



УДК 595.7

ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМЕ КЛАССА НАСЕКОМЫХ

С.Ю. Синёв

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: sinev@zin.ru*

РЕЗЮМЕ

Статья содержит краткий обзор представлений о системе высших таксонов класса насекомых и лежащих в их основе филогенетических построений. Рассматриваются различные, нередко альтернативные точки зрения на характер основных ветвлений филогенетического древа на таксономических уровнях выше отряда. Очерчены наиболее серьезные проблемы объективного и субъективного плана, существующие в систематической энтомологии, и намечены перспективы дальнейших исследований.

Ключевые слова: гексаподы, насекомые, система, филогения, зоологическая номенклатура

SYSTEM OF THE CLASS INSECTA: AN OVERVIEW OF MODERN CONCEPTS

S.Yu. Sinev

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, St. Petersburg, Russia;
e-mail: sinev@zin.ru*

ABSTRACT

The paper provides a brief overview of the existent concepts on the phylogeny of higher taxa of insects, discussing different and sometimes alternative hypotheses on the relationships between the main (supraordinal) branches of the phylogenetic tree. The most urgent objective and subjective problems of the systematic entomology are traced and the prospectives of further investigations are outlined.

Key words: Hexapoda, Insecta, system, phylogeny, zoological nomenclature

ВВЕДЕНИЕ

Сейчас нет особых сомнений в том, что членистоногие, или артроподы, стали первыми животными, завоевавшими сушу и воздушную среду. Более чем 400 миллионов лет их эволюции в новых условиях существования привели к впечатляющему результату: в наши дни членистоногие составляют более 3/4 всех известных видов, образуя ключевой компонент наземной биоты. Одним из многочисленных их таксонов высокого ранга и являются насекомые. Впрочем, насекомые – это далеко не рядовой таксон животного царства, а самый крупный и по многим показателям самый

успешный. Гигантское обилие и выдающееся разнообразие высоко адаптивных форм организации насекомых имеют закономерное следствие – они относятся к числу наиболее сложных для изучения групп животных. Не претендуя, в силу ограниченности места и «безразмерности» темы, на исчерпывающий анализ проблемы, попытаемся показать, в каком состоянии находится сейчас система этой уникальной группы.

БАЗАЛЬНАЯ ФИЛОГЕНИЯ ГЕКСАПОД

Долгое время в ходу была широкая трактовка класса насекомых, в который включали всех чле-

нистоногих, обладающих тремя парами грудных ног. Такое понимание было характерно для отечественных учебников, например, для «Общей энтомологии» Г.Я. Бей-Биенко (1966–1980). В современной литературе ранг шестиногих обычно повышают до надкласса (или даже подтипа) *Hexapoda*, и рассматривают собственно насекомых в качестве подчиненного таксона. Исчерпывающий обзор коллизий в применении названий высших таксонов, возникающих в результате противоречий ранговой и объемной номенклатуры, дан в книге Н.Ю. Клюге «Современная систематика насекомых» (2000). Однако проблемы, с которыми сталкиваются специалисты в области систематики насекомых, носят не только и не столько номенклатурный характер; весьма запутанными остаются многие вопросы так называемой «базальной» филогении ряда таксонов высокого ранга, что не позволяет построить стройную и непротиворечивую систему группы в целом.

Подавляющее большинство исследователей признают монофилию гексапод, наиболее яркой аутапоморфией которых является наличие 3 пар ног на сегментах груди. Кроме того, для них характерен еще ряд уникальных апоморфий, например, своеобразное строение максилл, 11-сегментное брюшко с сильно редуцированными вентральными придатками или без них, 6-сегментные конечности и др. Иногда, впрочем, предполагается и полифилия *Hexapoda*, а именно независимое происхождение собственно насекомых и так называемых энтогнатных гексапод, то есть *Diplura*, *Protura* и *Collembola* (Remington 1955; Sharov 1966; Расницын 1980). Однако синапоморфий каждой из этих групп с какими либо другими группами наземных членистоногих до сих пор не обнаружено, поэтому такая гипотеза выглядит довольно умозрительной.

До недавних пор на основании морфологических данных сестринской для гексапод группой считались многоножки (или их часть), что давало повод объединить обе группы в составе мегатаксона *Atelocerata*, или *Tracheata* (Naeckel 1866; Neumons 1901 и др.). Однако особенности строения нервной системы и некоторых сенсорных органов, а также накапливающиеся данные молекулярных исследований довольно убедительно свидетельствуют в пользу иной гипотезы – о близком родстве *Hexapoda* с ракообразными в рамках мегатаксона *Ran-crustacea* (Zrzavý and Štys 1997; Nardi et al. 2003).

Давней традицией было деление насекомых-гексапод на первичнообескрылых *Apterygota* и крылатых *Pterygota* (Lang 1888; Remington 1955), но последующие исследования показали, что таксон *Apterygota*, включающий *Diplura*, *Protura* и *Collembola*, с одной стороны, и *Triplura*, с другой, является парафилетическим и очевидно предковым для действительно монофилетического таксона *Pterygota*. Поэтому сейчас более принято иное деление *Hexapoda* – на скрыточелюстных *Entognatha* и открыточелюстных *Ectognatha* (Grimaldi and Engel 2005a; Gullan and Cranston 2010). Такая классификация основана на представлении о том, что *Triplura* имеют общего предка с *Pterygota* и составляют с ними голофилетический таксон (Рис. 1).

Группа *Entognatha*, то есть скрыточелюстные, рассматривается обычно в ранге класса или подкласса. Уникальная ее апоморфия – особое строение головы, при котором мандибулы и максиллы погружены, в отличие от прочих (эктогнатных) гексапод, в парные челюстные карманы. Однако монофилия этой группы не вполне очевидна, а интерпретация состояний многих признаков у ее представителей затруднена в связи с глубокими адаптациями к скрытному, зачастую подземному образу жизни. Очевидно лишь, что они обладают многими плезиоморфными признаками, играющими важную роль в понимании эволюции гексапод. В некоторых существующих классификациях таксон *Entognatha* отсутствует, так как считается полифилетическим (Krausse and Wolff 1919); в этом случае предполагается независимое возникновение одинакового скрыточелюстного ротового аппарата, что кажется маловероятным.

Все остальные гексаподы, а это более 98% известных видов, объединяются в мегатаксон, который обычно рассматривают в ранге класса или подкласса, но называют по-разному: *Amyocerata*, *Ectognatha*, *Insecta s.str.*, или *Scarabaeoda* по типизированной номенклатуре Б.Б. Родендорфа (1977). В современной литературе для него нередко используют название *Ectognatha*, как антитезу *Entognatha*, однако при этом сама по себе эктогнатность не является единственным отличительным признаком. Другое название таксона – *Amyocerata*, или безмышцеусые – отражает такую его важную апоморфию, как особое строение антенн, при котором лишь два первых членика, имеющие мускулатуру, являются истинными, а жгутик лишен

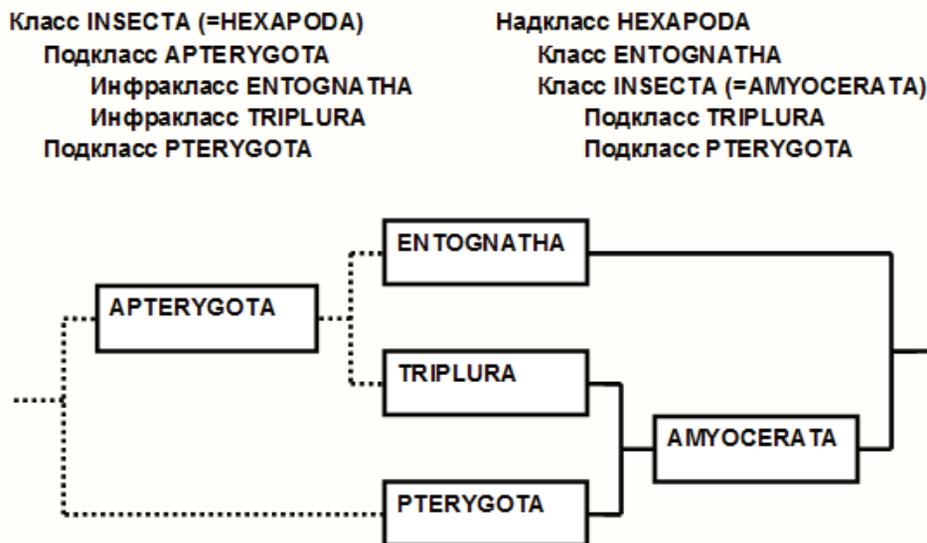


Рис. 1. Соотношение систем и филогений высших таксонов гексапод.
 Fig. 1. Correlation between systems and phylogenies of the higher taxa of Hexapoda.

собственной мускулатуры, и его многочисленность имеет вторичный характер (Remington 1955; Клогуе 2000). Однако более принято использовать в отношении этих «настоящих», или собственно насекомых привычное название Insecta. Монофилия настоящих насекомых никогда не подвергалась серьезному сомнению; она основывается на многочисленных специализациях в строении ног, антенн и терминалий брюшка. В последние годы она получила поддержку и с использованием молекулярно-генетических данных (Kjer et al. 2006; Misof et al. 2007; von Reumont et al. 2009; Regier et al. 2010).

Таксон Triplura, или трехвостки, обычно рассматривают в ранге от отряда до класса, чаще употребляя более привычное название Thysanura. Он является наиболее примитивной группой среди амиоцерат, сохраняющей такие архаичные черты как первичное отсутствие крыльев, рудименты конечностей на прегенитальных сегментах и линьки в половозрелом возрасте. В связи с этим многие авторы считают трехвосток близкими к предкам Pterygota или даже непосредственно предковой для них группой. Во всяком случае, щетинохвостки (Archaeognatha) и чешуйницы (Zygentoma) всегда позиционируются как наиболее базальные группы настоящих насекомых.

Таким образом, можно констатировать, что базальная филогения гексапод может считаться в

основном решенной. Используя метод молекулярных часов, Дж. Рижьер с соавторами (Regier et al. 2004) пришли к заключению, что дивергенция базальных линий гексапод могла произойти еще в ордовике около 480 млн лет назад, а происхождение настоящих насекомых датируется периодом между 457 и 422 млн лет назад, что предшествует любой другой наземной форме жизни. Гораздо сложнее вопрос о базальной филогении наиболее многочисленной и разнообразной группы гексапод – крылатых насекомых, или птеригот.

БАЗАЛЬНАЯ ФИЛОГЕНИЯ ПТЕРИГОТ

Крылатые насекомые (Pterygota), судя по ископаемым остаткам, появились еще в раннем карбоне около 320 млн лет назад (Rasnitsyn and Quicke 2002), однако согласно молекулярным часам (Regier et al. 2004) их возникновение отодвигается на середину девона (около 400 млн лет назад) и совпадает со временем появления древесной растительности. Этот таксон обычно рассматривается в ранге от инфракласса до подкласса и считается голофилетической группой на основании предположения, что крылья насекомых – это уникальная структура, возникшая в эволюции всего один раз. В самом деле, полное отсутствие переходных форм между первичнобескрылыми насекомыми и насе-

комы с вполне развитыми крыльями может говорить о возникновении крыльев в результате целой цепи случайных событий, вероятность повторения которой чрезвычайно мала. Наиболее явными аутопоморфиями птеригот, помимо «знакового» наличия двух пар крыльев на средне- и заднегруди, являются уникальное строение внутреннего скелета головы (тенториума) и присутствие особых шейных склеритов, обеспечивающих, вместе со связанными с ними мышцами, значительную подвижность головы. Кроме того, на монофилию указывает и довольно убедительно установленная гомология структур основания крыла у всех птеригот. Хорошо поддерживается монофилия крылатых насекомых и молекулярными данными.

Формирование крылового аппарата насекомых стало, несомненно, одним из наиболее впечатляющих изменений плана строения у животных и сделало их самой успешной группой живых организмов, достигшей колоссального морфологического, экологического и таксономического разнообразия. Вместе с тем, ранняя эволюция птеригот, как и само происхождение полета, остаются предметом постоянных дискуссий, и родственные отношения между отдельными отрядами и группами более высокого ранга все еще далеки от окончательного решения.

Одна из наиболее распространенных в прошлом классификаций Pterygota была связана с различиями в характере метаморфоза и заключалась в их делении на 2 больших группы: насекомых с неполным превращением – Hemimetabola (=Ecopterygota), и насекомых с полным превращением – Holometabola (=Endopterygota, =Oligoneoptera). Hemimetabola характеризуются отсутствием в метаморфозе покоящейся стадии (куколки) и общим сходством преимагинальных стадий и имаго. Наличие у взрослых личинок (нимф) наружных зачатков крыльев и отражено во втором названии этой группы – Ecopterygota. Однако у различных Hemimetabola наблюдаются разного рода отклонения от такого примитивного типа метаморфоза; к тому же ныне широко признано, что насекомые с неполным превращением не имеют явных аутопоморфий, представляя собой парафилетический таксон. В любом случае, подобное деление никак не отражает филогению птеригот. Для объяснения базальной дивергенции крылатых насекомых в разное время были предложены 3 главные гипотезы (Рис. 2).

Самой ранней из них является традиционная «палеоптерная» гипотеза (Мартынов 1923, 1938), согласно которой первой дивергенцией крылатых насекомых было разделение на древнекрылых Palaeoptera, не способных складывать крылья вдоль тела и в покое держащих их распростертыми в стороны или поднятыми вверх, и новокрылых Neoptera, такой способностью обладающих. Palaeoptera включают лишь малую часть от общего числа видов крылатых насекомых и в современной фауне представлены двумя таксонами, Ephemeroptera (поленки) и Odonata (стрекозы). При этом если новокрылые действительно представляются монофилетической группой, то монофилия древнекрылых вызывает большие сомнения, даже несмотря на наличие таких общих апоморфных признаков, как интеркалярные жилки на крыльях или слияние лациний и галеа в максиллах ведущих водный образ жизни личинок.

Существует также «метаптериготная» гипотеза (Börner 1909; Клюге 2000; Grimaldi and Engel 2005a), согласно которой первой дивергенцией крылатых насекомых было разделение на базальных Ephemeroptera и Metapterygota в составе Odonata и всех Neoptera. Эта гипотеза неплохо поддерживается рядом признаков, связывающих поденок с бескрылыми гексаподами: линька в имагинальной фазе, наличие каудального филемента и некоторые другие.

Наконец третья, «хиастомиарная» гипотеза (Schwanwitsch 1943, 1958; Matsuda 1981) наиболее базальной группой птеригот признает стрекоз, а в качестве первой дивергенции рассматривает разделение по характеру мускулатуры крылового аппарата – на прямомышечных Odonata и перекрестномышечных Chiasmomyaria, включающих Ephemeroptera и всех Neoptera. Аргументом в пользу этой гипотезы, наряду с уникальной для стрекоз крыловой мускулатурой (без продольных мышц), может служить и механизм непрямого переноса спермы, общий для стрекоз и первичнобескрылых насекомых (Boudreaux 1979).

Вместе с тем, однозначной поддержки какой-либо из этих гипотез до сих пор нет. Возможным объяснением этому является приуроченность базальной дивергенции птеригот к очень короткому промежутку времени в среднем девоне. Очевидно, что при переходе от бескрылых к крылатым насекомым и возникновении полета имела место «взрывоподобная» радиация, в результате которой

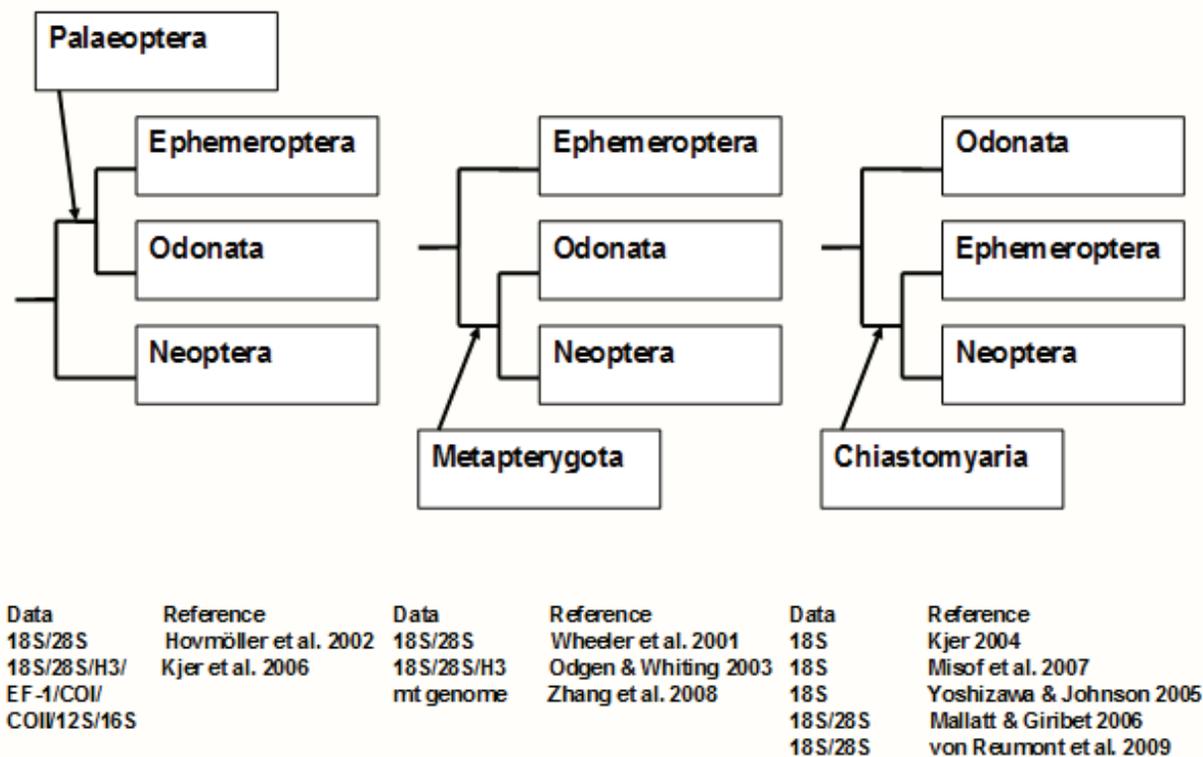


Рис. 2. Основные гипотезы базальной филогении Pterygota (по: Simon et al., 2009).

Fig. 2. Principal hypotheses on the basal phylogeny of Pterygota (after Simon et al., 2009).

произошло ранее и более или менее одновременное появление в палеонтологической летописи как поденок и стрекоз, так и новокрылых насекомых. Неудивительно поэтому, что предпринятые молекулярно-генетические исследования поддерживают каждую из трех предложенных гипотез в зависимости от выбора объектов и методики обработки данных. Слишком уж сложно найти подходящие молекулярные маркеры для отслеживания этих древних и быстрых ветвлений. Данные последних филогеномных исследований могут быть интерпретированы в поддержку гипотезы о том, что самой базальной группой крылатых насекомых являются Odonata (Kjer 2004; Yoshizawa and Johnson 2005; Mallatt and Giribet 2006; Misof et al. 2007; von Reumont et al. 2009; Simon et al. 2009), и в примерно равной пропорции поддерживают концепции Metapterygota (Wheeler et al. 2001; Odgen and Whiting 2003; Zhang et al. 2008) или Palaeoptera (Hovmoller et al. 2002; Kjer et al. 2006).

К группе Neoptera, которая обычно рассматривается в ранге от инфракласса до подкласса, относится подавляющее большинство крылатых насекомых. Выработанная ими способность складывать крылья над телом, связанная с наличием в основании крыла особого (третьего) аксиллярного склерита, большинством авторов рассматривается как важнейшая аутапоморфия, свидетельствующая о несомненной голофилии группы. Именно эта способность стала важной предпосылкой к бурному расцвету многих отрядов новокрылых, которые благодаря ей смогли освоить самые разные местообитания, не теряя способности к полету. Существует, впрочем, и иная точка зрения, по которой крылья насекомых изначально могли складываться над телом, а поденки и стрекозы утратили эту способность в связи со специализацией. В таком случае уже Neoptera оказываются парафилиетической группой и не признаются отдельным таксоном. Одна

Класс *Insecta* (= *Scarabaeoda*) – *насекомые*

- Подкласс **Lepismatona** (=Thysanura) – *бескрылые насекомые*
- Подкласс **Scarabaeona** (=Pterygota) – *крылатые насекомые*
- Инфракласс **Scarabaeones**
 - Когорта **Libelluliformes** (=Palaeoptera)
 - Надотряд Ephemeroidea
 - Надотряд Libellulidea
 - Когорта **Cimiciformes** (=Paraneoptera)
 - Надотряд Psocidea
 - Надотряд Cimicidea
 - Когорта **Scarabaeiformes** (=Holometabola, =Endopterygota, =Oligoneoptera)
 - Надотряд Scarabaeidea
 - Надотряд Myrmeleontidea
 - Надотряд Papilionidea
 - Надотряд Vespoidea
- Инфракласс **Gryllones** (=Polyneoptera)
 - Надотряд Blattidea
 - Надотряд Perlidea
 - Надотряд Gryllidea

Рис. 3. Система класса насекомых (по: Rasnitsyn and Quicke, 2002).

Fig. 3. System of the class Insecta (after Rasnitsyn and Quicke, 2002).

из классификаций, отражающих подобную точку зрения, представлена в известной монографии «History of Insects» (Rasnitsyn and Quicke 2002), где Pterygota разделены на два инфракласса – Gryllones (=Polyneoptera), и Scarabaeones, объединяющих стрекоз, поденок и все прочие группы крылатых насекомых (Рис. 3).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА НОВОКРЫЛЫХ

Новокрылые насекомые в их общепринятом понимании разделяются на три крупных группы, или когорты: Polyneoptera, или ортоптероидный комплекс (orthopteroid assemblage); Paraneoptera, или гемиптероидный комплекс (hemipteroid assemblage); Oligoneoptera, или Holometabola, – насекомые с полным превращением.

Polyneoptera, очевидно, являются самой древней группой в составе Neoptera, чрезвычайно обильно представленной вымершими формами и претерпевшей наиболее интенсивную адаптивную радиацию среди насекомых с неполным превращением. Они включают такие резко разли-

чающиеся «физиономически» отряды/подотряды как Orthoptera, Phasmida, Plecoptera, Embioptera, Grylloblattaria, Dermaptera, Mantodea, Mantophasmatidae, Isoptera, Blattaria и, возможно, Zoraptera. Из-за огромного морфологического и экологического разнообразия рецентных, а в еще большей степени ископаемых форм, родственные связи между некоторыми из этих таксонов довольно неопределенны, а филогенетический анализ, основанный на разных признаках, дает противоречивые результаты. Некоторые данные вообще указывают на возможную парафилию Polyneoptera (Termy 2003).

Более или менее общепринятым стало лишь объединение эусоциальных термитов (Isoptera), хищных богомоллов (Mantodea) и разноядных таракановых (Blattaria), ранее рассматривавшихся как отдельные отряды, в рамках одного отряда (или надотряда) Dictyoptera (Snodgrass 1935; Boudreaux 1979; Grimaldi 2001). Все эти насекомые, хотя и сильно различаются по внешнему облику и образу жизни, образуют естественную группу, монофилия которой поддерживается как много-

численными морфологическими синапоморфиями, так и данными молекулярных исследований; при этом термиты вообще могут рассматриваться как эусоциальные тараканы (Lo et al. 2000; Grandcolas and D'Haese 2001).

Особого упоминания заслуживает небольшая своеобразная группа Mantophasmatodea, открытие современных представителей которой в 2002 году (Klass et al. 2002) стало ярким событием в современной истории систематики насекомых. Первоначально на основании ряда признаков строения копулятивного аппарата их сближали с таракановыми (Dictyoptera s.str.), а первые полученные молекулярные данные заставили предположить их сестринские отношения с тараканосверчками Grylloblattodea (Terry and Whiting 2005); было даже предложено объединить обе группы на правах подотрядов в составе отряда Notoptera (Arillo and Engel 2006). Однако результаты последних исследований с привлечением новых морфологических и молекулярных данных свидетельствуют скорее в пользу родства мантофазматид с палочниками Phasmatodea (Beutel and Gorb 2008). Если рассматривать Dictyoptera в ранге надотряда тараканообразных, то все перечисленные отряды, очевидно, должны быть в него включены (Cameron et al. 2006).

Положение собственно прямокрылых Orthoptera, крупнейшего таксона в составе Polyneoptera, среди прочих отрядов остается проблематичным; первые представители прямокрылых известны с карбона (Rasnitsyn and Quicke 2002), что может говорить о раннем их отхождении от общего ствола всех ортоптероидов. Вместе с тем, по всем молекулярным данным наиболее базальное положение среди представителей ортоптероидного комплекса занимают веснянки Plecoptera (Beutel and Gorb 2008), расшифровка филогении которых может иметь исключительно важное значение для понимания эволюции Neoptera и полета насекомых в целом.

До сих пор неясными остаются и родственные связи небольших энigmatических отрядов Embioptera и Zoraptera. Эмбии могут быть отнесены к Polyneoptera только если допустить, что их задние крылья претерпели серьезное вторичное упрощение. Существуют свидетельства возможного родства веснянок, эмбий и уховертков в составе группы Plecopterida, или Panplecoptera (Kristensen 1981), однако этот вопрос требует дальнейшего изучения. Зораптер одно время на основе некото-

рого сходства с сеноедами относили к Paraneoptera (Родендорф 1962; Rasnitsyn 1998), однако затем чаще стали помещать в Polyneoptera, связывая с разными их отрядами (Kristensen 1995; Engel and Grimaldi 2000; Yoshizawa 2007). Данные комбинированного анализа молекулярных и морфологических данных (Yoshizawa and Johnson 2005; Yoshizawa 2007) скорее свидетельствуют о родстве Zoraptera с уховертками (Dermaptera), что подтверждается и наличием у представителей обоих отрядов хромосом голокинетического типа (Kuznetsova et al. 2002; Лухтанов и Кузнецова 2010).

Paraneoptera формируют вместе с Oligoneoptera кладу под названием Eumetabola, для представителей которой свойственны редукция церок (отсюда второе название – Acercaria) и числа мальпигиевых сосудов. В качестве других возможных аутопоморфий этой клады предлагались некоторые особенности крылового аппарата (Kukalova-Peck 1991) и наличие в исходном плане строения политрофических овариол (Büning 1998). Paraneoptera почти несомненно являются монофилетической группой, что хорошо подтверждается как морфологическими (уменьшение числа тарзомеров и значительная специализация ротовых частей), так и молекулярными данными (Kristensen 1981; Yoshizawa and Saigusa 2001; Wheeler et al. 2001; Grimaldi and Engel 2005b). Кроме того, у них сохраняется морфологическое сходство личиночных стадий (нимф) с взрослыми насекомыми во всем, кроме отсутствия крыльев, однако в некоторых их группах, особенно у трипсов (Thysanoptera) развитие сопровождается изменениями, близкими к состоянию полного метаморфоза.

В составе Paraneoptera долгое время было принято выделять отряды Psocoptera, Mallophaga, Anoplura, Thysanoptera, Homoptera и Hemiptera, однако новейшие данные, особенно молекулярно-генетические, заставляют такое деление существенно пересмотреть. Ныне в этой группе обычно рассматривают две основные филогенетические линии, псокоптероидную и гемиптероидную (psocopteroïd vs. hemipteroïd assemblages), которым часто придают ранг надотрядов Psocopterida и Rhynchota, соответственно.

Наиболее базальной группой паранеоптер несомненно являются Psocopterida, объединяющие как малоспециализированных сеноедов (отряд Psocoptera), так и высокоспециализированных

паразитических пухоедов и вшей, которые долгое время рассматривались в качестве двух самостоятельных отрядов Mallophaga и Anoplura, но позже были объединены на правах подотрядов в рамках единого отряда Phthiraptera. Впрочем, данные молекулярных исследований показывают, что весьма вероятно независимое происхождение пухоедов и вшей от разных, хотя и близких семейств сеноедов (Johnson et al. 2004). С отрядами псокоптероидного комплекса некоторые авторы сближают и Thysanoptera (Wheeler et al. 2001; Rasnitsyn and Quicke 2002), которые представляют собой довольно изолированную и весьма специализированную группу. Сейчас более принято рассматривать ее как сестринскую по отношению к Hemiptera в рамках надотряда Condylgnatha и по ряду признаков переходную к насекомым с полным превращением (Grimaldi and Engel 2005).

Относительно недавно на основе анализа морфологических и молекулярных данных была достаточно убедительно показана парафилия Homoptera, которые были разделены на два отдельных отряда (или подотряда в рамках Hemiptera sensu lato): грудохоботных Sternorrhyncha, включающих тлей, кокцид, псиллид и белокрылок, и шеехоботных Auchenorrhyncha, включающих всех цикадовых (von Dohlen and Moran 1995; Gullan 1999). В этом случае в состав надотряда Rhynchota, или Hemiptera, входят отряды Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha и Heteroptera; впрочем, монофилия Auchenorrhyncha, в свою очередь, ставится иногда под сомнение, и тогда в качестве отдельного отряда (подотряда) рассматриваются также Coleorrhyncha (Sorensen et al. 1995).

Сестринской для Paraneoptera (Acercaria) группой общепринято считать насекомых с полным превращением, для обозначения которой ранее широко использовалось название Holometabola (Metabola) или Oligoneoptera (по Мартынову 1923). Теперь эту группу чаще обозначают как Endopterygota, что отражает ключевую аутапоморфию таксона. Личиночная стадия эндоптеригот, в отличие от нимф экзоптеригот, не имеет наружных зачатков крыльев (соответствующие им имагинальные диски лежат под гиподермой) и снабжена специальными глазками (стеммата), не являющимися непосредственными предшественниками в онтогенезе имагинальных фасеточных глаз. Впрочем, морфология личинок сильно различается как в разных отрядах, так и в пределах некоторых

отрядов, да и сама интерпретация эндоптериготной личинки как таковой еще остается дискуссионной. Таким образом, монофилия эндоптеригот связана, прежде всего, с их очень специфическим и явно производным метаморфозом, а наличие в жизненном цикле покоящейся стадии способствовало возникновению фундаментальных различий в морфологии и образе жизни личинок и взрослых насекомых. Несомненная монофилия эндоптеригот поддерживается не только морфологическими данными (Kristensen 1999; Hörnschemeyer 2002), но и результатами молекулярных исследований (Wheeler et al. 2001; Whiting 2002).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА ЭНДОПТЕРИГОТ

С фундаментальными различиями в морфологии и образе жизни личинок и взрослых насекомых связана способность эндоптеригот использовать в ходе онтогенеза различные микроместообитания и пищевые ресурсы, что позволило избежать конкуренции между имаго и преимагинальными стадиями и содействовало поразительной адаптивной радиации насекомых с полным превращением (Grimaldi and Engel 2005). В настоящее время эндоптериготы – это самая многочисленная группа животных, включающая порядка 850 000 только описанных видов, и уже в этом смысле она, действительно, «наиболее успешная группа живых организмов» (Kristensen 1999). Все это разнообразие организовано в рамках 11 крупных таксонов, которым традиционно придается ранг отряда: Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Coleoptera, Strepsiptera, Hymenoptera, Mecoptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera и Diptera.

За последние годы достигнут впечатляющий прогресс в систематике насекомых с полным превращением, однако и тут многие важные вопросы остаются нерешенными, а неопределенность в отношениях некоторых крупных филогенетических ветвей стала даже возрастать. Серьезная проблема состоит в отсутствии у имаго эндоптеригот надежных аутапоморфий во внешних признаках, что препятствует, в частности, распознаванию их ранних форм в палеонтологической летописи. Вместе с тем, большинство основных ветвлений эндоптеригот, в ходе которых возникли все основные отряды, имели место в короткий промежуток времени еще до конца пермского периода, хотя Hymenoptera пока не известны до среднего триаса, разделение

Trichoptera и Lepidoptera может быть документировано лишь нижней юрой, а Siphonaptera и Strepsiptera не известны ранее нижнего мела.

Уже долгое время существует практика выделения в пределах Endopterygota нескольких объединений таксонов «надотрядного» ранга, самыми крупными из которых являются неуроптероидный и мекоптероидный (или панорпоидный) комплексы. Неуроптероидный комплекс (Neuropterida) включает отряды Neuroptera, Megaloptera и Raphidioptera; его монофилия не поддержана сколько-нибудь явными апоморфиями, кроме некоторых структур яйцеклада, но в то же время не вызывает и особых возражений. Очевидно, сестринскими группами здесь следует считать верблюдок и вислокрылок, что поддерживается как морфологическими данными (Kristensen, 1991), так данными молекулярного анализа (Whiting et al. 1997).

Мекоптероидный комплекс (Mecopterida) включает отряды Mecoptera, Siphonaptera и Diptera, объединяемые в таксон Antliophora, а также Trichoptera и Lepidoptera, объединяемые в таксон Amphimesnoptera. Монофилия мекоптероидного комплекса хорошо поддержана морфологическими и отчасти молекулярными данными (Kristensen 1991; Kjer 2004). Общеприняты и обе входящие в него группы более низкого таксономического ранга, Antliophora и Amphimesnoptera, причем последняя, равно как и оба относящихся к ней отряда ручейников и бабочек, кажется наилучшим образом обоснованной среди всех высших таксонов гексапод (Kristensen 1999). Монофилия Antliophora в традиционном понимании (без Strepsiptera) общепринята у морфологических систематиков, хотя большинство предложенных для группы апоморфий связаны с неспецифическими утратами. Принятие в качестве аутапоморфии наличия спермиевого насоса, собственно и послужившего основанием для названия группы, вряд ли состоятельно, поскольку этот насос у блох явно не гомологичен таковому у мух и скорпионниц (Hüneland and Beutel 2005).

В последние годы появились серьезные основания полагать, что скорпионообразные мухи – группа парафилетическая, поскольку по всем молекулярным и отчасти морфологическим (структура овариов и строение ротового аппарата) данным блохи, обычно рассматриваемые в качестве отдельного отряда Siphonaptera, представляют собой высокоспециализированных Mecoptera и

в качестве сестринской группы имеют одно из семейств последних, а именно Boreidae (Kristensen 1999; Whiting 2002).

Весьма сложной задачей оказывается установить характер базальной дивергенции для высокоспециализированных и хорошо обособленных Diptera. Если «высшие» мухи подотряда короткоусых (Brachycera) образуют действительно монофилетическую группу, то длинноусые двукрылые представляют собой группу явно парафилетическую, родственные отношения внутри которой требуют дальнейших исследований (Yeates et al. 2003).

Сходная картина наблюдается и для Coleoptera – самого крупного и хорошо изученного отряда насекомых с почти 360 000 описанных видов. Монофилия группы поддерживается многочисленными аутапоморфиями и практически никем не ставится под сомнение. Вместе с тем, как это ни удивительно, вопрос о ее базальном ветвлении до сих пор остается предметом оживленной дискуссии.

Hymenoptera также представляют одну из крупнейших групп эндоптеригот с примерно 125 000 описанных видов и быть может значительно большим действительным видовым разнообразием, превышающим даже разнообразие жуков. Колоссальный успех этого отряда связывается прежде всего со стебельчатобрюхими (Aprocrita), которые дали поразительное обилие паразитических и социальных форм.

Несмотря на значительный прогресс в понимании филогении отдельных групп Endopterygota, базальное их ветвление остается весьма спорным. Наиболее правдоподобным кажется предложенный Вилли Хеннигом и принимаемый большинством исследователей сценарий (Рис. 4), по которому первоначально произошло деление общего ствола эндоптеригот на Coleoptera+Neuropterida, с одной стороны, и Hymenoptera+Mecopterida, с другой (Hennig 1969; Kristensen 1999). Основное различие между этими кладами состоит в структурных и функциональных особенностях прикрепительных приспособлений – если у почти всех представителей первой имеются волосистые тарзальные присоски, то у всех представителей второй (кроме веерокрылых) мягкие присоски, или пульвиллы, расположены на претарзусе. Кроме того, предполагаемой синапоморфией Hymenoptera+Mecopterida является эруциформный (гусеницеобразный)

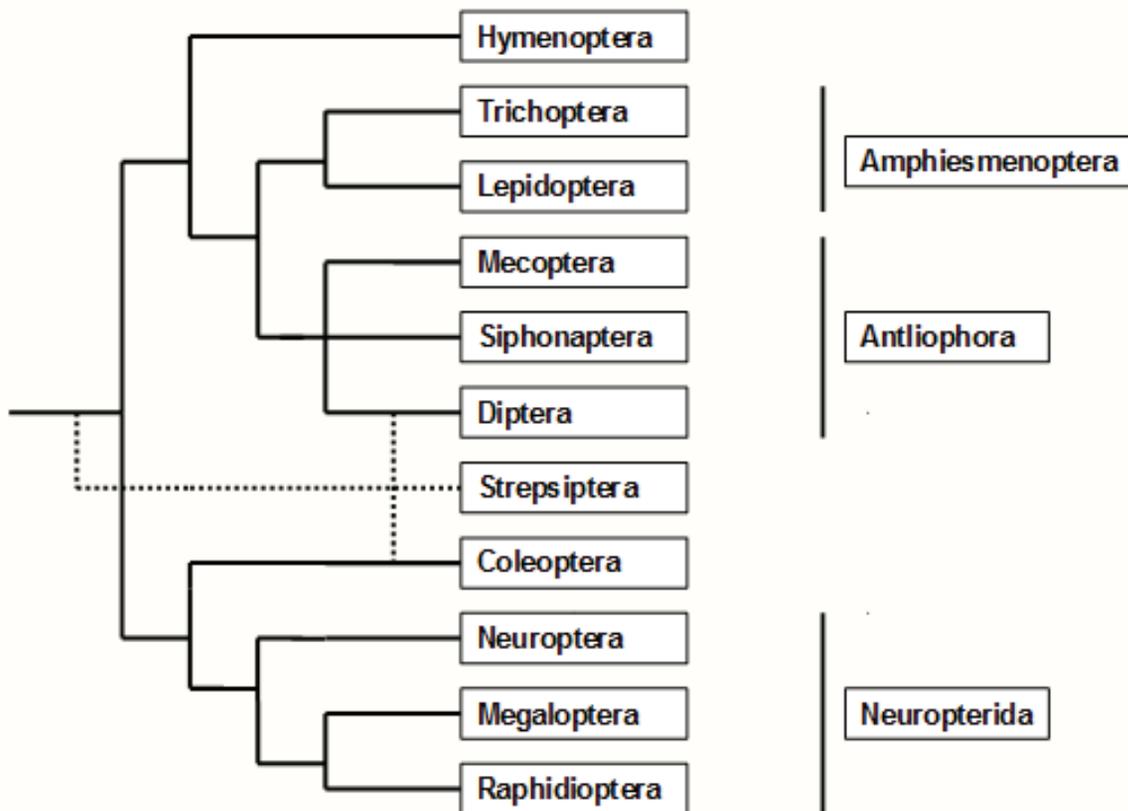


Рис. 4. Традиционные представления о филогении эндоптеригот (по: Beutel and Pohl, 2006).

Fig. 4. Traditional conceptions on the phylogeny of Endopterygota (after Beutel and Pohl, 2006).

тип личинки, способной к плетению кокона с помощью секрета нижнегубных шелкоотделительных желез. В линии же Coleoptera+Neuropterida коконы формируются преимущественно за счет выделений мальпигиевых сосудов. Кроме того, возможными синапоморфиями этой линии являются некоторые особенности строения основания крыльев (Hörschemeyer 1998).

Однако право на жизнь имеет и альтернативная гипотеза о том, что Hymenoptera являются сестринской группой ко всем прочим эндоптериготам. Последняя гипотеза была выдвинута на основе ряда признаков строения крыльев (Ross 1965; Историческое развитие... 1980; Kukulová-Peck and Lawrence 2004) и получила неожиданную поддержку в ходе последних молекулярных исследований (Whiting et al. 1997; Meusemann et al. 2010).

Пожалуй, наиболее «хронической» проблемой систематики насекомых является положение не-

большой и крайне специализированной группы веерокрылых (Strepsiptera), вопрос о родственных связях которой остается во многом загадочным. Для веерокрылых характерен крайний половой диморфизм, гиперметаморфоз, живорождение, облигатный паразитизм личинок в других насекомых и многочисленные морфологические аутопоморфии на всех стадиях жизненного цикла. Более традиционна точка зрения о родстве Strepsiptera с жесткокрылыми (Coleoptera), основанная на общем для них явлении – заднемоторности полета. Крайним ее проявлением стало включение веерокрылых в состав подотряда разноядных жуков (Crowson 1981). В то же время не так давно развитие получили альтернативные представления о родстве Strepsiptera с Diptera, связанные с наличием у обеих групп особых гиостатических органов – жужжалец. Предложенная относительно недавно (Whiting and Wheeler 1994) концепция Halteria, или жуж-

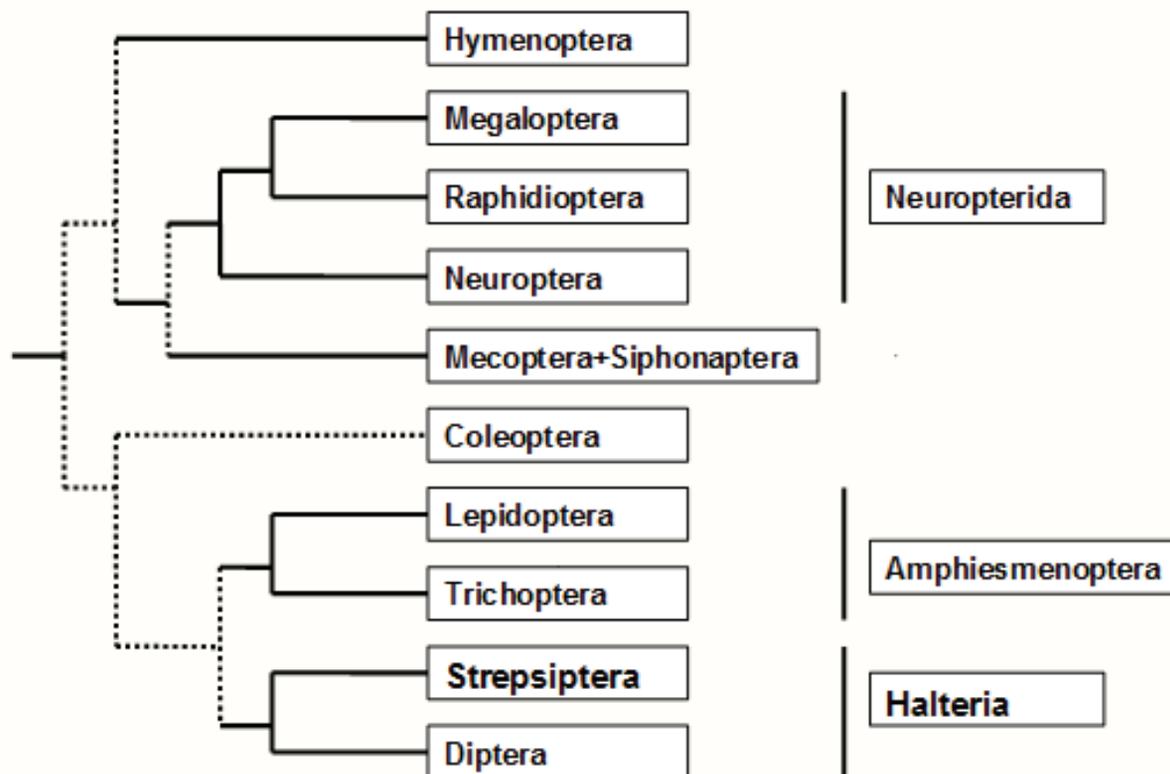


Рис. 5. Положение отряда Strepsiptera: гипотеза Halteria.

Fig. 5. Position of the order Strepsiptera: hypothesis of Halteria.

жальцевых, существенно меняет общепринятую филогенетическую схему эндоптеригот (Рис. 5) и неплохо поддерживается молекулярными данными (Whiting et al. 1997; Hwang et al. 1998), однако вызывает большие сомнения морфологического плана. Во-первых, большинство имагинальных признаков, поддерживающих такое сближение, имеют регрессивный характер. Во-вторых, что еще важнее, у веерокрылых жужжальца представляют собой производное передних крыльев, а у двукрылых – задних крыльев. Чтобы снять это возражение, сторонники концепции Halteria предложили даже интригующий эволюционный сценарий, по которому Strepsiptera произошли от предка, уже имеющего характерное для двукрылых строение птероторакса, и их обособление связано с гомейотической мутацией, приведшей к реверсии задне- и среднегруди. Возможен и третий вариант – сестринские отношения между

Strepsiptera и всеми прочими эндоптериготами, о чем свидетельствуют, в частности, некоторые личиночные признаки (Kristensen 1999). Впрочем, в самое последнее время наметился возврат к традиционным представлениям о родстве веерокрылых с жуками (Friedrich and Beutel 2010; Talavera and Vila 2011).

Сейчас нет оснований говорить о некоей более или менее общепринятой, консенсусной системе насекомых, и многообразие предложенных систем лишь немногим уступает числу занимающихся их изучением авторов. Один из рабочих вариантов системы насекомых можно найти на сайте Зоологического института РАН (<http://www.zin.ru/projects/zinsecta>) как «Таксономическое древо класса Insecta» (Рис. 6). Не ставя задачей более подробно останавливаться на вопросах системы и филогении отдельных отрядов и надотрядов насекомых, приведем лишь несколько примеров совсем недавних и

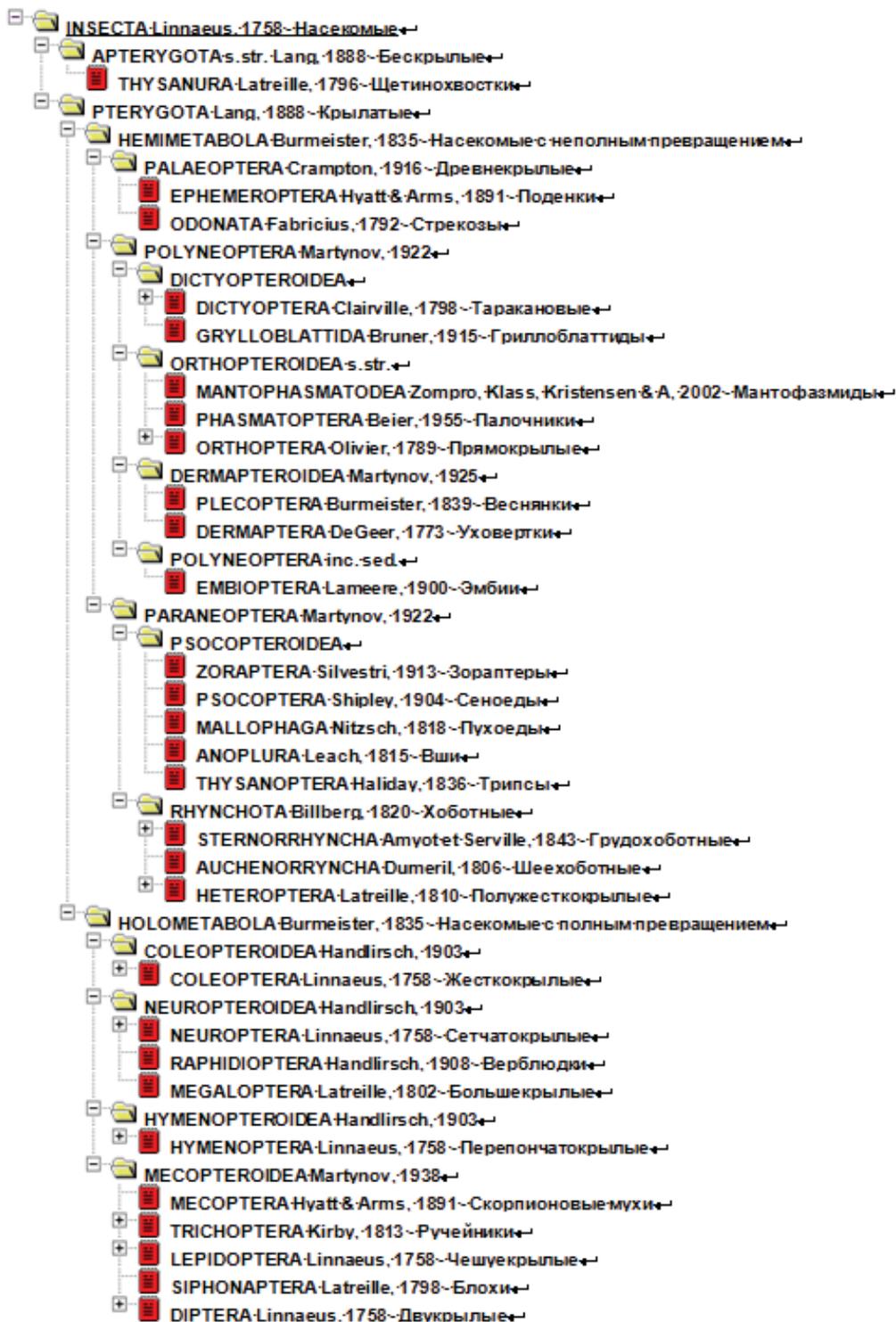


Рис. 6. Таксономическое древо класса насекомых (<http://www.zin.ru/zinsecta>).

Fig. 6. Taxonomic hierarchy of the class Insecta (<http://www.zin.ru/zinsecta>).

совершенно неожиданных находок в самых разных группах насекомых, которые свидетельствуют о том, что даже современное разнообразие таксонов высокого ранга выявлено далеко не полностью. Помимо уже упоминавшихся выше мантиофазматид, можно назвать живое ископаемое – жука *Sikhotealinia zhiltzovae* Lafer, 1996, описанного из Приморского края в особом семействе Sikhotealiniidae (Лафер 1996); позже выяснилось, что он относится к уже известному из юры семейству Jurodidae. Одного из самых мелких представителей молевидных чешуекрылых, принадлежащего очень архаичному семейству Catapterigidae (Acanthopteroctetidae), обнаружили в 1987 г. в горах Крымского полуострова (Загуляев и Синев 1988). Лишь в 2005 году были описаны Meguidae – семейство мельчайших (менее 1 мм) водных жуков из Южной Америки (Spangler and Steiner 2005). А что уж говорить о многочисленных ископаемых формах, как уже описанных, но недостаточно убедительно интерпретированных, так и ждущих своего исследования...

ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАСЕКОМЫХ

Одна из главных причин отсутствия согласия в представлениях о системе и филогении гексапод кроется в явлении, которое в свое время хорошо сформулировал выдающийся знаток систематики насекомых Х. Хинтон. Незадолго до своей смерти он писал: «Если эволюция какой-то группы животных хорошо изучена, обычно обнаруживается, что приобретение характерных для нее черт морфологии и образа жизни происходило постепенно и поступательно вплоть до определенной критической точки, когда в результате совершенствования и суммирования новоприобретенных она оказывалась способной к быстрой иррадиации в силу появившейся способности более полно использовать ресурсы окружающей среды либо способности осваивать ресурсы, ранее ей недоступные» (Hinton 1977; перевод автора). Такими критическими точками в эволюции насекомых после выхода их предков на сушу оказались становление полета и переход к развитию с полным превращением. Появление и совершенствование крылового аппарата позволило им в полной мере освоить воздушную среду, а «уход» наружных придатков крыльев под кутикулу облегчил передвижение преимагинальных стадий в плотных

субстратах, что дало начало дифференцированному и более полному использованию ресурсов среды личинками и имаго.

Вместе с тем, так называемые «ключевые инновации», возникая в ходе ранней эволюции той или иной группы, обычно сами по себе вовсе не являются непосредственным толчком к адаптивной радиации, которая в большинстве случаев может быть объяснена только уникальным сочетанием «разновозрастных» апоморфий. Большинство наиболее богатых видами групп насекомых обязаны своему эволюционному успеху не только набору апоморфий, приобретенных относительно недавно уже «на вершине» филогенетического древа, но в значительной мере и весьма древним приобретениям, таким как «гексаподная» кутикула, «птериготный» локомоторный аппарат или «эндоптериготный» метаморфоз (Kristensen 1999). Кроме того, совершенно очевидно, что многообразие новокрылых насекомых самым непосредственным образом связано с необычайно богатым и разнообразным ресурсом, который появился в результате интенсивной постмеловой радиации покрытосеменных растений, предоставивших им не только практически неисчерпаемый источник пищи, но и огромный выбор микробиотопов. Многочисленные растительноядные насекомые, в свою очередь, стали богатейшим пищевым ресурсом для целого сонма хищных и паразитических форм. В результате действительно выдающееся таксономическое разнообразие присуще не крылатым насекомым или эндоптериготам как таковым, а относительно небольшому числу их подчиненных групп, таких как стебельчатобрюхие перепончатокрылые, короткоусые двукрылые, дитризные чешуекрылые, или отдельные группы жесткокрылых (Рис. 7).

Все это ставит перед систематической энтомологией ряд проблем объективного характера, наиболее очевидной из которых является быстрая эволюция крылатых насекомых и их чрезвычайное как прошлое, так и современное разнообразие. Основные отряды эндоптеригот дифференцировались в относительно короткий промежуток времени, за который лишь немногие апоморфии аккумулировались в междоузлиях филогенетического древа. Быстрая дивергенция, отсутствие явственной дихотомии и мощная адаптивная радиация, а также многочисленные проявления гомоплазии, гетеробатмии и реверсии

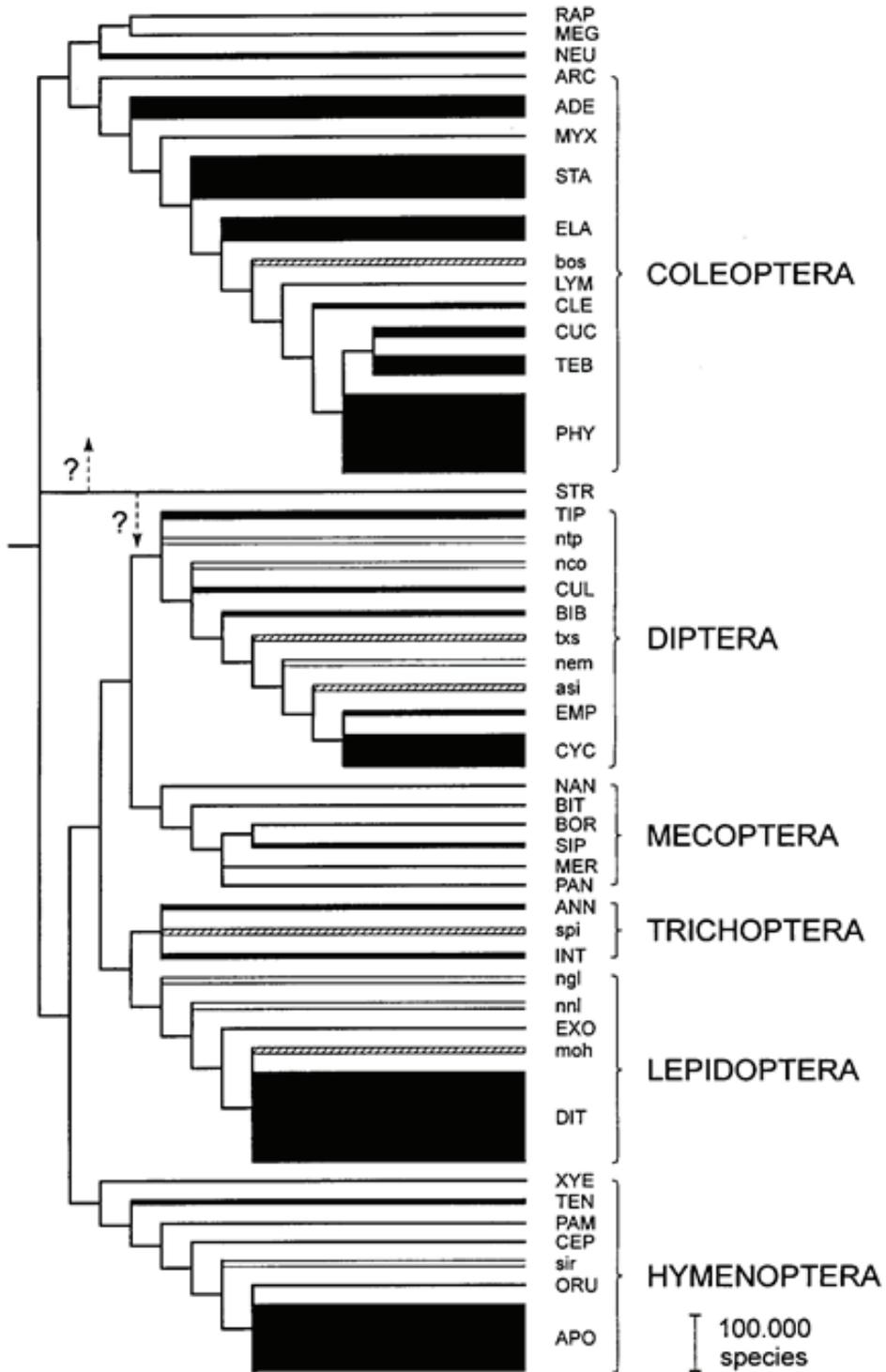


Рис. 7. Филогенетическое древо эндоптеригот (по: Kristensen, 1999).

Fig. 7. Phylogenetic tree of Endopterygota (after Kristensen, 1999).

существенно затрудняют задачу реконструкции филогении. Палеонтология, этот единственный источник прямых свидетельств эволюции живых организмов, не только дает ответы на некоторые сложные вопросы, но и порождает новые. Крайне неравное представительство отдельных групп насекомых в палеонтологической летописи, почти полное отсутствие в ней личиночных стадий (кроме водных), плохая сохранность на отпечатках и в инклюзах важных таксономических признаков, наконец, чисто тафономические причины, то создают впечатление полного континуума форм, то дают огромные, с трудом поддающиеся анализу hiatusы.

Субъективных проблем в систематике насекомых не меньше, если не больше, чем объективных. В ряде групп по-прежнему ощущается дефицит надежных, хорошо формализованных и сравнимых морфологических данных для репрезентативных выборок таксонов, и используемые в филогенетических построениях матрицы признаков нередко пестрят пробелами. Многие важные таксоны (и признаки), которые предполагаются базальными, еще не исследованы всесторонне, как морфологически, так и молекулярно-генетически.

В контексте рассмотрения субъективных проблем систематики нельзя не упомянуть и нередко декларируемое требование едва ли не зеркального отражения в системе группы ее филогении. Вместе с тем, система не может и не должна полностью соответствовать филогении; она лишь обязана не противоречить ей (Синев 2011). Любая система должна быть не только прогностичной, но и операционально удобной, что напрямую связано и с вопросом о рангах таксонов и их номенклатуре. Стремление к называнию каждой клады и введение большого числа промежуточных таксономических рангов, отказ от признания парафилетических таксонов ведут к неизбежной и регулярной смене названий высших таксонов, а ведь их номенклатура предназначена именно для того, чтобы обеспечить универсальный язык общения при обсуждении различных проблем изучения биологического разнообразия. В отсутствии таких важных свойств, как образность, удобство в применении и стабильность, видится причина того, что унифицированная номенклатура, предложенная российской палеонтологической школой (Родендорф 1977; Историческое развитие... 1980; Rasnitsyn and Quicke 2002) до сих пор так и не на-

шла широкого признания. Она содержит большое число высших категорий (подклассы, инфраклассы, когорты, надотряды и пр.) и слишком перегружена новыми названиями, совершенно непривычными даже для большинства специалистов. Сходная судьба и у другой унифицированной номенклатуры, относительно недавно предложенной Н.Ю. Клюге (1996, 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы энтомологической наукой получены важные и интересные результаты, однако наши представления о системе насекомых все еще в известной мере находятся в процессе становления. Для их развития необходимы, прежде всего, критический анализ и обобщение новых и уже накопленных данных, а также тщательный подбор, точное формулирование и надежная гомологизация признаков в рамках традиционного сравнительно-морфологического подхода (Kristensen 1981, 1999; Whiting 2003; Kukulová-Peck 2008). Другой важной задачей является использование современных технологий (конфокальная лазерная сканирующая микроскопия, микрорентгеновская томография, объемная компьютерная реконструкция и др.), на основе которых уже разработаны инновационные морфологические подходы, введены в оборот новые, дополнительные признаки и значительно усовершенствованы методы обработки данных.

Почти бескрайнее поле для дальнейших исследований по систематике насекомых предоставляет палеонтология. Изучение и осмысление огромного объема накопленного за последние годы ископаемого материала требует серьезных усилий многих высококвалифицированных специалистов, которые способны обеспечить его правильную интерпретацию, избежав поспешных и слабо аргументированных таксономических решений. Отдельной задачей является своего рода примирение двух систем высших таксонов насекомых, «палеонтологической» и «современной», которые долгие годы развивались относительно независимо и в отдельных своих частях существенно противоречат друг другу.

Первые результаты молекулярно-генетического анализа вызвали у некоторых исследователей, увидевших в нем едва ли не панацею при решении всех сложных вопросов, неоправданную эйфорию.

Однако теперь уже очевидно, что изучение последовательностей ДНК, ставшее в наши дни неотъемлемым атрибутом систематики и играющее важную роль в анализе биоразнообразия, никоим образом не должно рассматриваться как альтернатива классической морфологии для понимания родственных связей организмов (Wheeler 2004; Will and Rubinoff 2004).

Наиболее многообещающим представляется комплексный подход, базирующийся как на использовании широкого круга морфологических признаков, так и на тщательном анализе молекулярных данных, и сопровождающийся взаимной проверкой полученных результатов. Подобный подход требует объединения и координации усилий специалистов, работающих в области классической морфологии и молекулярной генетики, и все шире входит в практику филогенетических исследований (Wheeler et al. 2001; Beutel and Pohl 2006; Grimaldi 2010). Только эффективная кооперация между таксономистами, морфологами, эмбриологами, палеонтологами и молекулярными систематиками позволяет рассчитывать на разработку хорошо обоснованной филогенетической системы для класса насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу глубокую благодарность А.В. Горохову, А.Г. Кирейчуку, В.А. Лухтанову (Зоологический институт РАН), Н.Ю. Клоге (Санкт-Петербургский государственный университет), М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), М.В. Козлову (University of Turku, Finland) и Н.П. Кристенсену (N.P. Kristensen, Zoological Museum of Copenhagen University, Denmark) за плодотворные дискуссии и критические замечания в ходе подготовки настоящей статьи. Работа была частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 11-04-01119) и Программой Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г.Я. 1966–1980.** *Общая энтомология*. Издательство «Высшая школа», Москва. Изд. 1-е (1966), 496 с.; Изд. 2-е, дополненное (1971), 479 с.; Изд. 3-е, дополненное (1980), 416 с.
- Загуляев А.К. и Синева С.Ю. 1988.** Новое семейство низших чешуекрылых *Catapterigidae* fam. n. (Lepidoptera, Dasynophya). *Энтомологическое обозрение*, **67**(3): 593–601.
- Историческое развитие класса насекомых. 1980.** Издательство «Наука», Москва. 256 с. (*Труды Палеонтологического института АН СССР*, **178**).
- Клоге Н.Ю. 1996.** Мифы в систематике насекомых и принципы зоологической номенклатуры. *Энтомологическое обозрение*, **75**(4): 939–944.
- Клоге Н.Ю. 1999.** Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов. *Энтомологическое обозрение*, **78** (1): 224–243.
- Клоге Н.Ю. 2000.** *Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая систематика насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых*. Издательство «Лань», Санкт-Петербург. 336 с.
- Лафер Г.Ш. 1996.** Семейство Sikhotealiniidae. С. 390–396 в кн.: Лер П.А. (ред.). *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. Т. 3, ч. 3. Издательство «Дальнаука», Владивосток.
- Лухтанов В.А. и Кузнецова В.Г. 2010.** Что гены и хромосомы говорят о происхождении и эволюции насекомых и других членистоногих? *Генетика*, **46**(9): 1258–1265.
- Мартынов А.В. 1923.** О двух основных типах крыльев насекомых и их значении для общей классификации насекомых. *Труды I Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15-21 XII 1922 г.*: 88–89.
- Мартынов А.В. 1938.** Очерк геологической истории и филогении отрядов насекомых. Ч. 1. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera. *Труды Палеонтологического института АН СССР*, **7**(4): 5–149.
- Расницын А.П. 1980.** Происхождение и объем класса насекомых. С. 19–20 в кн.: *Историческое развитие класса насекомых*. 1980. Издательство «Наука», Москва. 256 с. (*Труды Палеонтологического института АН СССР*, **178**).
- Родендорф Б.Б. 1962.** *Основы палеонтологии. Членистоногие – трахейные и хелицеровые*. Издательство «Наука», Москва. 374 с.
- Родендорф Б.Б. 1977.** О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии. *Палеонтологический журнал*, (2): 14–22.
- Синева С.Ю. 2011.** О соотношении классических и новейших методов исследования в систематике насекомых. *Энтомологическое обозрение*, **90**(4): 821–832.
- Arillo A. and Engel M. S. 2006.** Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *American Museum Novitates*, **3539**: 1–10.
- Beutel R.G. and Gorb S.N. 2008.** Evolutionary scenarios for unusual attachment devices of Phasmatodea and Mantophasmatodea (Insecta). *Systematic Entomology*, **33**: 501–510.
- Beutel R.G. and Pohl H. 2006.** Endopterygote systematics – where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? *Systematic Entomology*, **31**: 202–219.

- Börner C. 1909.** Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insecten und ihre phylogenetische Bedeutung. *Archi- und Metapterygota. Zoologische Anzeiger*, **34**: 100–125.
- Boudreaux H.B. 1979.** *Arthropod Phylogeny with Special Reference to Insects*. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Büning J. 1998.** The ovariole: structure, type and phylogeny. Pp. 897–932 in: Harrison F.W. and Locke M. (Eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Wiley-Liss, New York.
- Cameron S.L., Barker S.C. and Whiting M.F. 2006.** Mitochondrial genomics and the new insect order Mantophasmatodea. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**: 274–279.
- Crowson R.A. 1981.** *The Biology of Coleoptera*. Academic Press, London. 802 p.
- Engel M.S. and Grimaldi D.A. 2000.** A winged *Zorotypus* in Myocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae), with discussion on relationships of and within the order. *Acta Geologica Hispanica*, **35**: 149–164.
- Friedrich F. and Beutel R.G. 2010.** Goodbye Halteria? The thoracic morphology of Endopterygota (Insecta) and its phylogenetic implications. *Cladistics*, **26**(6): 579–612.
- Grandcolas P. and D'Haese C. 2001.** The phylogeny of cockroach families: is the current molecular hypothesis robust? *Cladistics*, **17**: 48–55.
- Grimaldi D.A. 2001.** Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, **75**: 1152–1160.
- Grimaldi D.A. 2010.** 400 million years on six legs: on the origin and early evolution of Hexapoda. *Arthropod Structure & Development*, **39**: 191–203.
- Grimaldi D.A. and Engel M.S. 2005a.** Arthropods and the origin of insects. In: *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press. pp. 93–118.
- Grimaldi D.A. and Engel M.S. 2005b.** The Paraneopteran Orders. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press. pp. 261–330.
- Gullan P.J. 1999.** Why the taxon Homoptera does not exist. *Entomologica*, **33**: 101–104.
- Gullan P.J. and Cranston P. 2010.** Insect systematics: phylogeny and classification. In: *The Insects: an Outline of Entomology* (4th ed.). John Wiley and Sons. pp. 189–222.
- Haeckel E. 1866.** *Generale Morphologie der Organismen*. Berlin. Bd. 2. 574 S.
- Hennig W. 1969.** *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Waldemar Kramer & Co., Berlin. 436 S.
- Heymons R. 1901.** Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*, **33**: 1–244.
- Hinton H.E. 1977.** Enabling Mechanisms. *Proceedings of the XV International Congress of Entomology* (Washington, D.C.): 71–83.
- Hörschemeyer T. 1998.** Morphologie and Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. *Bonner Zoologische Monographien*, **43**: 1–126.
- Hörschemeyer T. 2002.** Phylogenetic significance of the wing-base of Holometabola (Insecta). *Zoologica Scripta*, **31**: 17–29.
- Hovmöller R., Rape T. and Källersjö M. 2002.** The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics*, **18**: 313–323.
- Hünefeld F. and Beutel R.G. 2005.** The sperm pumps of Strepsiptera and Antliophora (Hexapoda). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **43**: 297–306.
- Hwang U.W., Kim W., Tautz D. and Friedrich M. 1998.** Molecular phylogenetics at the Felsenstein Zone: Approaching the Strepsiptera problem using 18S and 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**: 470–480.
- Johnson K.P., Yoshizawa K. and Smith V.S. 2004.** Multiple origins of parasitism in lice. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **271**: 1771–1776.
- Kjer K.M. 2004.** Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology*, **53**: 506–514.
- Kjer K.M., Carle F.L., Litman J. and Ware J. 2006.** A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **64**: 35–44.
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P. and Adis J. 2002.** Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science*, **296**: 1456–1459.
- Krause A. and Wolff M. 1919.** Eine Uebersicht über die bisher aufgestellten fossilen und rezenten Insectenordnungen. *Archiv für Naturgeschichte, A*, **85** (1): 151–171.
- Kristensen N.P. 1981.** Phylogeny of insect orders. *Annual Revue of Entomology*, **26**: 135–157.
- Kristensen N.P. 1991.** Phylogeny of extant hexapods. Pp. 125–140 in: *The Insects of Australia*. 2nd ed., Vol. 1. Melbourne University Press, Carlton.
- Kristensen N.P. 1995.** Forty years' insect phylogenetic systematics. *Zoologische Beiträge (N.F.)*, **36**(1): 83–124.
- Kristensen N.P. 1999.** Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *European Journal of Entomology*, **96**: 237–253.
- Kukalová-Peck J. 1991.** Fossil history and the evolution of hexapod structures. Pp. 269–279 in: *The Insects of Australia*. 2nd ed., Vol. 1. Melbourne University Press, Carlton.
- Kukalová-Peck J. 2008.** Phylogeny of higher taxa in insects: Finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Evolutionary Biology*, **35**(1): 4–51.
- Kukalová-Peck J. and Lawrence J.F. 2004.** Use of hind wing characters in assessing relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages. *European Journal of Entomology*, **101**: 95–144.

- Kuznetsova V.G., Nokkala S. and Shcherbakov D.E. 2002. Karyotype, reproductive organs, and pattern of gametogenesis in *Zorotypus hubbardi* Caudell (Insecta: Zoraptera, Zorotypidae), with discussion on relationships of the order. *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 1047–1054.
- Lang A. 1888. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*. Gustav Fisher Verlag, Jena. 1197 S.
- Lo N., Tokuda G., Watanabe H., Rose H., Slaytor M., Maekawa K., Bandi C. and Noda H. 2000. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Current Biology*, **10**(13): 801–804.
- Mallatt J. and Giribet G. 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**: 772–794.
- Matsuda R. 1981. The origin of insect wings (Arthropoda: Insecta). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, **10**(5–6): 387–398.
- Meusemann K., von Reumont B.M., Simon S., Roeding F., Strauss S., Kück P., Ebersberger I., Walz M., Pass G., Breuers S., Achter V., von Haeseler A., Burmester Th., Hadrys H., Wägele J.W. and Misof B. 2010. A phylogenomic approach to resolve the Arthropod Tree of Life. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(11): 2451–2464.
- Misof B., Niehuis O., Bischoff I., Rickert A., Erpenbeck D. and Staniczek A. 2007. Towards an 18S phylogeny of hexapods: accounting for group-specific character covariance in optimized mixed nucleotide/doublet models. *Zoology (Jena)*, **110**: 409–429.
- Nardi F., Spinsanti G., Boore J.L., Carapelli A., Dallai R. and Frati F. 2003. Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic? *Science*, **299**(5614): 1887–1889.
- Odgen T.H. and Whiting M.F. 2003. The problem with “the Palaeoptera Problem:” sense and sensitivity. *Cladistics*, **19**: 432–442.
- Rasnitsyn A.P. 1998. On the taxonomic position of the insect order Zorotypida = Zoraptera. *Zoologische Anzeiger*, **237**: 185–194.
- Rasnitsyn A.P. and Quicke D.L.J. (eds). 2002. *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. xii+517 p.
- Regier J.C., Shultz J.W. and Kambic R.E. 2004. Phylogeny of basal hexapod lineages and estimates of divergence times. *Annals of the Entomological Society of America*, **97**: 411–419.
- Regier J.C., Shultz J.W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetzer R., Martin L.W. and Cunningham C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein coding sequences. *Nature*, **463**: 1079–1083.
- Remington C.L. 1955. The “Apterygota”. *Collected Papers of the Osborn Zoological Laboratory, Yale University*, **29**: 495–505.
- Ross H.H. 1965. *A Textbook of Entomology*. 3rd ed. John Wiley and Sons, New York.
- Schwanwitsch B.N. 1943. Subdivision of Insecta Pterygota into subordinate groups. *Nature (London)*, **152**: 727–728.
- Schwanwitsch B.N. 1958. Alary musculature as a basis of the system of pterygote orders. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology*, **1**: 605–610.
- Sharov A.G. 1966. *Basic Arthropodan stock with special reference to insects*. Pergamon Press, New York. 272 p.
- Simon S., Strauss S., von Haeseler A. and Hadrys H. 2009. A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergence. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(12): 2719–2730.
- Snodgrass R.E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. Cornell University Press, Ithaca.
- Sorensen J.T., Campbell B.C., Gill R.J. and Steffen-Campbell J.D. 1995. Non-monophyly of Auchenorrhyncha (“Homoptera”), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications with pre-Heteropteroidea Hemiptera (s. l.) and a proposal for new monophyletic suborders. *Pan-Pacific Entomologist*, **71**(1): 31–60.
- Spangler P.J. and Steiner W.E. (Jr.). 2005. A new aquatic beetle family, Meruidae, from Venezuela (Coleoptera: Adephaga). *Systematic Entomology*, **30**: 339–357.
- Talavera G. and Vila R. 2011. What is the phylogenetic signal limit from mitogenomes? The reconciliation between mitochondrial and nuclear data in the Insecta class phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, **11**: 315.
- Terry M.D. 2003. *Phylogeny of the polyneopterous insects with emphasis on Plecoptera: molecular and morphological evidence*. A PhD dissertation. Department of Integrative Biology, Brigham Young University. 118 p.
- Terry M.D. and Whiting M.F. 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, **21**: 240–257.
- von Dohlen C.D. and Moran N.A. 1995. Molecular phylogeny of the Homoptera, a paraphyletic taxon. *Journal of Molecular Evolution*, **41**(2): 211–223.
- von Reumont B.M., Meusemann K., Szucsich N.U., Dell’Ampio E., Gowri-Shankar V., Bartel D., Simon S., Letsch H.O., Stocsits R.R., Luan Yun-xia, Wägele J.W., Pass G., Hadrys H. and Misof B. 2009. Can comprehensive background knowledge be incorporated into substitution models to improve phylogenetic analyses? A case study on major arthropod relationships. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 119.
- Wheeler Q.D. 2004. Taxonomic triade and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, **359**: 571–583.
- Wheeler W.C., Whiting M.F., Wheeler Q.D. and Carpenter J.M. 2001. The phylogeny of extant insect orders. *Cladistics*, **17**: 113–169.

- Whiting M.F. 2002.** Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zoologica Scripta*, **31**: 93–104.
- Whiting M.F. 2003.** Phylogeny of the holometabolous insects. The most successful group of terrestrial organisms. P. 345–364 in: Cracraft J. and Donghue M. (eds). *Assembling the Tree of Life*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Whiting M.F. and Wheeler W.C. 1994.** Insect homeotic transformation. *Nature* (London), **368**: 696.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D. and Wheeler W.C. 1997.** The Strepsiptera problem: Phylogeny of the Holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **46**: 1–68.
- Will K.W. and Rubinoff D. 2004.** Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics*, **20**: 47–55.
- Yeates D.K., Meier R., and Wiegmann B.M. 2003.** Phylogeny of true flies (Diptera): a 250 million year old success story in terrestrial diversification. *Entomologische Abhandlungen*, **61**: 170–172.
- Yoshizawa K. 2007.** The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera and Embiodea from the wing base. *Systematic Entomology*, **32**: 197–204.
- Yoshizawa K. and Johnson K.P. 2005.** Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): phylogenetic position and molecular evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**: 253–269.
- Yoshizawa K. and Saigusa T. 2001.** Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta : Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Systematic Entomology*, **26**(1): 1–13.
- Zhang J., Zhou C., Gai Y., Song D. and Zhou K. 2008.** The complete mitochondrial genome of *Parafronurus youi* (Insects: Ephemeroptera) and phylogenetic position of the Ephemeroptera. *Gene*, **424**: 18–24.
- Zrzavý J. and Štys P. 1997.** The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *Journal of Evolutionary Biology*, **10**: 353–367.