

ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Биологический учебно-научный центр ВГУ «Веневитиново»

УПРАВЛЕНИЕ ПО ОХРАНЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ
АДМИНИСТРАЦИИ Г. ВОРОНЕЖА

**II ВСЕРОССИЙСКИЙ СИМПОЗИУМ
ПО АМФИБИОТИЧЕСКИМ И ВОДНЫМ
НАСЕКОМЫМ**

**ФАУНА, ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ,
МОРФОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
АМФИБИОТИЧЕСКИХ И ВОДНЫХ
НАСЕКОМЫХ РОССИИ**

Воронеж 2004

Редакционная коллегия:

**В.Б. Голуб (главный редактор), В.М. Гончарук, А.А. Прокин,
Н.И. Простаков (зам. главного редактора),
А.Е. Силина (ответственный редактор)**

**Рецензент: д-р биол. наук В.А. Кривохатский
(Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург)**

Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России: Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2004. – 284 с.

ISBN 5-9273-0542-3

Сборник включает материалы докладов, представленных на II Всероссийском симпозиуме по амфибиотическим и водным насекомым России, состоявшемся в г. Воронеже 15–17 сентября 2003 г.

В статьях обсуждаются вопросы филогении, морфологии, поведения, экологии и зоогеографии ряда групп насекомых: Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Diptera, Coleoptera, Heteroptera и др., а также водяных клещей (Hydracarina).

Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России

Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым

Дизайн обложки,
компьютерная верстка: *В.М. Гончарук*

Лицензия ИД № 00437 от 10.11.99

Формат 60x84^{1/16}
Бумага офсетная. Объем 17,75 п.л.
Тираж 120. Заказ № 172

Отпечатано в типографии ВГУ с готового оригинала-макета
394000, г. Воронеж, ул. Пушкинская, 3

© Воронежский государственный университет, биологический учебно-научный центр ВГУ «Веневитиново», 2004

© Управление по охране окружающей среды
Администрации г. Воронежа, 2004

ISBN 5-9273-0542-3

© Воронежский государственный университет, 2004

Miyamoto S. Hemiptera. In: Kawai, T. ed. An Illustrated Book of Aquatic Insects of Japan. – 1985. – С. 149 – 161.

Miyamoto S., Hayashi M. New Records of Aquatic Heteroptera from Japan // Jpn. J. Syst. Ent., Vol. 4. No. 2. – 1998. – P. 321 – 323.

Usui T. & M. Hayashi Some aquatic Heteropterans new to Saitama Prefecture, Central Honshu // Yugesaki, Saitama, (87). (1998) – P. 2517 (In Japanese).

Zimmermann M. Population structure, life cycle and habitat of the pondweed bug *Mesovelia furcata* (Heteroptera, Mesoveliidae) // Revue Suisse de Zoologie, V. 91, N. 4. – 1984. – P. 1017 – 1035.

Н.Ю. Клюге

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ ИЗ ОБЛАСТИ ОБЩЕЙ
ЭНТОМОЛОГИИ, ВОЗНИКШИЕ В ПРОЦЕССЕ
ПОДГОТОВКИ К ПЕЧАТИ МОНОГРАФИИ
«PHYLOGENETIC SYSTEM OF EPHEMEROPTERA»

Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург

Книга «Phylogenetic System of Ephemeroptera» в настоящее время подготовлена к печати для издательства «Kluwer Academic Publishers». Это ревизия всех таксонов поденок мировой фауны выше видового ранга, за исключением баэтид и лептофлебиид, и первая работа, написанная в последовательно безранговой форме с использованием безранговых номенклатур – иерархической и объемной. Подробно принципы этих номенклатур обсуждаются в книге «Современная систематика насекомых» (Клюге, 2000).

В данном сообщении обсуждаются три соображения, представляющие общеэнтомологический интерес и еще не опубликованные. Первое из них относится к общему строению насекомых, а два других – к терминологии.

1. Исходное строение вершины брюшка насекомых

Брюшко насекомых состоит из 10 сегментов, а не из 11, как считал Снодграсс (Snodgrass, 1935); одиннадцатого сегмента у насекомых, по всей видимости, никогда не было. Многие авторы вслед за Снодграссом считают, что церки являются конечностями вестигиального одиннадцатого сегмента; в действительности это придатки тергита десятого сегмента. Такая интерпретация была обоснована мной в книге «Современная систематика насекомых» (Клюге, 2000). Там же

помещена схема исходного строения вершины брюшка насекомого (Клюге, 2000: рис. 42). На этой схеме показано, что церки отходят от тела позади десятого тергита, и мышцы от них идут к десятому тергиту. Такое строение, действительно, обычно для насекомых, но сейчас мне представляется, что наиболее примитивным является несколько иное строение.

Применительно к поденкам и щетинохвосткам церки и парацерки принято называть общим термином «хвостовые нити», или «каудальные филаменты». Этот термин неудачен, поскольку, во-первых, это не нити, а выросты тела со своим внутренним строением; во-вторых, они похожи на длинные тонкие нити у самцов имаго поденок, но у некоторых личинок поденок их трудно назвать нитевидными; в-третьих, этот термин нельзя распространить на других насекомых, у которых церки бывают совсем не нитевидными (например, клещи ухверток). Предлагается новый термин – каудалии (единственное число – каудалия, женского рода); по-латыни это термин мужского рода – *caudalius*, во множественном числе – *caudalii*.

Наиболее примитивное строение каудалий имеется у большинства поденок; его легче рассмотреть на личинке, поскольку на брюшке личинок четко дифференцированы склериты и мембраны; у имаго строение десятого сегмента брюшка сходно с личиночным, но склеротизация менее ясно выражена. Дорсальная стенка десятого сегмента образована десятым тергитом, который в своей передней части распространяется в вентральном направлении. Вентральная стенка десятого сегмента образована парой парапроктов. Задняя стенка десятого сегмента (и всего тела насекомого) образована цельным поперечным склеритом, от которого назад неподвижно отходят три каудалии. Всю эту единую склеротизованную конструкцию предлагается называть трикаудальный склерит (*tricaudale*), а ее основание, составляющее заднюю стенку сегмента – базитрикаудальный склерит (*basitricaudale*). Задне-латеральные углы парапроктов вытянуты в дорсальном направлении, так что охватывают с боков базитрикаудале с основаниями церков. Эту задне-латеральную область парапрокта, примыкающую латерально к основанию церка, предлагается называть церкотрактор. Церкотрактор бывает отделен от остальной части парапрокта либо неясным вдавлением, либо хорошо выраженным швом. Поскольку мембрана между церкотрактором и латеральным краем основания церка узкая, движение церкотрактора вызывает движение церка. Базитрикаудальный склерит разделен парой дорсовентральных швов на три доли, каждая из которых несет каудалию; каждый такой шов представляет собой борозду на наружной поверхности и соответствующий гребень на внутренней стороне кутикулы, без прерывания склеротизации. Так что трикаудале, будучи цельным

склеритом, имеет две линии сгиба, благодаря которым церки могут сдвигаться и раздвигаться (но не могут совершать иных движений). К этим швам подходят мышцы, начинающиеся от десятого тергита и служащие для сдвигания церков. Раздвигание церков осуществляется мышцами, идущими от десятого тергита к церкотракторам. Следует обратить внимание на то, что здесь вообще нет специальных церкальных мышц: мышцы, сдвигающие церки, являются продольными дорсальными медиальными туловищными мышцами, а мышцы, раздвигающие церки – дорсовентральными латеральными туловищными мышцами; обе группы мышц исходно присутствуют в каждом сегменте членистоногого. Такое отсутствие специальных церкальных мышц нельзя объяснить их ненужностью. Наоборот, именно у поденок движение церков жизненно важно: у личинок имеется исходная для Ephemeroptera плавательная специализация, при которой для успешного плавания необходимо держать церки полуразведенными и удерживать их в таком положении мышечным напряжением; самцы имаго используют церки в брачном полете при пассивном парашютировании, для чего церки должны с силой удерживаться в разведенном положении. Помимо названных мышц, каждая каудалия имеет бази-базальную мышцу, направленную дорсовентрально и соединяющую дорсальный и вентральный края ее основания; эта мышца выгнута в полость тела. Поскольку основание каудалии круглое и жесткое, сокращение бази-базальной мышцы не может ни к чему привести. Бази-базальные мышцы развиты не только в крупных каудалиях, но и в маленьком вестигии парацерка у «двуххвостых» поденок. Помимо поденок, бази-базальные мышцы имеются у щетинохвосток, но отсутствуют, по-видимому, у всех *Metapterygota*.

В трех таксонах поденок – *Geminovenata*, *Fossoriae* и *Caenotergaliae* – возникло иное строение десятого сегмента брюшка: задние углы десятого тергита продолжают вентрально и назад так, что обходят с боков основания церков и соединяются с ними на вентральной стороне, образуя здесь пару терго-церкальных мышечелков; в результате этого тергит отделяет церкотрактор от парапрокта; церкотрактор имеет полулунную форму, а иногда совсем прирастает к латеральному краю основания церка. В последнем случае мышца, исходно идущая от тергита к церкотрактору, оказывается идущей от тергита непосредственно к церку, то есть превращается в специальную церкальную мышцу. Причина единого строения десятого сегмента в этих трех группах поденок неясна. Если между *Fossoriae* и *Caenotergaliae* можно предположить сестринское родство, то родство с ними *Geminovenata* исключено; так что описанное ниже строение возникло независимо два или три раза. Для *Geminovenata* и многих *Fossoriae* характерно особое брачное поведение имаго: самец имаго, будучи

короткоживущим, летает не вверх-вниз, а горизонтально-зигзагообразно, тормозя до предела раздвинутыми церками, и имеет необычайно мощно развитые раздвигатели церков. Однако такое же строение десятого сегмента брюшка имеют и другие *Fossoriae* (например, всем известная *Ephemer*), а также все *Caenotergaliae*, которые роятся обычным образом.

Вывод о том, что именно поденки имеют наиболее примитивное строение каудалий, выглядит парадоксальным, поскольку, казалось бы, наиболее примитивное строение следует искать у первичнобескрылых – щетинохвосток и двуххвосток.

Исследованные мной представители *Zygentoma* имеют следующие отличия от поденок. Продольные дорсальные мышцы, подходящие к базитрикаудале и сдвигающие церки, начинаются не от десятого тергита, а от впереди лежащих тергитов (что лишь подтверждает вывод о природе этих мышц). Имеются специальные терго-церкальные мышцы, раздвигающие церки, хотя десятый тергит имеет обычную форму и не образует вентральных терго-церкальных мышечелков. Каждый церк имеет на латеральной стороне вблизи основания красивый склеротизованный крючок, который можно зацепить за валик, окаймляющий задний край десятого тергита, и тогда церки удерживаются в предельно раздвинутом положении без дальнейшего мышечного напряжения. Можно предположить, что крючок возник на месте поперечного шва, который исходно отделял церкотрактор от церка; тогда становится понятным и как возникла терго-церкальная мышца, и почему крючок образовался точно напротив краевого валика тергита.

У *Microcoryphia* трикаудале вместе с парацерком и церками утратил гибкость и неподвижно слился с парапроктами, так что никакие движения церков невозможны, и весь хвостовой отдел может лишь двигаться как единое целое по отношению к десятому тергиту (именно это и породило в свое время версию об одиннадцатисегментном брюшке, где десятый тергит принимали за весь десятый сегмент, а слитный хвостовой отдел – за одиннадцатый сегмент). Такая неподвижность церков – уникальная особенность *Microcoryphia*; при любой интерпретации строения брюшка ее следует считать апоморфией, что служит одним из подтверждений необоснованности попыток представить строение *Microcoryphia* как наиболее примитивное среди *Amyocerata*.

У *Diplura* строение десятого сегмента резко отличается от поденок и щетинохвосток: имеется цельный кольцевидный десятый тергит и пара подвижных церков, тогда как парапрокты и трикаудальный склерит совершенно отсутствуют.

2. Термины «рудимент» и «вестигий»

В английском языке нет слова «зачаток», поэтому в англоязычной литературе вместо него употребляется либо немецкое «Anlage», либо латинское «rudiment». Иногда это же слово «rudiment» употребляют и для обозначения вторично уменьшенных органов. В русскоязычной литературе принято употреблять слово «рудимент» только для обозначения органов, уменьшенных (редуцированных) в ходе эволюции. Раньше я считал, что слово «рудимент» родственно слову «редукция», поскольку в некоторых словах встречается подобное чередование букв в корне. Однако в данном случае это не так: латинское слово «reductio» (от «re-ducere») означает восстановление или возвращение, тогда как латинское слово «rudimentum» означает начало или зачаток; однокоренное слово «rudis» означает юный, необработанный, грубый, неученый (отсюда «studium») – просвещать, и образованное от него слово «рудит»). Таким образом, слово «рудимент» должно означать только «зачаток», то есть орган в начале его развития, но не вторично уменьшенный орган.

Орган, уменьшенный в ходе эволюции, в англоязычной литературе принято называть «vestige» от латинского «vestigium» – след, подошва. В отличие от русского слова «след», которое всегда ассоциируется только с отпечатком, в классическом латинском языке это же слово использовалось и как «остаток»: *vestigia urbis* – развалины города.

Не следует рассчитывать на то, что в русском тексте можно пользоваться одними латинскими терминами, а в английском другими: при переводе текста с одного языка на другой латинские термины обычно просто транслитерируют, что может приводить к недоразумениям.

В некоторых случаях следует четко различать понятия «зачаток» и «остаток». Можно привести следующие примеры.

У личинок насекомых имеются зачатки крыльев, по строению принципиально отличающиеся от крыльев имаго; у некоторых насекомых (например, у короткокрылых веснянок) во взрослом состоянии имеются маленькие нефункционирующие придатки – остатки крыльев, не имеющие ничего общего с личиночными зачатками; у личинок этих насекомых имеются зачатки остатков крыльев.

У других насекомых (например, у некоторых двукрылых поденок) задние крылья у имаго утрачены без всяких остатков, но у личинки на месте зачатков задних крыльев имеются сосочковидные отростки, такие маленькие и узкие, что внутри них ничего развиться не может; так что эти отростки – не зачатки задних крыльев, а остатки зачатков.

У взрослых гриллоблаттид и некоторых бескрылых уховерток на средне- и заднегруди имеются боковые выступы, которые, по-видимому, являются остатками личиночных крыловых зачатков (но не остатками

имагинальных крыльев!), развитыми не на личиночной, а на имагинальной стадии; это утверждение не очевидно, и его следует обсуждать, пользуясь ясной терминологией.

Если в вышеприведенных примерах перевести «зачатки остатков» и «остатки зачатков» как «рудименты рудиментов», будет ничего не понятно.

Вероятно, следует, по примеру английского языка, использовать в русском языке термин «вестигий» и прилагательное «вестигиальный» для обозначения остаточного органа. В свою очередь, вестигии (остатки в эволюционном смысле) не следует путать с остатками в онтогенетическом смысле, например, с остатками крыльев, получающимися после отламывания крыльев у термитов.

3. Термины «плезион» и «плезиоморфон»

До последнего момента в моем тексте таксоны, характеризующиеся только плезиоморфиями, назывались плезионами. Однако Janice G. Peters в своем письме обратила мое внимание на то, что этот термин имеет неоднозначное употребление, и помогла найти первоисточник.

Термин «плезион» был впервые введен в употребление в статье Patterson & Rosen (1977). Эти авторы, занимаясь изучением ископаемых рыб, встали перед проблемой, как включить в существующую ранговую классификацию рыб многочисленные ископаемые формы, не увеличивая числа рангов и не меняя ранги современных таксонов. По мнению этих авторов, филогенетическое древо можно отразить в классификации двумя способами: (1) в виде иерархического соподчинения таксонов, соответствующего ветвлению древа (это общепризнанный линнеевский, он же хенниговский способ); (2) в виде последовательности перечисления таксонов, соответствующей последовательности отхождения ветвей в гребневидном древе (это несколько напоминает ламарковскую лестницу существ). Они предложили использовать оба способа в одной классификации; для того, чтобы отличать таксоны иерархически соподчиненные от таксонов перечисленных, перед каждым перечисленным таксоном ставится слово «плезион». Термин «плезион» означает, что данный таксон является сестринским для всех таксонов, перечисленных после него, вместе взятых. При этом плезион может быть чем угодно: он может иметь любой формальный ранг (служащий здесь только для целей номенклатуры, но не систематики) или не иметь ранга; может быть видом или надвидовым таксоном; может быть сборным или голофилетическим. В частности, в этой статье одним из плезионов является крупный вымерший таксон *Ichthyodectiformes*, доказательству голофилии которого главным образом и посвящена статья.

По моему мнению, предложенный прием классификации с использованием плезионов не является удачным и не решает проблему. Однако его авторы считают его зачем-то нужным. Они проявили корректность, введя новый способ классификации без нарушения принципов традиционной классификации и номенклатуры. Термин «плезион» следует оставить в его первоначальном значении, чтобы его могли использовать те, кто считает данный прием целесообразным. В связи с этим нельзя использовать термин «плезион» для таксонов, характеризующихся только плезиоморфиями. Для них предлагается новый термин – «плезиоморфон».

«Плезиоморфон» – важнейший термин систематики: в классификациях всех групп живых организмов сосуществуют плезиоморфоны и голофилетические таксоны, и их следует ясно различать: голофилетический таксон, будучи однажды правильно установлен, сохраняется навсегда, переходя из классификации в классификацию, а плезиоморфон, даже будучи абсолютно правильно установлен, при последующих изменениях классификации уничтожается, если удастся доказать его парафилию; у голофилетического таксона есть те или иные естественные свойства, интересующие биолога, а у плезиоморфона их быть не может. Нельзя, например, оперировать родами как равноценными единицами, если среди этих родов есть и голофилетические таксоны, и плезиоморфоны. Многие несуразности, встречающиеся в биологических работах, объясняются тем, что до сих пор не было корректного термина, обозначающего столь важное понятие.

Литература

Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнообескрылых и древнекрылых. – С.-Петербург: «Лань». – 2000. – 336 с.

Patterson C. & Rosen D.E. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 158 (2). – 1977. – P. 85 – 172.

Snodgrass R.E. Principles of insect morphology. – New York, 1935. – 667 pp.