. С другой стороны, при индукции результаты наблюдений обобщаются в виде умозаключений о природе вещей, которые в дальнейших размышлениях уже используются в качестве постулатов. Именно это сходство позволяет использовать дедуктивный и индуктивный методы в качестве единого подхода, ставящего целью познание постижение *истины*.

Напротив, для гипотетико-дедуктивного метода любые выводы, делаемые безразлично из чего — из наблюдений ли, из постулатов или из любых других обобщений, остаются гипотезами, т.е. умозаключениями, требующими обязательной проверки. Гипотезу в принципе невозможно верифицировать, т.е. раз и навсегда доказать ее справедливость (истинность). Как мы увидим, ее нельзя и опровергнуть раз и навсегда, можно лишь принять решение о ее адекватности или неадекватности имеющимся данным, т.е. о возможности или нежелательности опоры на нее в дальнейшей познавательной или иной деятельности. Таким образом, гипотетико-дедуктивный метод, ныне признанный наиболее соответствующим реальному процессу познания, ставит целью не *постижение* истины, а *приближение* к ней с помощью эффективных методов познания.

Итак, каждый шаг познания включает, на мой взгляд, шесть последовательных этапов (табл. 1). Опираясь на предшествующий опыт и знание, мы ставим задачу и планируем сбор материала. Затем проводим наблюдения и/или ставим эксперимент и анализируем результаты, пытаемся отыскать знакомые элементы в незнакомой (еще не понятой) видимой картине. Опираясь на общий опыт и результаты предыдущего знакомства с подобными объектами, мы выделяем среди знакомых элементов более важные для целей нашей работы, т.е. те, что могут помочь нам выявить важные черты пока непонятной картины. В свою очередь, важными мы считаем черты, оказывающие, как мы предполагаем, сильное влияние или иначе тесно скоррелированные со структурой нашей картины и тем позволяющие ее понять и предвидеть ее поведение в разных обстоятельствах. Например, когда систематик обнаруживает совершенно новую группу насекомых и начинает их классифицировать (создавать внутреннюю систему группы), то, зная о существовании и возможных различиях полов и стадий онтогенеза, он исключит признаки, различающие самцов и самок, взрослых и личинок и т.д., из числа таксономически важных признаков, как бы ни глубоки были эти различия сами по себе. Сходным образом мы обычно оказываем предпочтение структурным признакам перед признаками окраски.

Таблица 1. Шаги познания

1	<b>постановка задачи и планирование сбора данных</b>
2	<b>наблюдение и эксперимент</b>
3	<b>поиск аналогий:</b> знакомых элементов в новой для нас картине, и выделение более важных из них — тех, что могут отражать глубинную структуру системы
4	<b>создание гипотез</b> о закономерностях и механизмах, лежащих в основе видимой картины
5	<b>попытка фальсификации этих гипотез:</b> выведение следствий из них и их сравнение с результатами наблюдений и экспериментов, как прежних, так и новых, проведенных специально для проверки гипотез
6	<b>оценка результата</b> с помощью презумпций: если найдены фальсифицирующие доказательства, нужно решить, достаточно ли они надежны и убедительны, чтобы отказаться от гипотезы

Здесь начинается четвертый этап. Мы строим гипотезу об особом сходстве между исследуемой картиной и некоторым классом картин (patterns), изученных ранее и отличных от изучаемой. Гипотеза должна быть прогностичной, т.е. указывать на некий механизм, ответственный за сходство, или предсказывать сходство по многим другим признакам. Это позволит сделать дальнейшее предположение о поведении нашей картины (системы, совокупности предметов и явлений) в различных условиях и обстоятельствах. Возвращаясь к предыдущему примеру, систематик выдвигает гипотезу, что, например, сходство по структурным признакам указывает на более высокий (скажем, родовой) уровень общего сходства, тогда как окраска относится к более низкому (например, видовому) уровню. Другими словами, систематик предполагает, что такая гипотеза позволит классифицировать его группу насекомых более естественным образом, чем альтернативный подход (например, приращение большего веса признакам окраски).

Четыре предыдущие этапа познания сильно зависят от личного опыта и интуиции исследователя. Их формальная когнитивная (познавательная) структура еще не ясна, и я не буду обсуждать их в деталях.

Пятый этап — тестирование, проверка предложенных гипотез, для чего из гипотез выводят возможно более длинные и разветвленные цепи следствий. Эти следствия (предсказания) сравнивают с результатами наблюдений и экспериментов (подробнее см. ниже).

Шестой и последний этап состоит в принятии решения, приемлема ли каждая из предложенных гипотез по результатам испытания, следует ли ее сохранить для дальнейшего тестирования, или она должна быть отброшена. Опять-таки, примеры и обсуждение следуют далее.

Со времен Карла Поппера (1983) известно, что все результаты научного исследования — не более чем гипотезы, которые невозможно окончательно подтвердить (верифицировать). Поппер, правда, считал, что гипотезу можно хотя бы окончательно опровергнуть (фальсифицировать), но он был не прав, так как окончательная фальсификация — это одновременно окончательная верификация альтернативной гипотезы, что фальсифицирующий результат не есть ни случайность, ни результат действия неучтенных факторов и обстоятельств. Если вы утверждаете, что все лебеди белые, а вам предъявляют черного, то прежде чем отказаться от вашей гипотезы, следует попытаться отвергнуть по крайней мере две другие возможности: во-первых, что это не лебедь (а, например, гусь, или искусная подделка, или что-то еще в этом роде), во-вторых, что лебедь не по-настоящему черный (например, искусственно окрашен). По моему убеждению, эти альтернативные возможности всегда оцениваются в терминах вероятности (правдоподобия), а не простого ответа «да» или «нет», как считал Поппер. Именно поэтому необходим шестой этап познания, когда мы сравниваем конкурирующие гипотезы и принимаем решение, оценивая альтернативные фальсифицирующие доказательства.

Так что все наши знания — это гора опирающихся друг на друга гипотез, причем гора вершиной вниз, поскольку базовых гипотез мало, а опирающихся на них частных — бездна. Но беда еще и в том, что наши инструменты анализа не соответствуют тому материалу, которым призваны оперировать: они ориентированы на поиск истины, а не на манипуляции с гипотезами. *Доказательства* отталкиваются от положений, принимаемых за истинные, но даже в математике эти базовые постулаты могут быть оспорены, а у нас в биологии их и вовсе не сыскать. *Законы* как эмпирические обобщения высокой степени надежности не так уж надежны — даже такие фундаментальные, как законы сохранения вещества и энергии. А наши эволюционные законы, вроде биогенетического, необратимости или неспециализированного предка, совсем мало надежны.

*Объяснение* тоже не лучший инструмент для проникновения в природу вещей. Объяснение вводит наблюдаемые феномены в общий контекст, но способ непротиворечивого введения факта в контекст совсем не обязательно уникален, как и сам контекст. Не случайно одни и те же эволюционные феномены объясняются, и нередко с приблизительно равным успехом, синтетистами, ламаркистами и теологами. Собственно, Поппер и развил фальсификационистскую концепцию, отталкиваясь от своего фрейдистского опыта, когда убедился, что нет и, главное, невозможно себе представить ситуацию, которая не может быть успешно объяснена в рамках психоанализа. Именно на этом основании он отказал фрейдизму, а равно марксизму и дарвинизму в принадлежности к науке. Справедлива ли его оценка, вопрос отдельный. Мне кажется, Поппер не прав, поскольку в соответствии со своей концепцией фальсификационизма он имел в виду *experimentum crucis*: решающий эксперимент, который один должен фальсифицировать всю соответствующую систему взглядов и тем дать окончательный ответ на поставленный вопрос. Я не думаю что это возможно: опровергнуть гипотезу или систему гипотез, причем не окончательно, а лишь с той или иной степенью правдоподобия, может только большая

совокупность наблюдений. Как именно это должно выглядеть на практике, вопрос специальный, и решать его здесь я не берусь.

Итак, получается, что мы обладаем только очень ненадежным знанием и неадекватными инструментами для работы с ним. В этом пессимистическом выводе что-то явно не так: если бы он был справедлив, наука не достигла бы и сотой доли того, чего она достигла. А в обыденной жизни истина нам еще менее доступна, чем в науке, а задачки там попадаются куда более ответственные, когда цена ошибки — жизнь, а порой и жизнь многих. Тем не менее, и эти задачи мы в целом решаем достаточно успешно, чтобы выживать при нашем ничтожном репродуктивном потенциале.

Очевидно, адекватные инструменты у нас все же есть, и мы их активно используем, только не даем себе в этом отчет, как месье Журден не догадывался, что говорит прозой. Вытащить искомый инструмент из подсознания сумели, и очень давно, юристы, но и они не заподозрили его универсального значения. Этот инструмент, по моему убеждению, презумпция (Расницын, 1988а). Ее парадигмальный вариант (образец, с которым можно сверять все другие презумпции, т.е., говоря по-нашему, типовой экземпляр) — конечно, презумпция невиновности: *«Как бы тяжелы ни были подозрения, подозреваемый должен считаться невиновным, пока и поскольку его вина не доказана должным образом»*. Что такое «должным образом», вопрос отдельный и очень важный, к нему еще придется вернуться. В остальном же все презумпции построены однотипно: *для определенного класса задач презумпция предлагает типовое решение, которое следует принять независимо от того, есть ли или нет свидетельства в его пользу, но при условии, что надежные свидетельства против этого решения отсутствуют*.

Вот несколько примеров презумпций из нашей области (подробнее о презумпциях см. ниже). Последовательность слоев земной коры следует интерпретировать как временную последовательность напластований, пока и поскольку нет надежных свидетельств обратного. Гомотаксальные (сходного таксономического состава) комплексы ископаемых следует рассматривать как геологически синхронные, если тому нет серьезных контраргументов. Любой таксон нужно считать монофилетическим, если нет убедительных свидетельств его полифилии. Сходство организмов должно рассматриваться как унаследованное до тех пор, пока не будут представлены надежные аргументы его множественного происхождения. Онтогенетическую последовательность изменений организма следует интерпретировать как эволюционную, если только нет достаточных оснований интерпретировать ее иным образом. И вообще, не следует умножать сущности без нужды («бритва Оккама»), т.е. принимайте самые простые решения до тех пор, пока и поскольку не обнаружены серьезные основания принимать более сложные.

На что я хотел бы обратить здесь внимание. Презумпция есть не более чем концентрированный опыт удачных решений конкретных задач. Так в норме для здоровья общества опаснее осудить невиновного, чем оставить преступника на свободе. Нормальная последовательность слоев более обычна, чем обратная. В геологичес-

ком масштабе времени миграции обычно мгновенны, и существенная асинхронность сходных по составу комплексов ископаемых — вещь не частая. Доказуемая полифилия таксона — ситуация не слишком обычная, особенно у высших организмов. Совпадение, в первом приближении, онтогенетической и палеонтологической последовательностей действительно бросается в глаза во многих случаях. И т.д. Но всегда есть исключения, и порой их много. Так много, что применимость презумпции нередко бывает ограниченной. По утверждению Г.А. Заварзина (1987; см. также Woese, 1987), у микроорганизмов сходство (кроме как по первичной структуре ДНК) чаще приобретает независимость, чем наследуется, и соответствующая презумпция к ним неприменима. В четвертичной палеонтологии с ее дробной хронометрией миграции нередко фиксируются как доказуемая асинхронность гомотаксальных комплексов. Советское общество было организовано таким образом, что его здоровье поддерживала скорее презумпция виновности (т.е. реально правосудие там вершил не суд, а следствие, чьим законным инструментом является презумпция виновности). И так далее.

Уже по одному этому не следует анализировать презумпции в терминах истинности или пригодности *в целом*: можно лишь говорить о том, что данная презумпция неплохо работает в данном контексте, а альтернативная ей успешно применяется в некоторых других случаях. Следует еще иметь в виду, что для решения одной и той же задачи могут одновременно применяться разные презумпции, и рекомендуемые ими решения могут оказаться несовместимыми. Так, относительно эволюционной последовательности изменений некоторой структуры (что в филогенетической терминологии составляет задачу поляризации признака) важные указания могут давать палеонтологическая и онтогенетическая последовательности, характер распространения разных состояний признака в исследуемой совокупности и за ее пределами, сложность и степень функционального совершенства разных вариантов данной структуры, наличие рудиментов и т.д. (см. ниже). Каждому из этих подходов соответствуют свои презумпции, и результаты их приложения к конкретной задаче нередко противоречивы. Например, многие признаки черепа взрослого человека соответствуют эмбриональным признакам человекообразных обезьян, а в нашем онтогенезе соответствующих признаков взрослых человекообразных нет. Т.е. биогенетическая презумпция указывает на происхождение обезьян от человека. Напротив, в палеонтологической летописи черепа человека появляются значительно позже обезьяньих, свидетельствуя скорее об обратном ходе событий.

В этом конкретном примере решение достаточно очевидно: человеческий череп вторично приобрел эмбриональные черты в результате относительного замедления соответствующих онтогенетических процессов. В других же случаях такой ясности может и не быть. Чтобы ответить на вопрос, представляет ли собой палеонтологическая последовательность тот самый серьезный контраргумент, который делает неприемлемыми рекомендации биогенетической презумпции, или же наоборот, онтогенетические данные не позволяют следовать палеонтологической презумпции, — для этого нужен опыт, интуиция и вообще искусство.

Конечно, и здесь на помощь приходят презумпции. Например, при наличии нескольких независимых источников филогенетической информации, дающих противоречивые указания, нужно следовать указаниям большинства. Действительно, в полном согласии с палеонтологической презумпцией целый ряд других человеческих органов (прежде всего мозг, но также вывернутые губы, резко дифференцированный волосяной покров и т.д.) имеет достаточно выраженный продвинутый (апоморфный) характер. Первичная структура ДНК также тесно сближает человека не с человекообразными в целом, а только с шимпанзе. Это опять-таки противоречит биогенетической презумпции, которая предполагает близость человека к корням всех человекообразных, а не одного только шимпанзе. Однако мнение большинства тоже не всегда глас божий: когда в меньшинстве оказываются источники информации, зарекомендовавшие себя как особо надежные, нужно следовать им вопреки советам большинства. Если же мы станем разбираться дальше, то найдем еще массу оговорок.

Как легко видеть, использование презумпций не есть простое дело, оно всегда требует опыта, интуиции и смелости, поскольку риск ошибки никогда не бывает пренебрежимо мал. Но такова жизнь, а наука тем более. И другого пути познания я себе не представляю.

### 1.2.1. ФИЛОГЕНЕТИКА

Филогения понимается как история конкретной группы в терминах уменьшающегося генеалогического родства и изменяющегося сходства между организмами. Эволюция обычно протекает слишком медленно, чтобы ее можно было наблюдать непосредственно, так что филогения познаваема только через ее результаты. Эти результаты — признаки формы и функции организма, включая морфологические, физиологические и поведенческие признаки, отношения организмов к биотическим и абиотическим факторам, их распространение в пространстве и во времени, и т.д.

В учебниках и публикациях нетрудно найти простые схемы и однозначные критерии родства. Однако простые правила в нашем деле слишком часто подводят, и вместо них приходится использовать более гибкий и трудный в обращении инструмент — презумпцию (табл. 2).

Первая и центральная презумпция филогенетики это **презумпция ее познаваемости**: *любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное*. Генниг (Hennig, 1966a) назвал данное положение «дополнительным (auxiliary) принципом», но на мой взгляд это центральное обобщение в филогенетике, утверждающее ее познаваемость. Действительно, «if homoplasy is universal, the characters imply nothing about the genealogy» [«если гомоплазия (независимо приобретенное сходство) универсальна, признаки не несут никакой информации о генеалогии»] (Farris, 1983: 14).

Здесь не все так уж очевидно. Человек всегда рождает человека, а не обезьяну, независимо от условий и обстоятельств, и здесь сходство однозначно указывает на происхождение. Напротив, вода остается водой, получена ли она сжиганием водорода или окислением липидов в организме. Дело здесь в разной сложности объектов,



Таблица 2. Презумпции филогенетики

Область применения	Название	Формулировка
общая	познаваемости филогенеза	любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное
анализ групп	палеонтологическая	из двух предположительно близко родственных групп та, что впервые появляется в более древних отложениях, признается за предковую, пока и поскольку не представлено надежных свидетельств обратного
анализ различий	палеонтологическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	биогенетическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с онтогенетической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	анalogии	если трансформационная серия успешно поляризована в одной группе, направление преобразований в другой группе следует считать сходным, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	функционального совершенства	из двух состояний признака то, что соответствует более эффективной адаптации, следует считать апоморфным, пока и поскольку нет убедительных свидетельств противного
анализ различий	сложности	сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
анализ различий	рудиментов	состояние, обнаруживающее следы преобразования из другого состояния, следует считать апоморфным относительно последнего, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
анализ различий	необратимости	если мы видим некоторое направление изменений определенно реализованным, то предпочтение следует отдать той из конкурирующих кладограмм, которая не предполагает изменений в противоположном направлении, пока и поскольку нет надежных контраргументов
анализ различий	сохраненного распространения признака	состояние признака, найденные только внутри группы, должно считаться апоморфным по отношению к тому, что распространено и за ее пределами, пока и поскольку нет убедительных контраргументов

Таблица 2 (окончание)

анализ сходств	парсимонии	наибольшее доверие заслуживает та кладограмма, что постулирует наименьшее число гомоплазий, — если нет серьезных оснований считать наиболее обоснованной другую кладограмму
анализ сходств	взвешенного сходства	в случае конфликта сходств унаследованными следует считать те из них, которые по опыту изучения других групп, особенно близкородственных, известны как более надежно отражающие родство, — если нет серьезных оснований считать иначе

из-за которой живые организмы меняются в тесной зависимости от их истории, а превращения химикалий существенно контролируются обстоятельствами и простыми правилами, но не историей. Но живые существа также различны по уровню сложности. Как уже упоминалось, у прокариот объем независимо приобретенного сходства столь велик, что традиционными методами расшифровать их филогению не удастся. Такие наблюдения с необходимостью ограничивают возможности изучения филогении.

Существуют и не столь экзотические ограничения. Расхождение низших таксонов происходило в не столь отдаленные времена, как дивергенция крупных групп, и следы этих событий должны были бы сохраниться лучше. Но генеалогические отношения между видами, особенно в крупных родах, обычно менее ясны, чем между семействами. Я вижу только одно приемлемое объяснение этого феномена: гомоплазия, т.е. независимо возникшее сходство, вещь гораздо более обычная, чем мы привыкли думать, и она особенно обычна у близко родственных форм, поскольку их сходная организация предопределяет и сходную реакцию на сходные изменения.

Действительно, когда группа тщательно изучается и на палеонтологическом, и на современном материале, обилие гомоплазий и широкое распространение параллельной эволюции становится особенно наглядным, в том числе и на высших таксономических уровнях (подробнее см. ниже, Раздел 3.1). Под старым термином аристокенез (Osborn, 1934) эта закономерность обсуждается, например, А.С. Раутианом (1988).

Параллельная эволюция в близко родственных группах обычно описывается как проявление определенной эволюционной тенденции, свойственной группе. Эта тенденция может быть понята как эпифеномен базовой синапоморфии (underlying synapomorphy: Saether, 1979, 1986; термин сходный, но не идентичный ключевому ароморфозу Иорданского, 1977, 1979). Понятие базовой апоморфии подразумевает апоморфию (любое изменение в структуре или функции), которая была приобретена общим предком группы и которая индуцирует сходные изменения у некоторых или многих членов группы. Например, приобретение упругого продольного стержня (хорды и наследующего ей позвоночника), давшее возможность аккумулировать энергию изгибания тела, позволило различным хордовым независимо приобретать

цын, 2002). Самое неожиданное, однако, состоит в том, что сопоставление результатов традиционного («интуитивного»), кладистического и молекулярного методов анализа филогении с палеонтологической летописью не показывают преимуществ последнего не только перед традиционным подходом, но и по сравнению с кладистическим анализом морфологии (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2006). В общем, молекулярный метод можно оценить как многообещающий, но пока еще он никак не может заменить другие методы.

### 1.2.2. ТАКСОНОМИЯ

Таксономическая классификация организует биологическое разнообразие таким образом, чтобы облегчить наше взаимодействие с ним. Существует много форм классификации, созданных для определенных целей и определенных категорий пользователей (например, система жизненных форм, или система вредителей по признакам причиняемого ими вреда). Они не представляют значительных теоретических проблем, и здесь речь пойдет только о той системе, которая используется в качестве междисциплинарного языка. Будем называть ее общей системой организмов.

Таксоны общей системы, чтобы выполнять свои функции, должны быть осмысленными объединениями с точки зрения максимально широкого круга пользователей, как птица представляет вполне определенное понятие не только для орнитолога, но и для охотника, повара и художника. Чтобы соответствовать такой цели, таксоны общей системы должны быть максимально однородными внутри себя и максимально различными между собой по максимально широкому кругу признаков. Это свойство позволяет системе выполнять еще две важнейшие функции. Во-первых, она свертывает информацию о живых организмах в доступной форме. Напомним, что каждый из нас знает, скажем, о таракане, включая информацию о признаках старших таксонов. Во-вторых, она позволяет предсказывать свойства недостаточно изученных таксонов. Лишь ничтожная часть видов насекомых изучена сколько-нибудь детально, но мы не сомневаемся, что они состоят из эукариотических клеток соответствующей структуры и функции, и с достаточной уверенностью описываем многие детали биологии даже вымерших видов. Например, находка в нижнемеловых отложениях Забайкалья неполного переднего крыла, определенного как крыло хлебного пилильщика (Cephididae), послужило основанием для предсказания, что уже в начале мела существовали покрытосемянные растения, на которых только и развиваются современные хлебные пилильщики (Расницын, 1969). И покрытосемянные действительно были найдены в той же Байсе и в тот самый год, когда предсказание было опубликовано (Вахрамеев, Котова, 1977).

В систематике последних десятилетий выделяются три основных направления (табл. 3): фенетика, кладизм и еще одно, часто неудачно именуемое «эволюционной систематикой» — в отличие от «филогенетической систематики», первоначального и столь же неудачного названия кладизма (действительно, чем отличаются термины «эволюционный» и «филогенетический» в данном контексте?). Для этого

направления, которое пытается выявить и сформулировать принципы традиционной систематики, был предложен термин «филетика» (Пономаренко, Расницын, 1971).

Различия между тремя направлениями гораздо глубже, чем можно было бы предположить: им соответствуют совершенно различные представления о структуре и происхождении биологического разнообразия.

Одно из перечисленных направлений совместимо с синтетической, а более точно — популяционно-генетической теорией эволюции. Последняя, как мы видели, представляет эволюционный процесс как динамику аллелей в популяциях, контролируемую отбором и стохастическими процессами. Отбор формирует состав популяций и свойства организмов, и делает он это с точностью, ограниченной лишь стохастическими факторами и обменом генами, который унифицирует структуру популяций на уровне, отвечающем не локальным, а усредненным характеристикам отбора.

Организация живых существ предстает здесь набором признаков, свободно табуемых отбором, а эволюционный процесс — равномерным в той мере, в какой равномерны определяемые средой вариации отбора. Эту равномерность нарушают лишь дивергенции и вымирания, каковые только и могут быть использованы для построения естественной системы организмов. То есть естественная система, отвечающая популяционно-генетической теории эволюции, может быть только строго генеалогической, с границами таксонов, проводимыми по точкам дивергенции (узлам кладограммы). Таксоны выделяются в соответствии с реконструированными фактами их истории, а не их нынешними свойствами, которые важны *только* как исторические свидетельства. Это точное описание кладистической системы: строго иерархической и с исключением парафилетических, т.е. предковых таксонов (табл. 1). Кладизм сводит систему группы к ее генеалогической истории, фенетика к доступным для анализа признакам сходства, а традиционная систематика (в зеркале филетики) пытается использовать и то, и другое, причем не произвольно, а упорядоченным образом (табл. 3).

Таблица 3. Три таксономии

Тип	Эволюционная основа	Задающий процесс	Рабочий критерий	Сходство	Кровное родство
Кладизм	синтетическая	акт дивергенции	синапоморфия	игнорируется	единственная основа системы
Фенетика	эпигенетическая	дискретность биоразнообразия	гиатус	единственная основа системы	игнорируется
Филетика	эпигенетическая	дискретность биоразнообразия	гиатус	задающий критерий	контролирующий критерий

В отличие от синтетической, эпигенетическая теория эволюции, как мы тоже знаем, видит эволюционный процесс прежде всего как процесс эволюционного преобразования онтогенеза и в частности устоявшихся (отобранных в чреде поколений) эпигенетических процессов и их стабилизированных ансамблей — креодов. Напротив, мутации и аллели выступают здесь в роли переключателей между альтернативными траекториями развития, а не в качестве создателей структур, свойств и признаков.

Глубокая взаимозависимость между онтогенетическими процессами и, соответственно, между свойствами и признаками делает оптимизацию целого организма необычайно трудной задачей, продуктом напряженного компромисса. Однажды достигнутый успешный компромисс оказывается прочно стабилизированным (забуференным), поскольку удачная структура организма с большим трудом поддается изменению за пределы нормальной внутривидовой изменчивости (которая сама уже стабилизирована отбором предыдущих поколений). Поэтому эволюция (успешный выход за пределы стабилизированного эпигенотипа) затруднена, мало предсказуема и более или менее скачкообразна, а возникающее в результате биоразнообразие более или менее дискретно. Дискретность эксплуатируется как фенетикой, так и традиционной систематикой, которые строят свои системы путем выявления и прослеживания гиатусов — разрывов непрерывности биоразнообразия. Но обо всем по порядку.

#### 1.2.2.1. Кладизм

Глубинное понимание кладизма разными его последователями отличается столь сильно (ср. Hennig, 1966a и Platnick, 1979), что предлагалось, например, использовать старое название «филогенетическая систематика» для версии Геннига, а кладизм оставить для так называемого трансформированного кладизма (de Queiroz, Donoghue, 1990a). Это предложение не получило большой поддержки, и я сохраняю здесь широкое понимание кладизма. Однако центральное утверждение кладизма, что «фенетическая классификация строится путем группирования по общему сходству, тогда как филогенетическая — по предполагаемым синапоморфиям» (Farris, 1979: 478), остается общепризнанным. Обосновывая его, В. Генниг (Hennig, 1966a) писал, что таксоны, обозначенные синапоморфиями, образуют систему, изоморфную филогении и потому наиболее эффективную. Отсюда и название системы — филогенетическая. Но есть и другая точка зрения, что, во-первых, само устройство (картина, pattern) природы таково, что система организмов может быть отображена ветвящейся диаграммой (иерархической классификацией). Во-вторых, эта картина (pattern) может быть отображена в результате изучения признаков и поиска иерархического (internested) набора синапоморфий. В-третьих, наши знания об эволюции, как и о системе, выводятся из того же иерархически организованного набора (паттерна) синапоморфий (Platnick, 1979: 538). Таким образом, паттерн признается первичным, а филогения — вторичной. Такой подход ставит вопрос: кто привносит паттерн в природу? каков его генерирующий процесс, если это не эволюция? Пока на этот вопрос не предлагается ответа, я не вижу возможности отдельного анализа паттерн-кладизма (трансформированного кладизма) и возвращусь к его классической версии.

Фактически кладизм является ярким примером дедуктивного, а не гипотетико-дедуктивного построения. Действительно, кладизм использует в качестве постулата весьма правдоподобное утверждение — что общее филогенетическое прошлое обуславливает сходство родственных групп. Отсюда делается вывод, не подвергаемый дальнейшей проверке, что система организмов должна быть строго изоморфна их генеалогии, эксплицированной в кладограмме. При этом не принимаются всерьез никакие доказательства, что по крайней мере некоторые из важнейших постулатов кладизма лишены биологического обоснования, а результаты их последовательного применения нередко противоречат здравому смыслу и результатам, полученным другими методами, включая палеонтологический и молекулярный (см. выше). Нет никаких биологических причин для того, чтобы дивергенция проходила только в форме строгой дихотомии с обязательным исчезновением предкового вида в момент дивергенции — наоборот, существуют очень надежные наблюдения над ископаемыми (например, Невеская и др., 1986, Nevesskaya et al., 2001), говорящие о том, что предковый вид в течение миллионов лет может давать начало все новым и новым дочерним видам. Равным образом, генеалогическая близость может эффективно отражать отношения по другим свойствам организмов только при существенной равномерности эволюционного процесса, но как уже было показано, палеонтология в избытке предъявляет убедительнейшие свидетельства крайней неравномерности эволюционного процесса.

Получается, что все-таки лучше заниматься традиционной систематикой, но при этом четко понимать ее основания, критерии и цели, сформулированные филетикой, и использовать методы кладизма и фенетики только там, где они могут реально помочь.

### 1.2.3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Номенклатура — это совокупность договоренностей о том, как создавать и использовать названия таксонов. Обычно она воспринимается как область усложненных деталей и простых до очевидности базовых принципов. Это неверно, во-первых, поскольку еще далеко не все действующие принципы биологической номенклатуры осознаны и сформулированы в явном виде. Некоторые из них упомянуты в кодексах (см. МКЗН, 1988, 2000; МКБН, 2000), но не в качестве базовых принципов, а многих принципов там просто нет. Во-вторых, некоторые из базовых принципов не являются чистыми соглашениями, а отражают определенные таксономические концепции или представляют следствия из определенных эволюционных гипотез. Линнеев принцип бинаминальной номенклатуры вполне конвенционален и потому легко сочетается с любой таксономической концепцией, признающей иерархию родов и видов. Иное дело принцип типа, как это подробно обсуждается далее. Различение этих двух типов принципов представляется полезным, и в дальнейшем они будут именоваться таксономически независимыми и таксономически зависимыми принципами соответственно (табл. 4).

Таблица 4. Принципы номенклатуры

Таксономически независимые	
1	невмешательства в принятие таксономических решений за пределами ограничений, налагаемых таксономически зависимыми принципами
2	ограниченной сферы приложения
3	гомонимии
4	приоритета
5	стандартизированных, ранг-специфичных названий
6	верховного приоритета Международной Комиссии по номенклатуре
Таксономически зависимые	
7	типа (нет разумных причин отвергать)
8	иерархии (нет разумных причин отвергать)
9	синонимии (применение к паратаксонам ограничено рамками соответствующей частной системы)

### 1.2.3.1. Таксономически независимые принципы

Таксономически независимые принципы обычно просты, не требуют больших комментариев и здесь рассматриваются первыми.

1. В действующем Кодексе зоологической номенклатуры сказано, что он «воздерживается от вмешательства в таксономические суждения, которые не могут подвергаться регулированию» (МКЗН, 2000: 24). Это утверждение не вполне справедливо из-за существования таксономически зависимых принципов, которые не позволяют принимать некоторые таксономические решения. Поэтому формулировка требует дополнения словами «за пределами ограничений, налагаемых Кодексом».

2. В зоологии область применения принципов номенклатуры ограничена надпопуляционными группами от подвида до надсемейства (подробнее см. МКЗН, 2000, ст. 1.2). Исключение старших таксонов из сферы действия кодекса представляется ошибочным (Rasnitsyn, 1982, 1989, 1991, 2002b). Вкратце мои соображения можно изложить следующим образом.

Обеспечиваемая кодексами стандартизация образования и использования названий доказала долгой практикой свое благотворное влияние на всю биологию. Отказ от ее распространения на старшие таксоны вряд ли связан с их глубинной спецификой. Серьезных указаний на такую специфику не известно, а многочисленные попытки стандартизировать не типифицированные названия старших таксонов (концовки *-ptera* у названий отрядов насекомых, *-formes* у отрядов птиц, *-ida* у многих названий вымерших отрядов разных групп беспозвоночных) снимают все сомнения в необходимости такой унификации. Дело, конечно, не в унификации, а в типификации названий старших таксонов. Под типификацией (более точно — сквозной типификацией) понимается процедура, обеспечивающая жесткую связь каждого

названия каждого таксона с определенным подчиненным таксоном в его составе, сверху вниз по всей иерархии вплоть до типового экземпляра вида (или подвида). Типифицируются именно названия, а не сами таксоны: когда говорят о голотипе вида или типовом виде рода, имеют в виду тип названия (имени).

Принцип типа, соответствующий самой природе таксона (см. ниже) является главным достижением биологической номенклатуры: он обеспечивает устойчивость употребления и упорядоченность изменения названия таксона при самых различных изменениях его состава (границ) и интерпретации (изменение ранга, диагностических признаков и т.п.). Первые попытки типификации старших таксонов насчитывают уже более двух веков (Laicharting, 1781), и понимание ее необходимости также растет. Такая точка зрения победила в ботанике (МКБН, 1985) и находит некоторую поддержку в зоологии (Родендорф, 1977; Starobogatov, 1991; Ключе, 2000). Дело в том, что не типифицированное название отнесено к таксону как к целому и практически только до тех пор, пока интерпретация самого таксона остается устойчивой. В противном случае возникают проблемы с применением названия, что выливается в разноречивую и переименования. Однако введение типифицированных названий старших таксонов и, соответственно, их переименование затрагивает интересы многочисленных пользователей, которых мало интересуют проблемы систематики высоких уровней, но пугает перспектива заучивать новые слова. Для тех же, кто *работает* со старшими таксонами, ситуация оказывается тяжелой: таксономические и филогенетические ошибки и неточности консервируются не типифицированными названиями и накапливаются. Чем дольше это продолжается, тем труднее будет переходить к типификации старших таксонов. Но переходить все равно придется, и потомки не скажут нам спасибо за наш эгоистичный консерватизм.

3. Идентичные названия разных таксонов не должны использоваться в качестве действительных названий (МКЗН, 2000, ст. 52). Область применения принципа гомонимии произвольно ограничена таким образом, чтобы не затрагивать случаев гомонимии, во-первых, между названиями видов в разных родах, во-вторых, между таксонами растений и животных, в-третьих, с таксонами рангом выше надсемейства и между такими таксонами.

4. Выбор между конкурирующими названиями (синонимами или гомонимами) должен осуществляться в пользу того названия, которое было предложено раньше (принцип приоритета; МКЗН, 2000, ст. 23).

5. Принцип стандартизированной и ранг-специфичной формы названий таксонов. Этот принцип представляет основу для многочисленных правил для языка, грамматики и синтаксиса названий, и включает принцип биномиальной номенклатуры (МКЗН, 2000, ст. 4–6, 11, 25–34).

6. Последний среди таксономически независимых принципов — принцип верховенства Международной Комиссии по номенклатуре, которая может принимать решения в нарушение любых положений Кодекса, кроме тех, которые касаются ее самой (МКЗН, 2000, ст. 78).



### 1.2.3.2. Таксономически зависимые принципы

Таксономически зависимых принципов три:

**7. Принцип типа.** Это самый важный из таксономически зависимых принципов, и на его примере хорошо видны те ограничения, которые таксономическая концепция может накладывать на номенклатуру. В Кодексе 1988 г. этот принцип сформулирован следующим образом: «Номенклатурный тип служит объективным эталоном, с помощью которого приложение названия определяется независимо от возможных изменений границ таксона» (МКЗН, 1988, ст. 61а; формулировка МКЗН, 2000, ст. 61.1, кажется менее удачной: «Фиксация номенклатурного типа номинального таксона обеспечивает объективный эталон для приложения названия этого таксона»). Другими словами, таксон не может быть введен в систему иначе как, в конечном счете, ссылкой на тип, несущий его название. Чтобы оценить смысл этого утверждения, рассмотрим альтернативные возможности.

Первое, что приходит в голову, это возможность введения таксона в систему ссылкой на его признаки. Это означает, что признаки таксона выполняют определяющую, а не просто диагностирующую функцию, а сам таксон соответствует понятию «класс» (Ghiselin, 1974, 1987). Существуют разные возможности такого введения таксона в систему, простейший из которых — комбинаторная система, т.е. многомерная матрица, каждая ячейка которой соответствует определенной комбинации признаков и является местом таксона, обладающего такой комбинацией. Версию такой матрицы представляет политомическая таблица, иногда используемая систематиками, т.е. прямоугольная матрица с рядами, представляющими таксоны, и колонками, соответствующими признакам. В результате каждая ячейка отражает состояние одного конкретного признака в определенном таксоне. Эта форма системы действительно проста и иногда очень полезна, но не соответствует задачам общей системы организмов. Она не обладает гибкостью: мы не можем исправить ее локально, чтобы, например, лучше согласовать ее с признаками конкретного таксона, поскольку введение нового, переопределение или удаление старого признака заставляет пересматривать характеристики всех таксонов. Поэтому даже в качестве средства идентификации комбинативная система используется нечасто.

Более гибкая система, в которой таксоны определяются ранжированными признаками. В обычной определительной таблице первый используемый признак имеет самый высокий ранг, поскольку делит определяемую совокупность на самые большие группы. Вводимые далее признаки обеспечивают дальнейшее ее дробление и имеют более низкий ранг. Такая система действительно удобна, хотя и не столь хороша, как общая система организмов, из-за очевидно произвольного ранжирования признаков. Тем не менее, в несколько модифицированной форме (с выделением небольшого числа высокоранговых признаков, достаточного для формирования системы) этот подход был весьма популярен у систематиков. У К. Линнея (Linnaeus, 1751), например, близкую роль играли признаки фруктификаций растений. В наиболее четкой форме этот подход был сформулирован А.А. Любищевым (1923, 1966). Любищев призывал к поиску немногих наиболее высокоранговых

Не нужно думать, что это уникальное свойство общей системы организмов. Из рассуждений С.В. Мейена (1989) с очевидностью следует, что таковы же, например, мерон, т.е. таксон меронии (морфологической системы частей организма), и стратон — таксон стратиграфической классификации.

Помимо принципа типа, существуют еще два таксономически зависимых принципа номенклатуры, которые, как и принцип типа, следуют из континуальной природы таксона.

**8. Принцип иерархии.** Будучи континуумами, таксоны не могут быть объединены иначе как в следующие более широкие континуумы (старшие таксоны), которые должны покрывать включаемые континуумы целиком. Равным образом таксон-континуум не может одновременно входить в два и более старших таксона ни целиком, ни частями, так как иначе эти старшие таксоны будут перекрываться, нарушая тем самым определение континуума. Все это означает, что система имеет строго иерархическую форму.

**9. Принцип синонимии.** Если таксон может быть членом единственного старшего таксона, он имеет единственное место в системе и, следовательно, ему достаточно одного имени. Все другие названия должны быть признаны недействительными, т.е. быть объявлены синонимами.

### 1.2.3.3. Таксоны, нарушающие принципы номенклатуры

Жизнь сложна, и наука тоже. Иногда нам приходится нарушать принципы номенклатуры — не по невежеству или разгильдяйству, а по необходимости, когда для этого возникают серьезные причины. Рассмотрим эти возможные причины.

Таксономически независимые принципы представляют собой соглашения между систематиками и в этом смысле субъективны. Причины отказа следовать им тоже всегда субъективны в том смысле, что они не оправданы какими-то таксономическими соображениями. Поэтому они здесь не рассматриваются. Проблема таксономически зависимых принципов более важна и заслуживает анализа. Более детально такой анализ проведен ранее (Расницын, 1986а) и здесь дается в сокращенном виде.

Нарушать таксономически зависимые принципы номенклатуры нам приходится, когда недостаток информации, необходимой для классификации некоего таксономического материала, вступает в конфликт с необходимостью его классифицировать — из-за научной или прикладной его значимости. Неполнота информации в этих случаях обычно связана со специфической дефектностью материала, как это хорошо известно в палеонтологии и в систематике групп с усложненным онтогенезом (например, у паразитических червей и грибов).

Международные кодексы номенклатуры признают некоторые формы таксонов особого статуса, но не решают проблему в целом, а содержащиеся в кодексах регламентации во многом противоречивы. Неудовлетворительность ситуации с таксонами особого статуса трудно считать неожиданной, по крайней мере в зоологии, где такие таксоны традиционно считаются чем-то редким и крайне нежелательным. В целом (как в зоологии, так и в ботанике) они действительно не слишком

### 1.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблемы эволюционного крыла современной биологии, куда можно отнести те ее разделы, что исследуют историю и современное состояние биологического разнообразия, включая их теорию и методологию, связаны прежде всего с поисками парадигмы. Уже более столетия продолжается спор двух подходов — «элементаристской» («редукционистской») и «холистской» парадигм. Поразительно, но «размежевания» этих столь различных подходов не происходит, а продукты каждого из них сосуществуют в головах и печатной продукции едва ли не большинства ученых, о чем те обычно и не подозревают.

Элементаристской парадигме, редуцирующей изучаемую систему к ее элементам, соответствует популяционно-генетическая (синтетическая) теория эволюции, представляющая эволюционный процесс как динамику частот дискретных наследственных детерминант (генов) в популяциях в условиях отбора. Отражением этой динамики и является наблюдаемый процесс эволюции, и ее специфика определяется, во-первых, спецификой генного уровня организации, во-вторых, спецификой отбора. Соответственно, эволюционный процесс выступает как существенно равномерный, а единственным регулярным источником дискретности, делающим возможным разбиение продукта эволюции на таксоны, оказываются дивергенция и вымирание. Этой парадигме адекватна таксономическая концепция кладизма, где таксон возникает в ходе эволюции как продукт дивергенции и вводится в систему именно на этом основании, а последовательность дивергенций определяется с помощью синапоморфий.

Альтернативная холистская парадигма редуцирует эволюционирующую систему к целому и в частности к эпигенотипу, т.е. к системе построения живого организма в онтогенезе. В зеркале эпигенетической теории эволюции сложная, пронизанная переплетающимися взаимосвязями и взаимодействиями живая система предстает напряженным компромиссом противоречивых требований оптимизации разных адаптивных функций. Изменение такой системы оказывается существенно затрудненным, мало предсказуемым и более или менее скачкообразным, а специфика эволюционного процесса определяется прежде всего спецификой эпигенотипа и лишь в существенно меньшей степени — спецификой отбора. Из-за скачкообразности эволюционных изменений биологическое разнообразие, возникающее в ходе такой эволюции, оказывается дискретным, разбитым гиагусами на естественные отдельности, каковые и заслуживают использования в качестве таксонов общей системы. Соответственно, смысл таксономии, адекватной эпигенетической концепции и холистской парадигме, состоит в выявлении объективно существующей дискретности и прослеживании гиагусов.

Анализ доступного материала свидетельствует в пользу его соответствия скорее эпигенетической, чем синтетической концепции. Более важной, однако, представляется сама попытка различения концепций и методологий, используемых в анализе эволюционного процесса и его результатов, как восходящих к той или дру-

гой из двух конкурирующих парадигм. Представляется, что строгое различение двух парадигм и их следствий позволит не только и даже не столько сделать осмысленный выбор между ними, сколько избавиться от одновременного использования взаимно несовместимых принципов и подходов, т.е. от своего рода плюрализма в одной голове.

Сделанный вывод позволяет несколько продвинуться в выявлении корней и в более четком формулировании методологических концепций, используемых на поле эволюционного крыла биологии, и в частности в филогенетике, таксономии и таксономической номенклатуре. Однако вначале нам пришлось рассмотреть некоторые самые общие проблемы научного (и не только) анализа.

Филогенетические выводы, как любое научное исследование, опираются на (1) планирование предстоящего исследования, (2) наблюдение (включая эксперимент), (3) поиск аналогий, (4) создание гипотез о лежащих в основе видимой картины закономерностях и механизмах, (5) попытки фальсификации этих гипотез (преимущественно путем анализа следствий из них), и (6) оценки результатов этих попыток с помощью презумпций, с целью выбора наиболее перспективной гипотезы для дальнейшей работы.

Набор филогенетических презумпций включает презумпцию познаваемости филогенеза и ряд более частных презумпций, которые можно разделить на используемые в анализе групп и в анализе признаков. Анализ групп исследует отношения предков и потомков и опирается прежде всего на палеонтологическую презумпцию для групп. Презумпции, используемые в анализе признаков, далее делятся на две группы соответственно тому, включены ли они в анализ различий или сходств. Анализ различий — это поляризация трансформационных серий, т.е. определение плезиоморфных (исходных) и апоморфных (измененных) состояний признака. Здесь работают, из более важных, палеонтологическая презумпция для признаков, биогенетическая презумпция, презумпции аналогии, необратимости эволюции, функционального совершенства, сложности, рудиментов и сохраненного распространения признаков. Презумпции анализа сходств используются при решении вопроса, унаследовано ли данное сходство от общего предка или возникло независимо. Сюда относятся прежде всего презумпции парсимонии и взвешенного сходства.

Цель таксономии состоит в создании системы, чьи таксоны осмысленны для максимально широкого круга пользователей и, соответственно, наиболее гомогенны внутри себя и различны между собой. Из трех главных конкурирующих подходов кладизм опирается на синтетическую теорию эволюции, игнорирующую дискретность биоразнообразия. Поэтому кладистическая система учитывает только дивергенции и признает лишь таксоны, охарактеризованные синапоморфиями. Синапоморфия — не признак, а его интерпретация, поэтому кладистическая система не только игнорирует дискретность биоразнообразия, но и излишне гипотетична и привередлива в отборе признаков.

Филетика и фенетика опираются на эпигенетическую теорию эволюции и заняты прослеживанием гнатов между таксонами. Фенетика использует доступные признаки как таковые и потому слишком близорука, это существенно эмпиричес-

кий подход. Филетика занимает промежуточное положение между фенетикой и кладизмом. Она пытается отразить полный баланс сходств и различий, включая и те, что еще не изучены. Для этого филетика использует прогностические возможности филогенеза, который выступает в качестве эвристического метода контроля системы, построенной фенетическими методами. Филетика определяет таксон как монофилетический континуум и использует гиатусы для разграничения таксонов, а монофилию — как способ оценить, успешно ли было разграничение, или система требует доработки.

В основе таксономической номенклатуры лежат 9 принципов, из которых шесть представляют чистые соглашения для удобства и единообразия в использовании названий таксонов и независимы от используемого таксономического подхода. Остальные три принципа зависят от таксономии. Из них наиболее важен принцип типа, позволяющий стабилизировать названия таксонов, соответствующих понятию монофилетического континуума. Два других таксономически зависимых принципа — принципы иерархии и синонимии, из которых второй может быть нарушен при работе с дефектным таксономическим материалом, недостаточно охарактеризованным для его полноценной систематизации. В этом случае могут применяться таксоны неясного положения и паратаксоны разного рода, используемые в рамках специальных систем, параллельных основной системе организмов.

В отличие от принципов синонимии, видимо, не существует объективных причин отказываться от соблюдения принципов типа и иерархии, а тем более от таксономически независимых принципов номенклатуры.

## 2. ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ

Насекомые в этой книге приняты в современном, несколько суженном объеме по сравнению с прежними стандартами. Как это будет подробно обсуждаться далее (Раздел 3.3), «энтогнатные насекомые» (бессяжковые, диплюры и ногохвостки) оказались более близкими родственниками многоножек, чем настоящих насекомых (эктогнатные, т.е. щетинохвостки, и крылатые насекомые), и в состав класса насекомых уже обычно не включаются (Историческое развитие..., 1980; History of insects, 2002). Состав класса до уровня отрядов показан на рис. 8.

Названия отрядов и ряда других старших таксонов насекомых в этой книге многим покажутся непривычными. О причинах, заставивших Б.Б. Родендорфа тридцать лет назад предложить эти изменения (Родендорф, 1977) и спустя три года впервые реализовать их (Историческое развитие..., 1980), подробно сказано выше (Раздел 1.2.3). Как ни серьезны эти причины, коллеги воспринимают новые названия с трудом (если не сказать — в штыки). Чтобы облегчить совершенно, на наш взгляд, неизбежный переход от описательных названий старших таксонов к типифицированным, подчиняющимся Международному кодексу зоологической номенклатуры, при подготовке History of insects (2002) было решено несколько смягчить первоначальное решение. Подобно тому, как сделали ботаники по отношению к некоторым особо популярным нетипифицированным названиям растений (Umbellifera, Gramineae и т.п.), в системе насекомых также было оставлено несколько самых популярных нетипифицированных названий. Это отряды Hemiptera, Coleoptera, Neuroptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera и Orthoptera. Мы надеемся, что это облегчит постепенное признание типифицированных названий старших таксонов насекомых и, в перспективе, других животных.

Временной контекст истории насекомых заключен в рамки геохронологической шкалы, показанной на рис. 9. Здесь же приведены карты распределения основных местонахождений насекомых, многие из которых упоминаются в дальнейших главах (рис. 10–12).

### 2.1. СПЕЦИФИКА ИССЛЕДОВАНИЙ ИСКОПАЕМЫХ НАСЕКОМЫХ

В своей работе с ископаемыми палеоэнтомолог сталкивается с проблемами и трудностями, в той или иной мере знакомыми и неонтологу. Действительно, даже отпечатки на породе в какой-то мере могут быть сопоставлены с микроскопическими препаратами, где насекомые тоже уплощены и распластаны. А тем из энтомологов, кому приходилось работать с типами старых авторов и вообще со старыми коллекциям, фрагментарные и поврежденные остатки насекомых почти столь же не в диковину, как и палеоэнтомологам. Однако рутинные проблемы в палео- и неоэнтомологии существенно различны. При этом больше всего бросаются в глаза

Остатки насекомых, захоронившиеся в четвертичных торфах, обычно добывают, осторожно разбирая торф и снимая замеченные остатки пинцетом. Есть более подробные описания методов сбора и изучения четвертичных насекомых (Walker, Paterson, 1985; Coore, 1986; Бидашко, 1987; Elias, 1994).

### 2.1.3. ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Наука — это прежде всего дело интерпретации наблюдаемого, а не просто наблюдение. Наблюдая, мы начинаем с того, что пытаемся отделить то, что нам кажется реальным результатом наблюдения (эксперимента), от разного рода ошибок, проистекающих ли от внешних влияний (особенностей условий наблюдения и специфики используемых методов и инструментов), или от наших собственных осознанных и подсознательных ожиданий и предпочтений. Это все интерпретация полученного результата. Палеонтология особенно интерпретативна, поскольку источники возможных ошибок здесь гораздо более разнообразны, чем в неонтологии, наблюдаемые свойства ископаемых ограничены по сравнению с тем, что доступно наблюдению на современных организмах, и эти пробелы по необходимости заполняются гипотезами. Поэтому нам жизненно важно знать источники возможных ошибок и способы конструирования по возможности безопасных и надежных гипотез.

Палеонтология располагает собственной теорией ошибок, именуемой тафономией. Тафономии насекомых здесь посвящен специальный Раздел 2.3, там тонкости анализа палеонтологического материала рассматриваются в контексте специфики различных обстановок захоронения. Ниже особенности интерпретации палеоэнтомологических данных обсуждаются вкратце и в ином аспекте.

Работая с современными насекомыми, энтомолог может, по крайней мере в принципе, изучить любой аспект их структуры, функции и отношений. Конечно, для абсолютного большинства видов это лишь потенциальная возможность. Все наши обобщения в большой мере гипотетичны даже по отношению к современным насекомым. Имея дело с ископаемыми, мы иногда можем исследовать детали их морфологии на электронно-морфологическом уровне (рис. 15), увидеть, чем они питались (рис. 16), и проследить стадии их онтогенеза (рис. 17). К сожалению, все это редкие счастливые случаи, по крайней мере сегодня.

Палеоэнтомологические построения в основном базируются на первичных данных относительно не слишком мелких (обычно — доступных биноклю, но не микроскопу) деталей морфологии, позволяющих их сравнительную и функциональную интерпретацию. Одновременно учитываются наблюдения, дающие возможность оценить совместную встречаемость ископаемых, их количественные отношения, и, конечно, доступные геологические данные о возрасте, условиях захоронения и общей обстановке (ландшафт, климат и т.д.).

Палеонтологическая летопись предлагает сильно обобщенную и искаженную картину жизни в прошлом, лишенную многих важных деталей и целых фрагментов. У нас практически нет шансов встретить редкие формы жизни, и то, что мы видим, в

В этом споре скорее права Притыкина, но сейчас важно не это. Пример показывает реальные проблемы, с которыми сталкивается палеоэнтмоолог, именно необходимость учитывать самые различные данные, которые могут помочь в выборе правильного решения, и невозможность обойтись без субъективной оценки в выборе между противоречивыми свидетельствами разных наблюдений. В действительности этот пример сильно упрощен. Для решения поставленной в нем задачи можно и нужно учитывать широкий круг других доступных данных — морфологических, тафономических, палеоэкологических и прочих. Возможно, это позволит оценить, насколько надежно установлены таксономически несовместимые признаки имаго и нимф, действительно ли все используемые в дискуссии виды и стадии их развития были связаны с соответствующим водоемом, почему оказалось возможным столь странное соотношение взрослых и нимф в упомянутом турецком местонахождении, и т.д.

При всем том хотелось бы надеяться, что приведенные соображения и примеры в какой-то мере приоткрывают читателю палеоэнтмологическую кухню и вводят в специфику этой и впрямь довольно специфичной области знания.

## 2.2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИИ

Хотя насекомые в балтийском янтаре известны с древности, научное изучение ископаемых насекомых началось сравнительно поздно. Правда, первые описания с использованием бинаминальных названий появились уже через год после смерти Карла Линнея (Bloch, 1779; рис. 18), но отсчет возраста палеоэнтмоологии разумнее сдвинуть еще приблизительно на 60 лет, когда началось описание массового палеоэнтмологического материала (Germar, 1837, 1839). С этих пор за более чем полтора века сменились не только имена исследователей, но и цели и стиль их работы, что позволяет выделить определенные этапы в истории палеоэнтмоологии.

Первый и самый долгий этап можно назвать фаунистическим, когда в качестве объекта исследования чаще всего выступал набор (локальный комплекс) ископаемых из определенного местонахождения или группы близких местонахождений. Исследователя не слишком волновало, что в составе такого комплекса присутствовали насекомые разных отрядов: он чувствовал себя палеоэнтмоологом — универсалом, даже если был специалистом по определенной группе современных насекомых. Тот же самый Э.Ф. Гермар (рис. 19), описывая современных насекомых, явственно предпочитал жуков, но переходя к ископаемым, описывал едва ли не всех подряд. Более того, считалось естественным и нормальным описывать ископаемых насекомых, вообще не будучи энтмоологом. Помимо энтмоологов, включая таких талантливых, как Шарль Броньяр (рис. 20), в XIX и даже в XX веке весьма заметную долю ископаемых насекомых описали геологи и особенно палеоботаники (Освальд Геер, рис. 21, Христоф Гибел, рис. 22, Фридрих Голденберг, Пауль Гуторл, Михаил Залесский и другие).





Рис. 18. Marcus Elieser Bloch (1723–1799) (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).

тендующие на более или менее всестороннее описание исторического развития класса (Историческое развитие ..., 1980; History of insects, 2002; Gimaldi, Engel, 2005).

По библиографическим ссылкам в предыдущем абзаце легко заметить, что в последние полвека отечественные специалисты играли доминирующую роль в палеоэнтомологических исследованиях (рис. 31). Фактически речь идет о единственном и едином неформальном коллективе, который можно обозначить как Московская палеоэнтомологическая школа. Ее центр представляет созданная Мартыновым и Родендорфом Лаборатория членистоногих Палеонтологического ин-та АН СССР (ныне Лаборатория артропод ПИН РАН). На нее опираются — и по части коллекций, и в отношении методов описания и методологии анализа материала — энтомологи из других организаций и городов, а теперь и стран. Международное лидерство этого коллектива до последнего времени было настолько очевидным, что именно его деятельность приходится класть в основу периодизации дальнейшей истории нашей науки. В частности, для 1960–1970-х годов можно отметить преобладание систематико-филогенетического направления, намеченного Мартыновым и развитого Родендорфом и их учениками. В 1980-х начинает доминировать палеобиоценологическое направление, в большой мере связанное с именем замечательного ученого Владимира Васильевича Жерихина, к сожалению, так рано ушедшего (1945–2001; рис. 32).

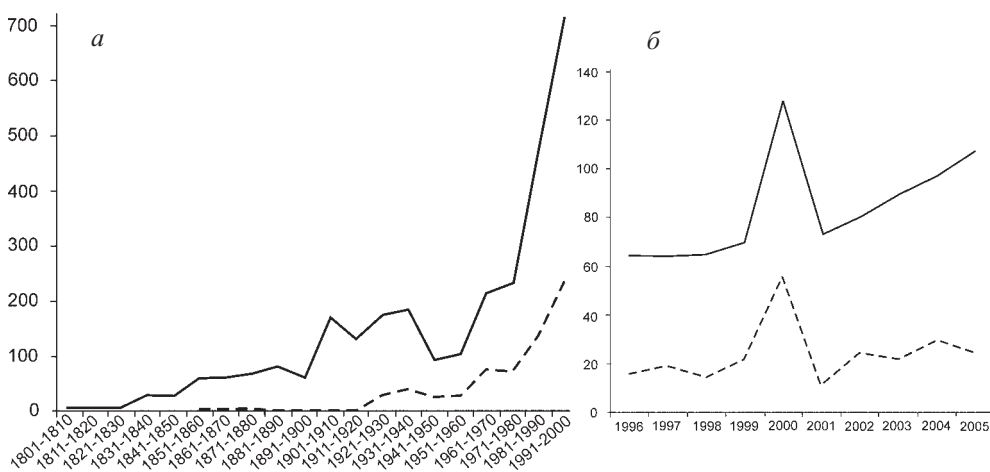


Рис. 31. С 1940-х гг. отечественные палеоэнтомологи устойчиво поставляют около трети мирового объема публикаций по ископаемым насекомым и в целом определяет мировую динамику: *a* — число публикаций с 1801 по 2000 г. по десятилетиям, *б* — число публикаций с 1996 по 2005 г. по годам; сплошная линия — общий объем, прерывистая — публикации отечественных авторов. Материалы палеоэнтомологической базы данных EDNA (<http://edna.palass-hosting.org>), август 2007 г.

Сейчас прямо на глазах ситуация начинает меняться, и явственно наступает новый этап истории, которому еще рано давать название. Эти изменения лишь в малой части связаны с тем, что в изменившихся условиях палеоэнтмологическая активность на постсоветском пространстве заметно (но, надеюсь, временно) снизилась. Изменение относительной роли нашей палеоэнтмологии на фоне мировой вселяет только оптимизм: в других странах изучение ископаемых насекомых идет нарастающими темпами. Причина, видимо, в том, что «критическая масса» информации уже накоплена и в какой-то мере сведена в удобном для пользования виде (цитированные выше публикации), так что заниматься палеоэнтмологией стало легче. А накопленные результаты, открывающие новые перспективы в филогении и палеоэкологии самих насекомых, в использовании их для корреляции отложений и реконструкции обстановок прошлого и их развития, и растущее теоретическое значение данных палеоэнтмологии — все это постепенно делает изучение ископаемых насекомых еще и престижным.

Парадоксальным образом смещение центра исследований из Москвы не ведет (пока?) к снижению престижа отечественной палеоэнтмологии. Наоборот, результаты наших работ, ранее огражденные языковым (а до того — еще и политическим) барьером, становятся все более доступными зарубежным коллегам и получают все большее признание. Влияет и то, что Москва стала инициатором формального объединения и кооперации палеоэнтмологов: именно здесь состоялся первый из регулярных международных палеоэнтмологических конгрессов (1998, 2001, 2005, 2007), одним из результатов которого стало создание (уже на Втором конгрессе в Кракове в 2001 г.) Международного палеоэнтмологического общества. Перспективы дальнейшего развития палеоэнтмологии и роста ее влияния выглядят оптимистическими. Хотелось бы не ошибиться.

## 2.3. ТАФОНОМИЯ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ И ИХ СОХРАННОСТИ

### 2.3.1. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Палеонтологические данные сильно искажены и их интерпретация не проста и не легка. Самым важным является не то, что мы еще не открыли многие вымершие таксоны, а то, что мы никогда не найдем каких-либо прямых свидетельств существования большинства из них. Если бы неполнота палеонтологической летописи была бы случайной и беспорядочной, сама научная ценность палеонтологии могла бы быть спорной. К счастью, недостающие звенья не случайны, они могут быть оценены и скорректированы. Свойства палеонтологической летописи составляют предмет особой дисциплины, названной И.А. Ефремовым (1950) *тафономией* (от греческого *taphos*, могила; *полужирным курсивом* выделены термины при первом упоминании, сопровождаемом их объяснением), и ее значение для палеонтологии сравнимо с теорией ошибок в статистике. Палеонтологические данные, не оценен-

ные тафономически, часто теряют смысл и становятся бесполезными для анализа сверх простого указания на то, что некий организм когда-то существовал.

Термин **захоронение** используется здесь для обозначения изъятия из биологического оборота, что является необходимым условием для сохранения органических остатков. В норме органическая продукция потребляется или разлагается внутри экосистемы, и захоронение является сравнительно редким явлением. Его вероятность зависит от многих обстоятельств, варьирующих в пространстве и времени, и сильно отличается у различных таксонов в сходных условиях, а для одного и того же таксона — в разных условиях существования.

Захоронение чаще всего происходит в донных осадках водоема. Другие осадочные условия, такие как эоловые отложения, почвы и т.д., менее устойчивы во времени и значительно меньше защищены. Однако и после захоронения сохранность остатка не гарантирована. Неконсолидированные осадки могут быть переработаны роющими организмами, могут быть смыты или сдуты ветром, если водоем высыхает. Позже остатки могут быть раздавлены или разрушены во время литификации осадка, литифицированная порода может быть метаморфизирована с потерей ископаемых. Если всех этих опасностей удалось избежать, порода с включенными остатками может быть подвергнута эрозии, хотя часть ископаемых в дальнейшем может быть переотложена. Наконец, когда исследователю посчастливилось найти местонахождение с ископаемыми до его естественного разрушения, некоторые остатки могут быть пропущены или безвозвратно повреждены во время сбора.

Полный набор этих событий может быть описан как просеивание шаг за шагом первичной биологической информации, с соответствующими искажениями в результате ее неравномерной (избирательной) потери на каждой стадии. Эти стадии можно видеть на рис. 33: 1) **сообщество** или **биоценоз**: все организмы, населяющие определенное местообитание; 2) **танатоценоз**, или **комплекс мертвых организмов**: все трупы в местообитании (утрачены трупы, потребленные хищниками или унесенные прочь, тогда как другие трупы могут быть принесены извне) (Wasmund, 1926); 3) **тафоценоз** или **комплекс захороненных трупов**: все органические остатки, погребенные в не затвердевших осадках (утрачены трупы, потребленные трупоедами, механически перенесенные или разрушенные) (Quenstedt, 1927); 4) **ориктоценоз** или **комплекс ископаемых**: все ископаемые, сохранившиеся внутри породы после литификации (утрачены ископаемые, разрушенные при сжатии или кристаллизации, химически растворенные и т.д.) (Ефремов, 1950); 5) **коллекция**: все ископаемые в наличии (утрачены экземпляры, пропущенные или сильно поврежденные во время сборов).

Для процессов формирования танато-, тафо- и ориктоценоза были предложены термины, соответственно, **некролизис**, **биостратиномия** и **диагенез** (Martínez-Delclòs et al., 2004). Процесс создания коллекции едва ли требует введения специального термина взамен привычных (сбор, коллектирование, раскопки).

Условия существования (формирования) соответствующих сообществ могут быть обозначены как: 1) **биотоп** (местообитание), 2) **танатотоп** (обстановка гибели) (Wasmund, 1926), 3) **тафотоп** (обстановка захоронения); 4) **ориктотоп** (обста-



Рис. 33. Стадии и факторы основных тафономических процессов.

новка фоссилзации) и 5) *хранилище*. Здесь существенно отсутствие резкой границы между тафо- и ориктоцеозом: на ранних стадиях диагенеза остатки ориктоцеоза почти идентичны захороненному комплексу, и лишь постепенно ориктоцеоз становится все более и более отличным от тафоцеоза. Поэтому термин «тафоцеоз» часто используется в широком смысле, включая ранний ориктоцеоз. Соответственно, граница между субфоссилиями (компонентами тафоцеоза) и настоящими ископаемыми, составляющими ориктоцеоз, слабо различима.

Некоторые остатки, производимые живыми организмами, могут быть оставлены при жизни. Таковы пыльцевые зерна и опавшие листья растений, личинные шкурки, волосы, перья и т.д. животных, и следы их жизнедеятельности (следы движения, роющие, пищевые повреждения, гнезда и т.д.). В этих случаях целесообразны специальные термины *мероцеоз* (комплекс частей тела) и *ихноцеоз* (комплекс следов) (Давиташвили, 1964). Немецкое слово *лагерштетт* (Lagerstätte, мн. Lagerstätten) принято для обозначения «горных пород, необычно богатых палеонтологической информацией, как в смысле качества, так и количества» (Seilacher et al., 1985: 5). Лагерштетты подразделяются на *концентрационные*, возникшие благодаря аккумуляции большого количества остатков, и *сохранные* лагерштетты, связанные с условиями, которые особенно благоприятны для сохранности остатков

(Seilacher et al., 1985). Большинство местонахождений насекомых относится к категории сохранных лагерштеттов.

Факторы, влияющие на последовательные комплексы, можно приблизительно сгруппировать в 5 основных классов (Жерихин, 1997а) (см. рис. 33): 1) **автотафономические факторы**, свойства самих организмов, которые могут быть важными на любой стадии тафономического процесса, и **аллотафономические**, включая 2) **экологические** или **пребуриальные** (pre-burial), факторы окружающей среды, действующие до захоронения (между био- и танатотопом), включая как биотические, так и абиотические агенты; 3) **тафотопические**, действующие в процессе захоронения; 4) **постбуриальные** (post-burial), действующие после захоронения (в процессе диагенетических, метаморфических и гипергенетических преобразований пород); 5) **технические**, зависящие от метода сборов, хранения и изучения ископаемых.

Каждый класс может быть далее подразделен на тафономически **позитивные**, т.е. благоприятные для сохранения, и **негативные** факторы. Наиболее важными позитивными автотафономическими факторами являются: наличие механически и химически устойчивых скелетных частей, водный, особенно морской, или приводный образ жизни, высокое обилие, высокое экологическое разнообразие, а также широкое географическое распространение. Мягкие ткани способны к фоссилизации только в условиях эффективно подавленного разложения или/и очень быстрой минерализации. Экологические факторы принципиально различны в наземных и водных условиях. В водоемах низкая активность консументов, особенно некрофагов, и отсутствие агентов, переносящих и разрушающих живые и мертвые организмы, т.е. течения и волновая активность, позитивны, тогда как в наземных танатотопках разрушающие факторы (ветры, дожди, оползни, а также случайные хищники и некрофаги) могут играть позитивную роль в транспортировке (переносе) живых или мертвых организмов в водоемы. Для мелких объектов, попадающих в водоем захоронения из воздуха, дождь и волны облегчают проникновение сквозь пленку поверхностного натяжения, что особенно важно, например, для мелких насекомых (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Основные положительные тафотопические факторы — отсутствие агрессивных химикалий и разрушающих осадки физических и биологических агентов. С другой стороны, эпизодическое быстрое осадконакопление, связанное, например, с наводнением или вулканическим извержением (пеплопадом), может быть положительным. Тафономические условия, предотвращающие разложение быстрой дегидратацией или действием антибиотиков, могут обеспечивать исключительную сохранность остатков. В водоемах важную и многостороннюю положительную роль играют микробные и водорослевые пленки и маты, облекающие и фиксирующие остатки, пока в дело не вступают минерализация и литификация (Martínez-Delclòs et al., 2004). Напротив, факторы, действующие после захоронения, имеют главным образом негативный эффект. Технические факторы определяются опытом коллекторов и кураторов; мелкие и плохо сохранившиеся остатки часто пропускаются при сборах. Тафономические исследования сфокусированы главным образом на факторах, действующих в процессе захоронения и в захоронении, тогда как автота-

фономические, экологические и технические факторы подробно обсуждаются относительно редко.

Одно из самых важных понятий касается тафономической *автохтонности* и *аллохтонности* (Potonié, 1910). В простейшем случае биотоп, танатотоп, тафотоп и ориктотоп совпадают пространственно. В других случаях особи могут погибнуть где-то за пределами его естественного местообитания, либо трупы могут быть перенесены водой, ветром, гравитацией или некрофагами за его пределы; наконец, ископаемые могут быть переотложены. Когда тафотоп соответствует биотопу организма, захоронение является *автохтонным*, в других случаях — *аллохтонным* (Naumann, 1858). В зависимости от ориктотопа — совпадает ли он с тафотопом или нет, — захоронение может быть *первичным*, либо *вторичным*. Иногда автохтонность рассматривается только как захоронение *in situ*. Это строгое толкование допустимо для прикрепленных организмов; однако, невозможно определить, например, различие между нимфой стрекозы, которая свободно перемещается к месту ее будущего захоронения в пределах своего водоема и там погибает, и другой нимфой, которая после смерти была перенесена течением куда-либо в пределах того же водоема. Поэтому здесь понятие автохтонность трактуется в широком смысле, включая все организмы, захороненные в пределах той зоны водоема, которую они населяют. Автохтонность ископаемых насекомых несомненна лишь в редких случаях, обычно же ее следует определять лишь как более или менее вероятную. Когда есть серьезные причины считать, что организм населял иную зону водоема, чем та, где он захоронен, его следует называть *субавтохтонным*, если же есть желание подчеркнуть автохтонность в узком смысле, следует употреблять термин *эвавтохтонный* (Potonié, 1910). Наземные насекомые почти всегда аллохтонны, но если организм обитал близ уреза воды, целесообразно употреблять термин *гипоавтохтонный* (Красилов, 1972а). Ископаемые, найденные вместе, все могут происходить из одного местообитания, и в этом случае комплекс именуется *монотонным*, или же из двух и более различных биотопов — *политонный* комплекс (Ильинская, 1958). Понятие автохтонность или аллохтонность применимо также к компонентам мери и ихноценозов.

Кроме самих комплексов ископаемых, тафономия имеет дело также с современными танато- и тафоценозами (*актуапалеонтология*) и судьбой погибших организмов в контролируемых условиях (*экспериментальная тафономия*). Следует различать тафономию таксона и тафономию сообществ (*синтафономия* по Очеву, 1997). Одни и те же факторы могут оказывать различное влияние на тафономию таксона и на синтафономию. Например, дополнение комплекса аллохтонными организмами увеличивает число представленных таксонов, но создает синтафономическое искажение.

Следует подчеркнуть, что такие искажения, как фрагментация, частичное растворение или деформация остатков негативны для биологических исследований, и в то же время они дают полезную информацию о физических и химических условиях тафо- и ориктотопов (M. Wilson, 1988b).

Важный аспект современной тафономии — *молекулярная тафономия*, анализирующая химические факторы сохранения и изменения ископаемых (Eglington,

Logan, 1991; Briggs, 1999). Кроме химических исследований морфологически сохранившихся ископаемых, молекулярные методы применяются также к дисперсному органическому веществу и другим биогенным материалам, сохранившимся в осадках (*хемофоссилии*).

*Количественные вероятностные подходы* имеют большую потенциальную ценность в тафономии, но, к сожалению, соответствующие методы еще не разработаны удовлетворительно. Такие исследования могут быть сконцентрированы на репрезентативности либо определенной выборки ископаемых, либо на палеонтологической летописи таксона или экологической группы в целом. В этой связи следует упомянуть метод анализа пробелов (С. Marshall, 1991; см также Benton, Hitchin, 1997; Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2006). Этот метод позволяет подсчитать достоверные интервалы вокруг вероятного времени возникновения таксона на основании частоты встречаемости и распространения его ископаемых представителей и кажется важным для тестирования филогенетических гипотез. Этот подход часто используется в палеонтологии, но обычно в манере бесцеремонной и довольно интуитивной. Методы количественной оценки репрезентативности ископаемых образцов все еще находятся на очень ранней стадии развития и тестирования (Расницын, Пономаренко, 1967; Расницын, Хованов, 1972; Holtzman, 1979; Sapunov, 1990).

### 2.3.2. ТАФОНОМИЯ НАСЕКОМЫХ

Хотя ископаемые насекомые часто считаются редкими, они в действительности распространены в широком спектре ориктоценозов. Исследовательские работы, имеющие дело специально с тафономией насекомых, немногочисленны, но их число в последние десятилетия увеличивается (М. Wilson, 1980, 1988a; Жерихин, 1980a, 1992, 1997a; Жерихин, Сукачева, 1989, 1992; Martinell, Martínez-Delclòs, 1990; Henwood, 1992a,b, 1993a,b; Martínez-Delclòs, Martinell, 1993; Kohring, Schlüter, 1995; Lutz, 1997; Ponomarenko, 1997; McCobb et al., 1998; Peñalver, 1998; Rust, 1998; Martínez-Delclòs et al., 2004). Актуальная палеонтология и экспериментальная тафономия насекомых все еще находятся на ранней стадии развития. Многочисленные случайные наблюдения и рассуждения разбросаны в палеонтологической и энтомологической литературе и лишь частично ревизованы (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Существует два основных способа захоронения насекомых и некоторое количество более редких и специальных случаев.

#### 2.3.2.1. Прямое захоронение в осадочных отложениях

Этот тип захоронений преобладает в палеонтологической летописи насекомых. Захоронение происходит, когда мертвое или еще живое насекомое или часть его тела перекрываются донными осадками. Для захоронения насекомого, погибшего на земле, необходимо, чтобы в тафономическом процессе прошли три стадии: его труп должен попасть в водоем, преодолеть барьер поверхностного натяжения и затем быть перекрытым осадками (рис. 34). Лишь для новейших отложений воз-



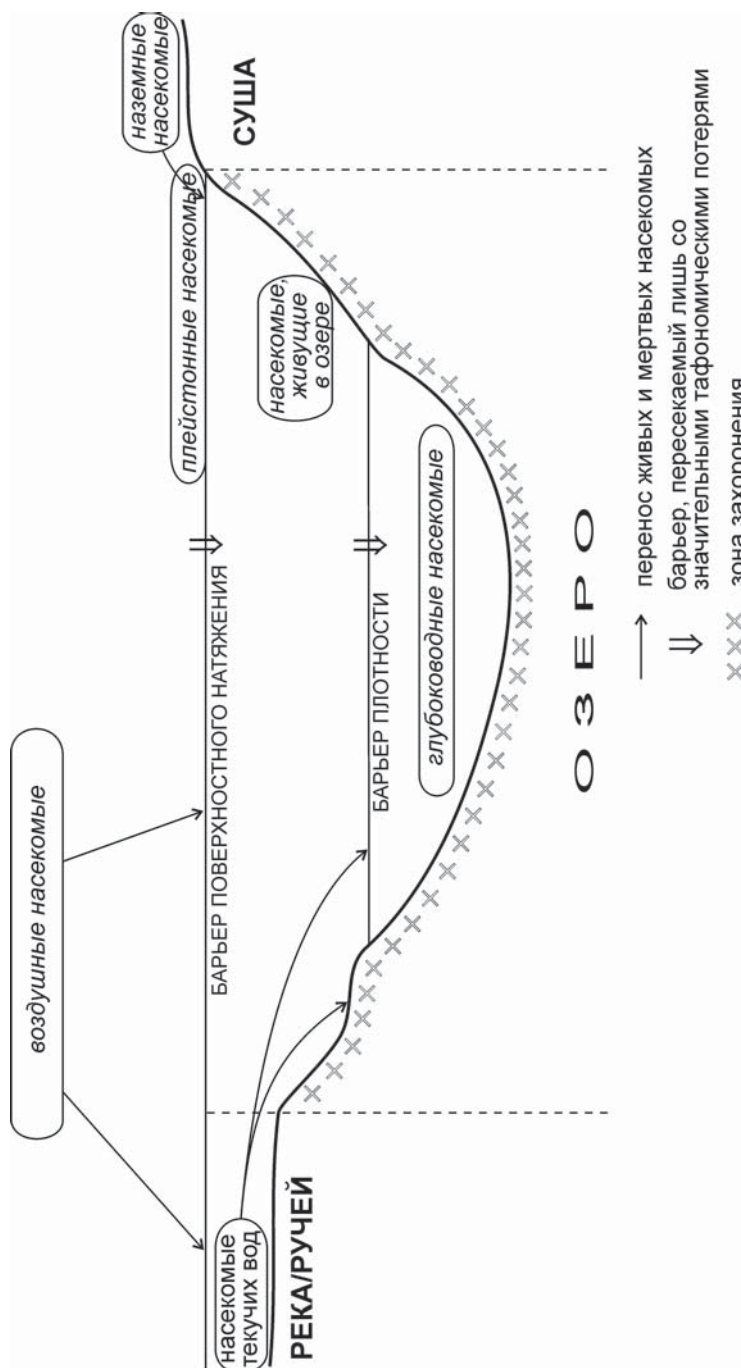


Рис. 34. Основные барьеры при захоронении наземных и водных насекомых.

сти. Мой собственный опыт показывает, что местонахождение, в котором геолог или палеонтолог, не имевший прежде контактов с палеоэнтомологами, нашел пятьдесят экземпляров насекомых, скорее всего будет очень богатым. Чтобы сократить безвозвратные потери бесценных палеоэнтомологических данных, информация по ископаемым насекомым должна быть включена в образовательные программы и стать доступной для публики. К сожалению, популярных книг по ископаемым насекомым в России пока нет [единственная прекрасно написанная и оформленная небольшая книжка Д.Е. Щербакова «За палеозойскими насекомыми на Сояну» (Архангельск, 2007, 48 с.), к сожалению издана крохотным тиражом и в продажу не поступала. — *Прим. ред.*].

### 2.3.2.2. Непрямое захоронение в ископаемых контейнерах

Ископаемые насекомые или следы их деятельности довольно часто встречаются в составе других ископаемых объектов, которые могут быть названы *ископаемыми контейнерами*. В случае *первичного контейнера* танато-, меро- или ихноценоз был первоначально образован на или внутри других организмов, как мертвых, так и еще живых, и тогда, чтобы сохранить остатки насекомых или следы, эти организмы или их части (или выделения) должны быть захоронены. В этом случае вероятность захоронения и сохранность насекомых зависит как от их собственных свойств, так и от свойств контейнера, а они могут быть достаточно различными. Таким образом, тафономические процессы здесь более сложные, чем в случае прямого захоронения. Некоторые типы контейнеров более устойчивы механически, чем остатки насекомых. Это делает обычным переотложение ископаемых насекомых вместе с контейнером даже на большие расстояния. Эволюция организмов, образующих контейнеры, и их коэволюционные взаимоотношения с захоранивающимися в них организмами весьма важны, поскольку тафономия контейнеров более изменчива во времени, чем тафономия прямого захоронения в осадке.

Когда породы с ископаемыми разрушаются, их фрагменты (галька, конкреции, эрратические валуны, кристаллы и т.д.) могут рассматриваться как *вторичные контейнеры* ископаемых, первоначально захороненных непосредственно в осадочных породах. В этом случае в дополнительном рассмотрении нуждается только тафономия контейнера, а не насекомого. Иногда и первичный контейнер может быть переотложен во вторичном контейнере.

#### 2.3.2.2.1. Ископаемые смолы

Многие растения производят жидкие секреты, которые могут служить липкими ловушками для разнообразных мелких объектов, включая насекомых. Часто эти секреты невелики по объему или водорастворимы (например, полисахаридные камеди) и потому не сохраняются в ископаемом состоянии. Напротив, смолы имеют огромное тафономическое значение как наиболее важный тип ископаемого контей-

ханизм их образования плохо известен. Во всяком случае, кристаллизация должна происходить в осадках во время диагенеза, так что кристаллы всегда являются вторичными контейнерами для ископаемых. Наиболее интригующий пример инклюзов насекомых это несколько мелких гусениц, обнаруженных внутри кристалла кварца с Урала (Kawall, 1876). К сожалению, судьбу этого замечательного образца проследить не удалось. Другая интересная находка — крыло насекомого в кристалле селенита (Tillyard, 1922a). В обоих случаях возраст ископаемых не определен. Подробнее описаны включения личинок стрекоз в кристаллах гипса из мессиния (терминальный миоцен) о-ва Альба в Италии (Schlüter et al., 2003). Из того же места упоминаются насекомые в кристаллах каменной соли (Martínez-Delclòs, 1996), однако по крайней мере в этом случае какое-либо переотложение невозможно, потому что контейнер водорастворимый.

Наконец, в качестве вторичного контейнера переотлагаться вместе с породой могут не только остатки сами по себе, но и находясь внутри первичного контейнера. В частности, сахалинский янтарь в современных пляжных отложениях сопровождается угольной галькой, содержащей тот же тип смолы (рис. 86). В свою очередь, этот уголь сходен с углем из палеоценовой нижнедуйской свиты, что и позволило идентифицировать первичные янтареносные отложения.

### **2.3.3. РЕЗУЛЬТАТЫ ТАФНОМИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА: ИСКОПАЕМЫЕ НАСЕКОМЫЕ И ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОШЛОГО И ТИПЫ ИХ СОХРАННОСТИ**

Как отмечалось выше, в любых условиях тафномический потенциал зависит от комплекса тафномических факторов, действующих в разных, часто противоположных направлениях. Цель этого краткого обзора оценить интегральный эффект разных условий прошлого на продуктивность тафномического процесса в отношении насекомых, поскольку конечный результат не всегда ясен из анализа отдельных тафномических факторов. Существует общий обзор встречаемости наземных организмов в осадках разного генезиса (Behrensmeyer, Hook, 1992). Распространение микрофоссилий и хемофоссилий насекомых в разных палеообстановках плохо известны; имеющиеся данные обсуждаются ниже (гл. 2.3.3.5).

#### **2.3.3.1. Морские отложения**

Морские отложения, особенно отложения сравнительно мелководных эпиконтинентальных бассейнов, широко распространены, их последовательности обычно относительно полны, и из-за низких значений скорости седиментации они часто охватывают довольно длительные временные интервалы (миллионы лет). Соответственно, палеонтологическая летопись скелетных организмов в морских отложениях полнее, чем где-либо.

Насекомые могут захораниваться в морских осадках как непосредственно, так и в контейнерах (см. Раздел 2.3.3.2). Ископаемые следы насекомых здесь встречаются

Sadler, 1990) нередко, показывая, что археоэнтмологические исследования могут прояснить историю их распространения с большими подробностями. Некоторые археоэнтмологические данные были использованы для проверки биогеографических гипотез об истории распространения синантропных видов (Teskey, Turnbull, 1979; J. Alexander et al., 1991) или для реконструкции региональной эпидемиологической истории болезней, переносимых насекомыми (Summers, 1967). Однако в целом быстро растущий объем археоэнтмологической информации часто остается неизвестным большинству энтмологов.

Древние рисунки и скульптуры насекомых (см. Latreille, 1819; O. Keller, 1913; Schimetschek, 1978; Ward, 1978; Langer, 1982; Parent, 1987) также имеют археоэнтмологический интерес, так же как сведения о разведении насекомых древними (Crane, Graham, 1985a,b). Такие иллюстрации обычно имеют небольшой возраст, но имеются и сообщения об изображении пещерного прямокрылого (*Troglophilus* sp.), нацарапанного на кости в позднепалеолитическом археологическом материале из Франции (Chopard, 1928, цит. по Zeuner, 1939).

#### 2.3.3.4. Избирательность каменной летописи

Из сделанного обзора видно, что разнообразие обстановок захоронений насекомых, сохранившихся в палеонтологической летописи, максимально в самых молодых отложениях и постепенно уменьшается с их возрастом. Эта закономерность была отмечена еще И.А. Ефремовым (1950), который в дальнейшем предложил особую дисциплину литолевмономию, которая должна исследовать эту форму избирательности. В отличие от тафономии, этот термин не был принят, но сам феномен твердо установлен и рассматривался многими авторами.

Породы, расположенные выше базиса эрозии, подвержены эрозии, скорость которой варьирует в зависимости от локальной и региональной физиографии, климата, растительного покрова и устойчивости субстрата. При прочих равных, более высокие участки ландшафта эродировать быстрее, и продукты их распада покрывают локальные впадины, препятствуя их эрозии. В горных областях с большим высотным градиентом время запаздывания эрозии долин по сравнению с их окружением может быть значительным. В вулканических областях долговременная защита от эрозии может быть гарантирована перекрывающими потоками лавы или мощными отложениями вулканического пепла. Высокая пористость пепловых отложений и определенного типа лав особенно благоприятны, переводя поверхностный сток в подземный и тем минимизируя эрозионное действие водных потоков (Соколов, 1973). Однако единственный механизм, гарантирующий от эрозии, является опускание отложений ниже уровня ее базиса, что выводит их из-под эрозии. Впрочем, низко лежащие породы тоже могут быть вновь подняты до эрозионной зоны. С другой стороны, океанические донные осадки также со временем исчезают из-за субдукции океанической коры.

Отсюда следуют два важных обстоятельства, влияющих на сохранность осадков. Во-первых, чем древнее осадки, тем меньше их сохранившийся относительный объем,

и тем больше площадь, подвергшаяся полной эрозии. Другими словами, геологическая неполнота палеонтологической летописи возрастает со временем. Во-вторых, этот процесс неравномерный, селективный, и разнообразие условий, документированное осадочной летописью, уменьшается в более древних отложениях. Поэтому позднекайнозойская летопись более полна и включает обстановки, редко или никогда не представленные в более древних отложениях. Эпиконтинентальные морские отложения тафономически наиболее благоприятны, так что в палеозойской летописи очень слабо представлены условия, отличные от мелководных морей и их прибрежных районов. Самые древние отложения наиболее сильно искажены с точки зрения представленных там местообитаний. Эта закономерность не может не влиять на концепции эволюции биологического разнообразия, но трудно сказать, в какой мере тенденция роста общего биоразнообразия от палеозоя до наших дней преувеличена тафономией.

#### 2.3.3.5. Микрофоссилии и хемофоссилии насекомых.

**Микрофоссилии** насекомых несомненно обычны и широко распространены, но слабо изучены. Отложения с большим количеством остатков насекомых должны также содержать большое число разнообразных микрофоссилий, которые, однако, редко заметны. Н.С. Калугина (в Расницын, 1986б) упоминает фарингеальные сфинктеры личинок хаборид рода *Astrocorethra* Kalugina в раннемеловых озерных отложениях Западной Монголии, в массе встречающиеся на тех же поверхностях напластования, что имаго и куколки этих комаров. Д. Баттен изобразил некоторые микрофоссилии насекомых из вельда Англии (Batten, 1998). Изолированные чешуйки бабочек указывались из раннемеловых ливанских (Whalley, 1978) и поздне-меловых французских янтареподобных смол (Schlüter, 1978), а также из палеоценового сахалинского янтаря (Жерихин, 1978). В копролитах рыб в эоцене Месселя (Германия) были найдены многочисленные остатки личинок комаров Chironomidae и Chaoboridae, не найденные вне копролитов (Richter, Wedmann, 2005).

Существуют также указания микрофоссилий насекомых из отложений, где другие остатки насекомых не найдены. Упоминаются микрофоссилии насекомых, включая чешуйки бабочек, и орибатидных клещей в палинологических пробах из раннего мела Украины (Воронова, Воронова 1982; Воронова, 1984, 1985). Чешуйки тонкопрядов (Herialidae) найдены в позднем эоцене Новой Зеландии (Waikato Coal Measures, Evans, 1931). Чешуйки бабочек отмечены также из кайнозойских туффитов Германии (Schulz, 1927). Разнообразные микрофоссилии (щетинки, чешуйки, небольшие фрагменты кутикулы насекомых и т.д.) известны из эоценовых озерных отложений Южной Австралии (Maslin Bay, Southcott, Lange, 1971), палеоценовых соленосных лагунных отложений Соляного Кряжа в Пенджабе (George, 1952) и органического выполаживания расщелин в триасовом известняке на юге Польши (Lipiarski, 1971). Трехмерно сохранившиеся яйца и фюзенизированные микрофоссилии насекомых обнаружены в поздне-меловых и эоценовых отложениях органического детрита (L. Gall, Tiffney, 1983; Sellick, 1994; Grimaldi et al., 2000). Один из

Ископаемые химические следы также представляют интерес. Значительной может быть роль копролитов насекомых в образовании неморских нефтяных сланцев, например, в многочисленных раннемеловых бассейнах Сибири, Монголии и Китая, а также в эоценовом бассейне Грин Ривер в США (Bradley, Beard, 1969; Iovino, Bradley, 1969; Bradley, 1970; Калугина, 1980б). Присутствие пчелиного воска отмечено в голоценовом торфе в Швеции (Engstrand, 1967). Эфиры, экстрагированные из ходов в позднетриасовой древесине из формации Chinle (Аризона, США), были интерпретированы как возможные следы секрета желез Дюфура, что должно указывать на пчел как обитателей этих ходов (Kay et al., 1997). Правда, совокупность данных по палеонтологической истории перепончатокрылых (Расницын, 1980; Rasnitsyn, 2002) исключают возможность присутствия пчел в триасе. При современном состоянии наших знаний об органической геохимии продуктов насекомых, интерпретация хемофоссилий и ископаемых химических следов требует осторожности. Перспективным направлением является изучение ископаемой ДНК насекомых из четвертичных отложений, особенно районов вечной мерзлоты (Reiss, 2006).

В целом, любые комплексы ископаемых насекомых искажены по сравнению с исходным биоценозом, но искажения сильно различаются в разных палеоусловиях, и в отложениях, бедных остатками насекомых, но представляющих необычную тафономическую ситуацию, остатки насекомых представляют особый интерес.

#### **2.3.4. НАСЕКОМЫЕ КАК ЗАГРЯЗНИТЕЛИ ИСКОПАЕМЫХ КОМПЛЕКСОВ**

Многие насекомые активно проникают в субстрат, закапываясь или ползая в его скважинах, либо пассивно попадают туда с просачивающейся водой. Поэтому нельзя исключить присутствия в ископаемых комплексах посторонних остатков, являющихся более поздними контаминантами. За исключением некоторых субфоссильных комплексов, современных загрязнителей можно легко узнать по их сохранности. Это можно проиллюстрировать остатками современных мух калифорнид, найденных в позднемеловом песчанике реки Нижняя Агапа, Северная Сибирь, вместе с янтареподобными смолами (рис. 96), а также нимфальные шкурки современных поденок, найденные в трещинах позднепермских насекомоносных аргиллитов, обнажающихся на уровне воды р. Таймура близ Кербо в Эвенкии (рис. 97). Современные жуки латридииды были найдены в образце палеозойской соленосной породы с Урала (А.Г. Пономаренко, личное сообщение). Фрагменты насекомых и клещей, обнаруженные в палеоценовом бокситах из бассейна реки Ангара в Сибири, кажутся очень свежими и могут также представлять современные контаминанты (Жерихин, 1978). Расчлененные остатки муравья вполне современного облика, описанные из нижнемелового керна скважины на северо-востоке Бразилии (Silva, Pereira de Arruda, 1976), очевидно, принадлежат современному насекомому, случайно попавшему в глинистый раствор, используемый при бурении. Особенно часто современные насекомые попадают в образцы из рыхлых чет-



Рис. 96. Остатки современных мух каллифорид *Protophormia terranova* R.-D. как контаминанты в обнаженном поздне меловом песчанике из реки Нижняя Агапа на Севере Сибири (ПИН 5258/1, фото А.П. Расницына).

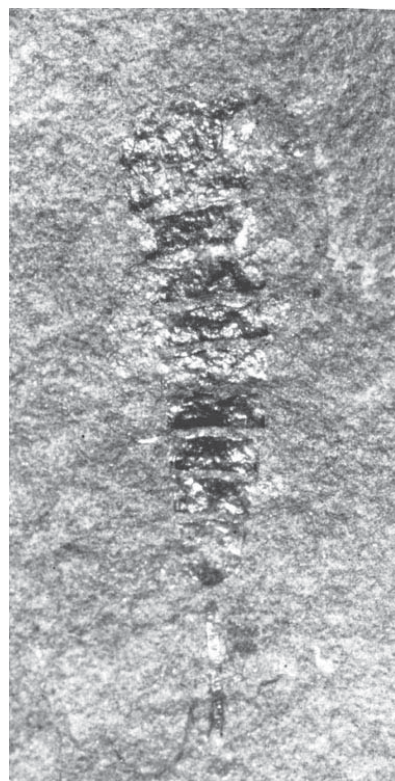


Рис. 97. Линочная нимфальная шкурка (длина сохранившейся части 5 мм) современной поденки, найденная как загрязнение в трещине пермской породы в Кербо в Сибири (фото А.П. Расницына).

вертикальных отложений, где могут быть приняты за ископаемых. Отличить их как правило помогает более хорошая сохранность.

Больше проблем может возникнуть, если загрязнение произошло в геологическом прошлом, и речь уже идет об ископаемых, более молодых, чем содержащие их отложения. Такие случаи должны быть редкими, но они могут иметь место, когда отложения уже частично подвергались эрозии, а затем были перекрыты более молодыми осадками. Находка нимфы трипса в нижнедевонских кремнистых породах Райни в Шотландии может свидетельствовать о позднем, вероятно, третичном загрязнении (Crowson, 1985). Существует и другое мнение (Kuhne, Schlüter, 1985), так что этот случай требует дальнейшего анализа.

Некоторые современные следы деятельности насекомых в обнаженных породах могут ошибочно приниматься за ископаемые, как в случае современных пчелиных гнезд, сделанных в докембрийских породах (Sando, 1972). Предполагаемые яйца ископаемых позвоночных из Мьянмы (Бирмы) оказались известковистыми коконами современного жука-дровосека (Barber, 1930). Подобные структуры иногда называются «псевдофоссилии», но правильнее ограничить этот термин для обозначения неорганических структур, имитирующих ископаемые (Monroe, Dietrich, 1990).

### 2.3.5. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ КАК ТАФНОМИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Тафномическое действие насекомых, как и других потребителей, носит негативный характер. Это особенно касается разнообразных и многочисленных деструкторов мертвой органики как в наземных, так и в пресноводных условиях, где большое количество остатков растений и животных исчезает при питании ими насекомых. Скорость разложения органического детрита значительно возрастает в результате деятельности насекомых и других членистоногих. Роль фитофагов и хищных насекомых как экологически негативных тафномических агентов также значительна, как и роль донных насекомых в биотурбации осадка во многих пресноводных экосистемах.

Пчелы рода *Xylocopa* иногда строят свои гнезда в мумифицированных стволах третичных деревьев, являясь таким образом вредителями памятника ископаемого леса *Dunarobba* в Италии (Dindo et al., 1992). Некоторые другие насекомые, особенно термиты, могут повреждать археологические местонахождения, нарушая их стратиграфию (McBrearty, 1990), покрывая наскальные рисунки своими галереями или повреждая человеческие кости в местах захоронения (Wylie et al., 1987).

Тафномически положительная деятельность насекомых в форме переноса органического материала к местам консервации также имеет определенное значение. Хорошо сохранившиеся растительные пыльцевые зерна, споры и кутикула растений (рис. 98, 99) обнаружены в содержимом кишечника ископаемых насекомых (Красилов и Расницын, 1982, 1997, 1999; Scott, Taylor, 1983; Caldas et al., 1989; Shear, Kukalová-Peck, 1990; Rasnitsyn, Krassilov, 1996a,b, 2000; Krassilov et al., 1997a,b, 1999) и в копролитах насекомых. Пыльцевые зерна были также определе-



## 3. ПРЕДЫСТОРИЯ НАСЕКОМЫХ

### 3.1. РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Насекомые — самая молодая из крупных ветвей членистоногих. Тем не менее мы почти ничего не знаем об их происхождении. Гипотезы о происхождении насекомых остаются гипотезами, сравнительно-анатомические данные практически исчерпаны, палеонтологические отсутствуют, а результаты молекулярно-генетических исследований весьма противоречивы (см. 3.2). В этих условиях сведения о происхождении членистоногих, этого крупнейшего таксона органического мира, и изменениях окружающей среды в процессе его формирования и ранних этапов эволюции оказываются весьма важными для понимания истории насекомых. За последнее время объем палеонтологических данных о становлении членистоногих резко вырос, мы не только многое узнали о том, как шел этот процесс, но и приблизились к пониманию основных закономерностей происхождения крупнейших групп организмов. Ниже мы попытаемся рассмотреть различные аспекты возникновения членистоногих как одного из крупнейших эволюционных событий в истории Земли. Это случилось в самом начале фанерозоя. В начале кембрия, около 535 миллионов лет назад, начинается «кембрийский взрыв» — занявшее менее 10 миллионов лет, то есть в геологическом масштабе времени почти одновременное распространение крупнейших таксонов органического мира. Почти одновременно появляется большинство типов животного мира, в том числе и членистоногие. В происходящих событиях они сыграли важнейшую роль: возможно, что их экологическое значение было тогда даже более существенным, чем ныне.

Важно отметить, что появление группы в геологической летописи не обязательно означает ее возникновения именно в это время. Хотя органический мир докембрия состоял преимущественно из прокариот, история эвкариот уходит в глубокую древность. Представление о том, что возникшая более продвинутая группа быстро вытесняет менее продвинутых с жизненной арены, по-видимому, неверно. Мир современного типа с доминированием эвкариот существует лишь около 1/8 истории биосферы, но первые свидетельства существования эвкариот появляются уже около середины этого времени и около последней его четверти имеются свидетельства существования метазоев. Но и после этого мир более миллиарда лет остается главным образом прокариотическим, а продвинутые организмы существовали только в виде редкого минорного элемента. В самом конце криптозоя, в последнем его, вендском периоде появляются весьма многочисленные, хотя и мало разнообразные организмы крупных размеров. Вначале их рассматривали в качестве членов ныне существующих таксонов, но в настоящее время представляется более верным считать их представителями особой, полностью вымершей группы организмов, не имеющей прямых связей с современными. Их строение и систематическое положение однозначно не установлено до настоящего времени. Почти все они вымерли к началу кембрия. Наряду с ними существовали немногочисленные мелкие родственники ныне существующих организмов. Тем самым, «кембрийс-

кий взрыв» был в значительной степени не событием появления, а событием перераспределения экологических ролей. Судя по оставленным следам, задолго до него существовали какие-то животные с опорными элементами — неминерализованным скелетом или целомом. В венде можно видеть следы обскребывания водородолево-бактериального мата какими-то животными, вероятно, похожими на моллюсков-соленогастров. Судя по истории планктона, возникают и какие-то фильтраторы. Однако по-настоящему мир меняется только в кембрии.

### 3.1.1. «КЕМБРИЙСКИЙ ВЗРЫВ» И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

«Кембрийский взрыв» будет рассматриваться как «артроподизация», как явление, существенно сходное с «маммализацией» — предложенной Л.П. Татариновым (1976) концепцией параллельного преобразования зверообразных пресмыкающихся. Результаты, полученные Татариновым, были воистину революционными. Еще никогда происхождение крупной группы животных не рассматривалось столь детально, причем на реальном палеонтологическом материале. Было показано, что признаки из синдрома млекопитающих неоднократно и независимо возникали во многих ветвях. К сожалению, концепция Татаринова не была оценена по достоинству.

Следует подчеркнуть, что концепция маммализации оказалась даже более мощной, чем она была представлена автором. Не только все крупные группы, по-видимому, происходят подобным способом (эвкариотизация, метазоизация, тетраподизация, рептилизация, орнитизация, ангиоспермизация и т.д.), но и изменения окружающего мира в ходе этого процесса оказываются для соответствующего времени основными эволюционными преобразованиями. Одним из таких процессов и оказалась артроподизация — естественноисторический процесс, связанный с появлением и распространением крупнейшего таксона органического мира — членистоногих. Обычно под артроподизацией понимается просто происхождение членистоногих, но были и попытки употребления его в сходном с указанным выше смысле (Früger, 1996). Более подробно морфологические процессы артроподизации и ее экологические последствия уже были рассмотрены (Пономаренко, 2004, 2005). Здесь они излагаются для освещения хода эволюции, предшествующей происхождению насекомых, что позволяет воссоздать историческую перспективу этого процесса.

Ныне в морских экосистемах весьма важную роль играют планктонные фильтраторы — ракообразные. Они быстро профильтровывают огромные массы воды, отбирая органическое вещество вместе с минеральной взвесью, и отправляют их на дно в виде упакованных в перитрофическую мембрану фекальных пеллет. В относительно мелководных зонах моря пеллеты достигают дна, но в глубоководной пелагиали они несколько раз отфильтровываются копеподами, и на дно попадает очень мало органики. Попавшие на дно пеллеты разлагаются медленно, в результате чего созданное в течение наиболее благоприятного для развития фитопланктона сезона органическое вещество потребляется практически в течение всего года. Создаются условия для существования долгоживущих организмов.



Рис. 101. Реконструкция палеосколециды, ранний кембрий Восточной Сибири, оригинальная реконструкция по многим источникам.

передние придатки, скорее всего, являются производными от состояния *Anomalocaris*, венчающего кладограмму. Результаты изучения обугленной мускулатуры этих форм, найденных в нижнекембрийском местонахождении Сириус Пассет в Гренландии (Budd, 1999), очень интересны, так как удалось продемонстрировать возникновение характерной для членистоногих диагональной мускулатуры в дополнение к существовавшей у лобоподных форм продольной и кольцевой. Этот важнейший признак также возникает здесь параллельно с его появлением у собственно членистоногих.

Следующий участок филогенетического «газона» образует группа, для которой было предложено название *Dicerphalosomita* или *Dinosarida* («ужасные раки», рис. 103). Среди них действительно были «ужасные», самые крупные хищники своего времени. Размеры некоторых аномалокаррид были более метра, а судя по размерам сохранившихся ротовых аппаратов и до двух. На переднем конце у этих животных дорзально расположены крупные членистые хватательные придатки и глаза, у *Opabinia* мно-

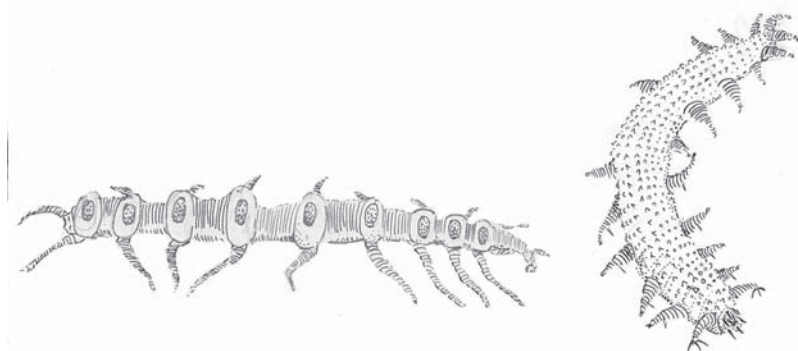


Рис. 102. Реконструкции ксенузиев *Microdyctia* (слева) и *Aysheaia*, ранний кембрий Китая и средний кембрий Канады, оригинальная реконструкция по многим источникам.

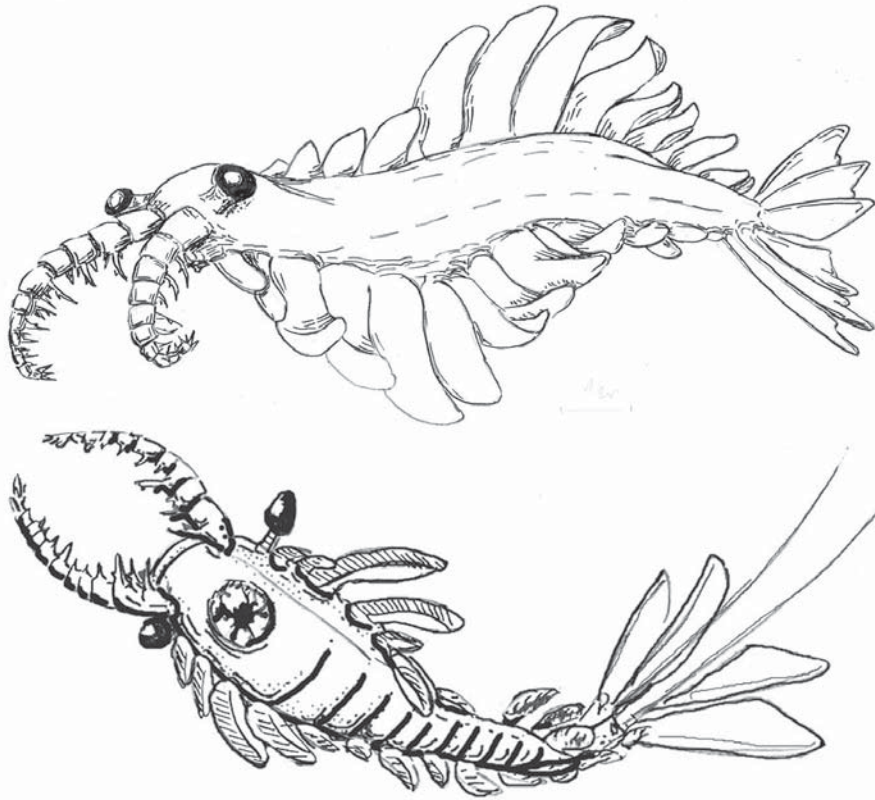


Рис. 103. Реконструкция динокарид *Anomalocaris* (вверху) и *Amplectobuloa*, ранний кембрий Китая, оригинальная реконструкция по многим источникам.

изучения хорошо сохранившихся образцов они были исключены не только из остракод, но и из ракообразных (Müller, 1979; Hou, 1996). Агностид, наоборот, пришлось исключить из трилобитов и сблизить с ракообразными (Müller, Walossek, 1987). Очень похожее строение и здесь параллельно возникает в разных группах.

Попытки ординировать кембрийских членистоногих по степени продвинутости разных признаков дают, как и в случае с динокаридами, противоречивые результаты. У одних и тех же форм часть признаков эволюирует в сторону трилобитов, тогда как другие признаки более характерны для ракообразных и хелицеровых. Признаки, образующие у крупнейших современных групп стойкие синдромы, у кембрийских членистоногих могут присутствовать в любых сочетаниях. Однако никаких признаков, которые можно было бы рассматривать как базальную апоморфию хелицеровых и многоножек, найти не удастся.

ливаются переработка органического вещества, детритофаги и грунтоеды становятся более подвижными, поскольку распределение органики в придонном слое и в грунте становится более мозаичным. Судя по характеру ихнофоссилий, начали осваиваться гораздо более глубокие слои донных осадков (Zhuravlev, Riding, 2001). К концу кембрия среди членистоногих уже можно выделить формы, несомненно связанные с ракообразными и хелицеровыми. Разнообразие морской биоты увеличилось в несколько раз, знаменуя с ордовика начало нового, собственно палеозойского, этапа развития морской фауны и флоры. Более подробно экологическую составляющую процесса артроподизации целесообразно подробнее рассмотреть в другом месте.

Следует отметить, что формирование членистоногих усовершенствовало слававшуюся систему фильтрации и провоцировало появление все более совершенных фильтраторов; в ходе этого процесса членистоногие утратили в палеозое господствующее положение среди фильтраторов, но потом, в кайнозое, до некоторой степени восстановили его.

### 3.1.2. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ В ФОРМИРОВАНИИ НАЗЕМНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Не меньшую роль сыграли членистоногие и в эволюции континентальных экосистем. Второе важнейшее событие в артроподизации мира — это возникновение многих унираммийных групп и наземных хелицеровых в ходе эволюции почвообразовательного процесса на суше. Унираммийные членистоногие принимаются здесь без онихофор и тардиград, только в составе эвтикарциноидов, «многоножек» и насекомых. Кроме унираммий, одноветвистые конечности имели ксенузии и некоторые из явно не принадлежавших к этой группе морских членистоногих (*Cambropodus*, Robinson, 1990; *Cambronatus*, *Wingertshellicus*, Briggs, Bartels, 2001; *Devonohexapodus*, Haas et al., 2003). Одноветвистые конечности унираммий, скорее всего, первичны, так что здесь предполагается их независимое сохранение, а не возникновение. В континентальных условиях унирамии (эвтикарциноиды и «многоножки») появляются весьма рано. Уже в верхнекембрийских прибрежно-континентальных эоловых отложениях появляются следы каких-то членистоногих (MacNaughton et al., 2002). Скорее всего, они были обитателями водорослево-бактериальных матов уже с позднего кембрия, при этом эвтикарциноиды преимущественно потребляли водоросли с поверхности, а многоножкообразные кампекариды и «многоножки» вместе с малощетинковыми червями были почвообразователями, перемешивающими органику занесенных матов. По тафономическим причинам этот процесс известен плохо, но, судя по раннему появлению специализированных хищников из хелицеровых и губоногих многоножек (*Chilopoda*), он не был длительным.

Нелишним будет напомнить, что этот процесс обычно рассматривается как «выход жизни на сушу». Так называлась и подборка обзоров докладов Симпозиума по особенностям жизни в силуре и раннем девоне, опубликованная в журнале «Природа» в 1989 г. («Жизнь выходит из воды на сушу»). Эта подборка остается и до

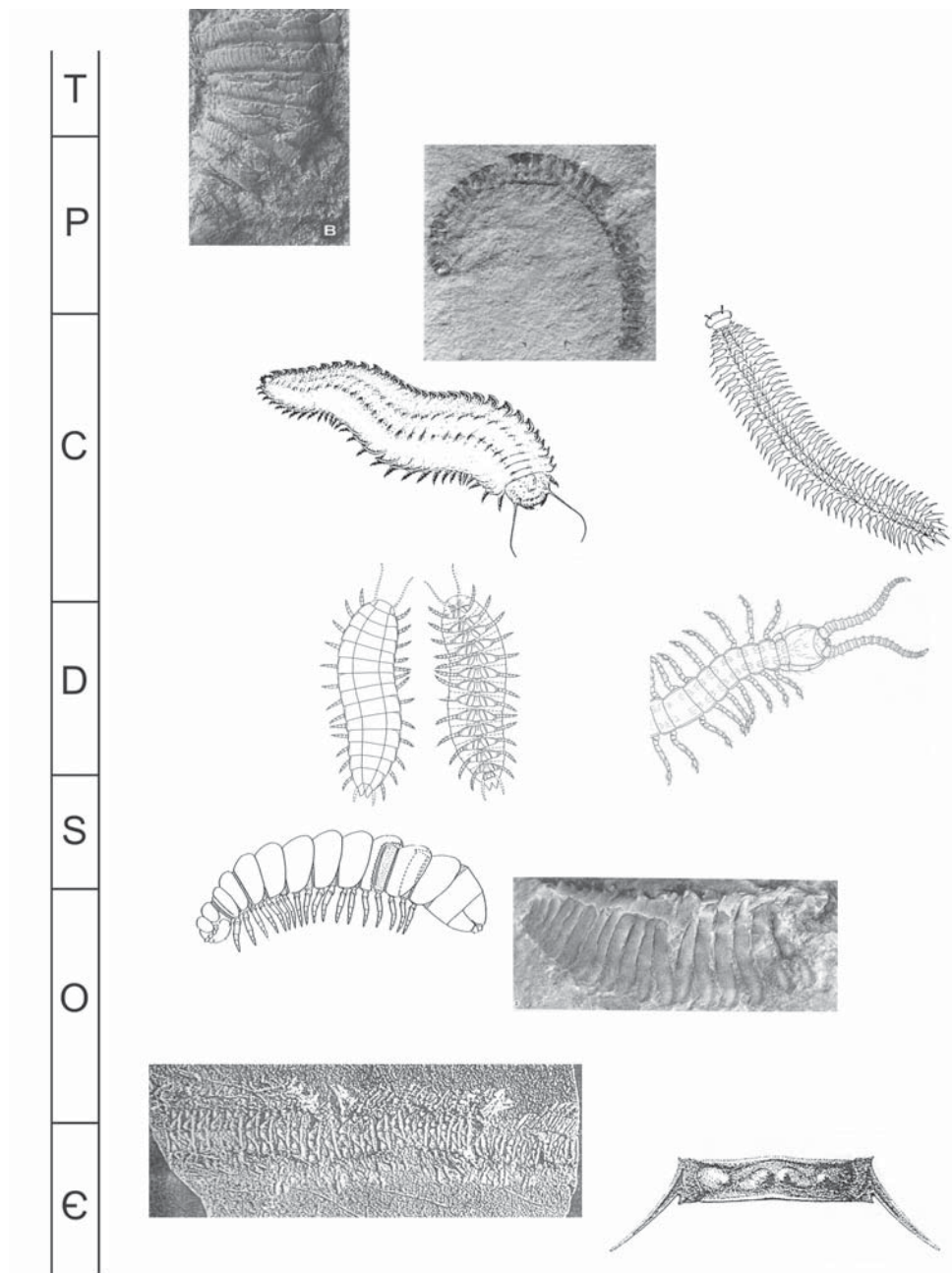


Рис. 108. «Многоножки», коллаж, изображающий эволюцию группы, по многим источникам.

нуло артроподизацию животных суши минимум на два периода (около сотни миллионов лет) по сравнению с артроподизацией животных моря.

Можно предположить, что различие в рассмотренных процессах зависит и от разной связности экосистем моря и суши: суша фрагментирована, а система морей существенно едина и может эволюировать только целиком. Вывод совпадает с выводом из сравнения эволюции разнообразия на суше и море: в море вымирания гораздо сильнее и более резкие, чем на суше. Конечно, реальный процесс был несравненно сложнее, и предложенная гипотеза рассматривает только часть действовавших биотических и абиотических факторов.

### 3.2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

В современной (конец XX – начало XXI вв.) литературе четко выделяется два типа реконструкций филогенеза — традиционные и компьютерные. К первым я отношу все то, что сейчас называют интуитивными методами, включая и «старомодную кладистику» (manual, или pen-and-paper cladistics) самого В. Геннига и наиболее строгих его последователей, отрицающих компьютерный кладизм (у нас это прежде всего Н.Ю. Клюге, см. Клюге, 2000). Для этого метода характерен анализ индивидуальных признаков и построение кладограммы шаг за шагом в соответствии с выявленными преобразованиями конкретных признаков в конкретных узлах и на конкретных ребрах кладограммы. Исследователь реконструирует процесс эволюции и в частности генезис конкретных групп (клад) в терминах преобразования конкретных признаков. Этот метод можно было бы обозначить как генетический, если бы термин уже не был преокупированным. Поэтому уточняющим термином пришлось выбрать «гипотезу о генезисе».

Альтернативный, ныне популярный подход можно назвать филометрией («исчислением родства») по аналогии с таксометрией («исчисление таксономического сходства») как метод построения фенетической системы, см., например, Расницын, 1972). Сюда относится компьютерный кладизм и молекулярные методы филогенетики. Общим для них является построение кладограммы сразу по всей совокупности используемых признаков, так что генезис таксонов в указанном выше смысле приходится восстанавливать постфактум по готовой кладограмме.

#### 3.2.1. ТРАДИЦИОННЫЕ ГИПОТЕЗЫ (ГИПОТЕЗЫ О ГЕНЕЗИСЕ)

Подавляющее большинство традиционных гипотез исходит из монофилии шестиногих и их происхождения от многоножек. Многие авторы ограничиваются выяснением взаимоотношений отрядов шестиногих друг с другом, другие дополнительно выясняют отношения общего предка шестиногих с таксонами многоножек. Некоторые авторы анализируют происхождение насекомых в более широком контексте. Здесь не предполагается дать полный исторический очерк вопроса: приведены только некоторые более характерные примеры.

### 3.2.1.1. Гипотезы единства Atelocerata и монофилии Hexapoda

Ф. Брауэр (Brauer, 1869) предполагал происхождение насекомых от Onychophora через Chilopoda и далее через Diplura (от *Campodea*-подобного предка). Р.Дж. Тиллиард (Tillyard, 1930) также предполагал происхождение насекомых от Opisthognatha (Chilopoda) с последовательным ответвлением Collembola (протоморфы), Protura (анаморфы), Diplura (эпиморфы), Ectotrophi (= Ectognatha, т.е. Thysanura s.l.) и, наконец, Pterygota. Р.Е. Снодграсс (Snodgrass, 1938) выводит шестиногих из Prognatha (Symphyla + Paupoda + Diplopoda), а всех неполноусых — от ракообразных (см. Sharov, 1966: 55). О.В. Тигс (Tiegs, 1947) и вслед за ним С.М. Мэнтон (Manton, 1960) поделили Atelocerata на Dignatha (Paupoda + Diplopoda) и Trignatha, с выделением в последних Labiata (все кроме Chilopoda).

В. Генниг (Hennig, 1969) также считал, что имеет смысл обсуждать только вопрос отношения насекомых с многоножками: то ли они как целое образуют сестринскую группу насекомых, или же таковыми являются какие-то определенные многоножки. Сам Генниг принимает монофилию многоножек и их сестринские отношения с шестиногими, а всех неполноусых — с ракообразными.

А.Г. Шаров (Sharov, 1966) выводил неполноусых из ракообразных и делил их на Monomalata (все многоножки, кроме Symphyla, т.е. все с функциональной нижней губой на первом постмандибулярном сегменте) и Dimalata (Symphyla и сестринские к ним насекомые, у которых ротовая полость прикрыта сзади конечностями второго постмандибулярного сегмента). При этом энтогнаты не монофилетичны ни сами по себе, ни с эктогнатами — все отряды происходят независимо от протосимфил.

Г.Б. Будро (Boudreaux, 1979) считает многоножек монофилетичными и сестринскими к шестиногим, а неполноусых (Myriapodomorpha) — сестринскими к ракообразным, но делит многоножек на Collifera (Paugo- + Diplopoda) и Atelopoda (Symphyla + Chilopoda). Н.Ю. Ключе (2000) также считает Atelocerata сестринской группой раков, а шестиногих — таковой многоножек, но последних он делит иначе: Chilopoda + (Symphyla + Collifera). Н.П. Кристенсен (Kristensen, 1991) также принимает монофилию шестиногих и сближает их с многоножками, а неполноусых в целом — с ракообразными, но в детали не вдается. Я. Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1991) в целом занимает сходную позицию, но при этом в качестве сестринской группы эктогнат принимает только Diplura, так что энтогнаты у нее оказываются парафилетическими (позже Кукалова-Пек приняла монофилию энтогнат как сестринской группы эктогнат, Kukalová-Peck, 1998). Многоножки у нее выступают как целое в качестве сестринской группы шестиногих. Дж. Моура и М.Л. Кристоферсен (Moura, Cristoffersen, 1996), подобно ряду других исследователей, считают шестиногих сестринской группой многоножек-прогнатеат, которые уже совместно образуют сестринскую группу Chilopoda, но следующей сестринской группой у них оказываются ракообразные Remipedia. Таким образом, неполноусые здесь укоренены глубоко внутри ракообразных.



Существуют и другие схемы отношений многоножек и энтогнат по отношению к эктогнатам: Chilopoda + (Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda)) + Hexapoda (Dohle, 1980); (((Protura + Collembola) + Campodeina) + Japigina) + Ectognatha (Štys, Bilinski, 1990); (((Protura + Collembola) + Campodeina) + (Japigina + Ectognatha)) (Štys et al., 1993).

### 3.2.1.2. Другие (не мирапаодные) гипотезы

Г.Дж. Хансен (Hansen, 1893) и далее Г. Крэмpton (Crampton, 1924) выводили насекомых через эктогнатных аптеригот типа *Machilis* из высших раков (Isopoda – Cumacea – Tanaidacea). Близкие позиции занимали и другие авторы (G.H. Carpenter, 1903; Börner, 1909). Более радикальную идею выдвинул А. Гандлирш (Handlirsch, 1906–1908, 1926). Он предположил прямой переход от трилобитов к палеодиктиоптерам, которых считал предками всех насекомых, а первичнообескрылых считал неотенически произошедшими вероятно от поденочной ветви. Здесь следует напомнить, что в те времена палеодиктиоптеры принимались как группа древних примитивных многожилковых насекомых, не обнаруживающих ясных связей с лучше известными отрядами. О колющем хоботке и других специализациях палеодиктиоптер тогда еще не было известно (кроме *Eugereon Dohrn*, которого Гандлирш именно по этому признаку исключил из палеодиктиоптер и выделил в отдельный отряд Protohemiptera). Гипотеза предполагала водный образ жизни непосредственных предков насекомых.

О.А. Мельников (1974) в своих построениях исходит из наблюдения, что метатрохофоральная стадия эмбриогенеза, отражающая организацию расселительной планктонной стадии предка перед его оседанием на субстрат, у насекомых (Ectognatha) организована иначе, чем у других членистоногих (есть сходство только с хелицеровыми, но оно вероятно конвергентное, рис. 110). Отсюда сделан вывод об отделении насекомых от других членистоногих задолго до выхода предка насекомых на сушу. У ракообразных и особенно у многоножек (+ Diplura) развитие иное, выраженной метатрохофоральной стадии нет, что свидетельствует о более ранней эмбрионизации многоножек и, соответственно, об их раннем выходе на сушу. Невозможность выведения насекомых (в узком смысле, т.е. эктогнат) из многоножек (включая энтогнат) Мельников дополнительно обосновывает в другой работе (Melnikov, Rasnitsyn, 1984). По его данным, организация головы и в частности головного мозга многоножек и энтогнат глубоко и сходным образом специализирована (прото- и дейтоцеребрум отогнуты далеко назад и лежат на стомодеуме, рис. 111) и не допускает выведение Ectognatha из Myriapoda + Entognatha.

Согласно Д.Е. Щербакову (Shcherbakov, 1999; Shcherbakov in Rasnitsyn, Quicke, 2002: 67–68), Hexapoda представляют сестринскую группу к Crustacea Syncarida, возможно непосредственно к Palaeocaridacea (карбон–пермь), а внутри шестиногих энтогнаты и многоножки происходят от предка, близкого к Archaeognatha. Гомономность тела многоножек вторична (адаптация к движению внутри субстрата), а большую роль в преобразованиях внутри Mandibulata играли гомеотические процессы, преимущественно связанные с семейством НОХ-генов. Экологически пере-

давленную дифференциацию грудных сегментов и ускоренную — задних. Судя по наличию гонопод (если это они), это могла бы быть онтогенетически поздняя, может быть даже взрослая стадия, если бы не отсутствие ротового аппарата и недифференцированный, эмбриональный характер основной массы конечностей. Последние черты можно было бы ожидать у животного, только что выведшегося их яйца, но остается непонятным, как это можно согласовать с весьма крупными для членистоногого размерами (более 10 см) и предполагаемым наличием пусть еще не вполне оформленных гонопод.

В итоге загадочный девоногексаподус оказывает достаточно неопределенную поддержку гипотезе Мельникова, которая остается привлекательной, но еще весьма далекой от того, чтобы принять ее как приемлемо обоснованную.

Девоногексаподус не одинок среди ископаемых, которых с большими или меньшими основаниями прочили на роль если не предков насекомых, то их ближайших родственников. Наиболее перспективными в этой роли представляются эвтикарциноиды (McNamara, Trewin, 1993; Edgescombe, Morgan, 1999), известные с позднего кембрия до триаса, которые подробнее обсуждаются в разделе 3.1.2; заслуживает внимания и раннекембрийская *Fuxianhuia* (Chen, Edgescombe и др., 1995), о которой см. также в разделе 3.1.1. Однако их морфология известна совершенно недостаточно, чтобы обсуждать в деталях пути становления насекомых и их отношения с этими ископаемыми.

Находки предполагаемых насекомых в узком смысле до середины карбона не только редки, но и крайне фрагментарны и не вполне убедительны в качестве *Insecta s.str.* Двухмышечковые мандибулы *Rhyniognatha* Tillyard из нижнего девона Райни в Шотландии действительно соответствуют челюстям современных крылатых насекомых (Engel, Grimaldi, 2004), *Liverhulmia* Anderson et Trewin, 2003 из того же местонахождения с тремя коготками на лапке тоже указывает на насекомых (L. Anderson et Trewin, 2003), так же как кутикула фасеточного глаза из позднего девона Джилбоа (штат Нью-Йорк, США, Shear et al., 1984). Смятая кутикула головы и груди *Gaspea* Labandeira, Beall et Hueber из нижнего девона Гаспе в Канаде описана как принадлежащая щетинохвостке (Labandeira et al, 1988). Однако во всех этих случаях девонский материал слишком фрагментарен, чтобы быть уверенным в его принадлежности именно к эктогнатным насекомым, и во всяком случае он не помогает прояснить отношения насекомых к другим группам членистоногих.

### 3.2.2. ФИЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ

Как уже упоминалось, результаты филогенетического анализа допускают продуктивный анализ только в отношении деталей использованных методов (которые здесь нас интересуют меньше и которые можно уяснить в соответствующих цитированных публикациях), а сами по себе кладограммы могут только интерпретироваться а *posteriori*. Поэтому их обсуждение будет по необходимости кратким.

Характерную особенность современных филогенетических исследований членистоногих составляет широкое распространение, наряду с морфологическими и моле-

кулярными, комбинированных кладограмм, построенных с помощью одновременного учета морфологических и молекулярных признаков. В результате обычно получают деревья, промежуточные по структуре между морфологическими и молекулярными кладограммами, а поскольку, как мы увидим, разнообразие филогенетических деревьев очень велико, комбинированные кладограммы не столько помогают выбрать оптимальную форму дерева, сколько увеличивают их и без того избыточное разнообразие. Поэтому здесь приведены только «чистые» кладограммы — морфологические или молекулярные.

### 3.2.2.1. Морфологическая филогения

Компьютерный кладистический анализ морфологии членистоногих долгое время был ориентирован преимущественно на таксоны низкого и умеренно высокого ранга, а когда (к концу XX века) появились публикации интересующего нас таксономического уровня, инициатива очень быстро была перехвачена молекулярными методами. Поэтому число гипотез, рассматриваемых в этом разделе, оказалось неожиданно мало.

М.Дж. Эмерсон и Ф.Р. Шрам (Emerson, Schram, 1998) представили серию довольно сходных кладограмм, где неполноусые оказываются сестринскими по отношению ко всем остальным членистоногим — либо как единая ветвь (их fig. 7.2С, 7.3А,С), либо (fig. 7.3В) последовательно проgoneатные многоножки, затем губоногие и наконец шестиногие (Protura + (Diplura + Ectognatha)), либо наоборот, ближайшая сестринская группа это шестиногие, а далее в том же порядке многоножки (fig. 7.4). Сходный результат с первым из этих трех ранее получили на совсем ином наборе признаков М.А. Уиллс с соавторами (Wills et al., 1995).

У.К. Уиллер (Wheeler, 1998, fig. 8.3) получил кладограмму  $Chelicerata + (Crustacea + (Chilopoda + (Progoneata + ((Diplura + (Protura + Collembola)) + Ectognatha))))$ , подтверждающую классическую гипотезу  $Arthropoda = Chelicerata + Mandibulata (= Crustacea + Atelocerata)$ . Другая одновременно опубликованная кладограмма (Zrzavý et al., 1998, fig. 9.3a), напротив, показывает неполноусых  $((Chilopoda + Progoneata) + ((Protura + Collembola) + (Campodeina + Japigina + Ectognatha)))$  как сестринскую группу к объединению ракообразных и хелицерных. Вариации на ту же тему представляют кладограммы У.К. Уиллера с соавторами (Wheeler et al., 2001, fig. 10:  $Crustacea + (Chilopoda + Progoneata) + ((Protura + Collembola) + (Campodeina + Japigina) + Ectognatha))$  и П.Дж. Мэйхью (Mayhew, 2002:  $(Protura + Collembola) + (Diplura + Ectognatha)$ ).

О. Краус (Kraus, 1998), анализируя неполноусых (с ракообразными в качестве внешней группы), показывает многоножек и энтогнат парафилетичными  $(Crustacea + (Chilopoda + ((Symphyla + (Diplopoda + Paupoda) + ((Protura + Collembola) + (Diplura + Ectognatha))))$ ). Сходную кладограмму, но с существенно меньшим разрешением, позже опубликовали Г. Жирибет с соавторами (Giribet et al., 2004, fig. 1).

Таким образом, морфологическая филогения не обнаруживает альтернативы гипотезе единства неполноусых, однако устойчиво определить их положение на древе членистоногих не может.

### 3.2.2.2. Молекулярная филогения

Принципиально иную картину рисуют молекулярные методы. Более ранние публикации (Erenisse, 1998, figs. 5.1, 5.2; Spears, Abele, 1998, figs. 14.9-14.11; Wheeler, 1998, fig. 8.4; Giribet, Ribera, 2000) демонстрируют молекулярные кладограммы с большим количеством «шума» (таксонов заведомо не на своем месте, например, двукрылые, коллемболы и *Heterojapix*, рассеянные среди ракообразных, олигохеты, головоногие и перипаты внутри членистоногих, и т.п.). Однако несмотря на «шум», уже там довольно четко выделяется положение многоножек, в разных кладограммах выступающих как сестринская группа либо к хелищерам, либо к объединению ракообразных с шестиногими, но никогда не к шестиногим. Этот парадоксальный результат, не наблюдающийся при использовании других методов, устойчиво сохраняется практически во всех молекулярных кладограммах с участием хелищеровых: добавляется только вариант, когда многоножки образуют сестринскую группу ко всем прочим членистоногим (Zrzavý et al., 1998, fig. 9.2a; Aleshin, Petrov, 1999; F. Anderson et al., 2004, fig. 1; Kjer, 2004; Pisani et al., 2004; Rieger et al., 2005, fig. 1; Hassanin, 2006, fig. 3). Теперь уже довольно часто говорят о делении членистоногих на Pancrustacea Zrzavý, Stys, 1997 (ракообразные и шестиногие) и Myriochelata Pisani et al., 2004 (= Paradoxopoda Mallatt et al., 2004) (многоножки и хелищеровые). Естественно, в отсутствие хелищеровых схема получается более традиционной (Crustacea + ((Chilopoda + Diplopoda) + ((Protura + Diplura) + (Collembola + Ectognatha))); Wheeler et al., 2001, fig. 12A).

Молекулярные филогенетики склонны считать свои методы единственно прямыми способами познания кровного родства, а результаты — самыми надежными, прежде всего потому, что конвергенция на геномном уровне считается крайне маловероятной, а также потому, что на низких таксономических уровнях метод молекулярных часов дает неплохие результаты. Однако есть основания полагать эту аргументацию не бесспорной. Действительно, существует не менее прямой, чем молекулярная филогения, источник информации об эволюционном процессе — палеонтологическая летопись, поэтому можно ожидать, что кладограмма, лучше других отражающая филогенез некоей группы, будет обнаруживать и меньше противоречий с этой летописью. Однако первые попытки проверить эту гипотезу оказались не в пользу молекулярной филогении (Расницын, 2006). Конечно, отсутствие решающих преимуществ у молекулярного метода — это тоже гипотеза, требующая серьезной проверки, но по крайней мере до такой проверки не следует злоупотреблять доверием к молекулярной филогении и игнорировать результаты, полученные другими методами.

### 3.2.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор гипотез происхождения насекомых, конечно, не охватывает все публикации, имеющие отношение к делу, но можно надеяться, что он отражает основные точки зрения. Как можно видеть, эти гипотезы крайне разнообразны и

занимают почти весь спектр мыслимых возможностей (кроме, пожалуй, происхождения насекомых прямо от хелицеровых). При этом каждая гипотеза в свое подтверждение ссылается на реальные наблюдения, но ни одна не может продемонстрировать своего бесспорного преимущества. Более важно, однако, другое: на данный момент мы не имеем ни одной перспективной модели предка насекомого, существенно более примитивной, чем известные нам первичнообескрылые эктогнаты (щетинохвостки в широком смысле, т.е. *Archaeognatha*, включая *Monura*, и *Zygentoma*) и при этом морфологически достаточно близкой к ним, чтобы сколько-нибудь уверенно судить о признаках исходного плана строения (*ground plan*) класса. Поэтому при реконструкции ранних этапов эволюции насекомых в следующих книгах этой серии нам, видимо, придется ограничиться моделью предковой щетинохвостки в качестве такого исходного плана строения.