



**Н.Ю. Клюге**

**СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ  
И ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА**

В двух томах

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2020

**Н.Ю. Клюге**

**СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ  
И ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА**

Том 1

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2020

УДК 595:575.86  
ББК 28.02+28.691  
К52

К52 **Клюге Н.Ю.**

Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса. В 2 т. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2020. Том 1. I–IV + 1–509 + I–V с.

N.J. Kluge. Insect systematics and principles of cladoendesis. In 2 volumes. Moscow: KMK Scientific Press. 2020. Vol. 1. I–IV + 1–509 + I–V p.

В книге рассматриваются систематическое положение и общая система членистоногих, общая система многоножек и систематика насекомых с подробностью до таксонов, которым принято придавать ранги отрядов и подотрядов. При этом обсуждаются все аргументированные гипотезы о филогенетических взаимоотношениях этих таксонов — т.е. гипотезы, основанные на верных или ошибочных интерпретациях реально существующих признаков; сопоставляются классификации, основанные как на разных филогенетических гипотезах, так и на разных принципах систематики.

Такой критический анализ системы насекомых стал возможным благодаря разработанному автором принципу кладоэндезиса, который представляет собой метод анализа филогении путем построения классификации, где каждой филогенетической ветви соответствует голофилетический таксон, а каждой неразрешенной области филогенетического древа соответствует плезиоморфон, и признаки всех таксонов формулируются как иерархически взаимосвязанные. Здесь нет формальных рангов (таких, как класс или род); благодаря разработанным автором принципам номенклатуры (базирующимся на Международном кодексе зоологической номенклатуры и на сложившихся традициях) каждый таксон снабжен собственным неповторяющимся названием, что облегчает обсуждение его характеристик, статуса и систематического положения. Первая глава книги, посвященная общим вопросам реконструирования филогении, построения классификации и принципам номенклатуры биологических таксонов, представляет интерес для широкого круга биологов. В ней, в частности, объясняется, в чем состоит противоречие между широко используемыми матричными методами филогенетического анализа и теорией эволюции.

В книге использованы оригинальные данные автора по морфологии и метаморфозу насекомых, некоторые из которых публикуются впервые.

Книга рассчитана как на исследователей, работающих в области систематики членистоногих, так и на преподавателей высших учебных заведений, аспирантов и студентов, изучающих энтомологию и зоологию. Эта книга может быть использована также людьми, не имеющими специального образования, поскольку читатель сможет найти в ней определения и объяснения всех упоминаемых терминов и понятий.

This book considers systematic position and general system of arthropods, general system of myriapods and systematics of insects detailed up to the taxa which are usually accepted in ranks of orders and suborders. With this, here are discussed all argued hypotheses about phylogenetic relationships of these taxa — i.e., hypotheses based on correct or erroneous interpretations of really existent characters; classifications based of various phylogenetic hypotheses and on various principles of systematics are compared.

Such critical analysis of insect system became possible thanks to the elaborated by the author principle of cladoendesis, which represent a method of phylogenetic analysis by means of building a classification, in which each phylogenetic branch is represented by a holophyletic taxon, and each non-resolved portion of phylogenetic tree is represented by a plesiomorphon, and characters of all taxa are formulated as hierarchically interconnected. Formal ranks (such as class or genus) are not used here; thanks to the nomenclatural principles elaborated by the author and based on the International Code of Zoological Nomenclature and existent traditions, each taxon is supplied with its own non-repeatable name, that makes easier discussion of its characteristics, status and systematic position. The first chapter of the book, devoted to the general principles of phylogeny analysis, constructing a classification, and the principles of nomenclature of biological taxa, is of interest to a wide range of biologists. It, in particular, explains what the contradiction between the widely used matrix methods of phylogenetic analysis and the theory of evolution consists of.

The book uses the author's original data on the morphology and metamorphosis of insects, some of which are published for the first time.

The book is intended both for researchers working in the field of arthropod taxonomy, and for teachers of higher educational institutions, graduate students and students studying entomology and zoology. This book can also be used by people who do not have a special education, because the reader can find definitions and explanations of all the mentioned terms and concepts in it.

*Клюге Никита Юлиевич* —

профессор кафедры энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета

ISBN 978-5-907213-70-8  
978-5-907213-71-5 (1)

© Н.Ю. Клюге, текст, иллюстрации, 2020  
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2020

## ОТ ИЗДАТЕЛЯ

Насекомые столь разнообразны, что первое чувство энтомолога — восхищение этим изобилием форм и таксонов. Поэтому описание многообразия насекомых — это весомая часть общей энтомологии как науки. Недаром в многотомной серии «Фауна России» (ранее — «Фауна СССР») наибольшее число томов посвящено именно насекомым. Отдельные подсерии посвящены жукам (жесткокрылым), молям и бабочкам (чешуекрылым), комарам и мухам (двукрылым), перепончатокрылым, прямокрылым, ручейникам и другим. Всего в мире известно значительно более одного миллиона видов насекомых, и даже пересчитать и тем более перечислить их — большая проблема.

Предлагаемая читателю книга — один из вариантов общего руководства по систематике насекомых. Взгляды автора глубоко оригинальны, а его репутация в научном и преподавательском сообществе высока и не подвергается сомнению; поэтому издательство сочло возможным воздержаться от обычной процедуры рецензирования и редактирования этой совсем не стандартной рукописи.

Новое обстоятельное руководство может служить учебным пособием для студентов-энтомологов, обучающихся в первую очередь в высших учебных заведениях фундаментального профиля. В настоящее время кафедры энтомологии представлены в Московском и Санкт-Петербургском университетах, а также в сельскохозяйственном вузе — РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева (там она ранее называлась кафедрой сельскохозяйственной энтомологии). Энтомологические кафедры, существовавшие ранее в некоторых университетах (например, в Пермском в послевоенные годы) и в специализированных вузах аграрного и лесного профиля, в основном слиты с другими кафедрами близкого направления, от зоологии беспозвоночных до защиты растений. Так, в Московском государственном университете леса в Мытищах соответствующее подразделение ныне называется «Лесоводство, экология и защита леса».

Энтомологию как курс лекций не преподают всем студентам биологических специальностей. Традиционно, студенты-биологи изучают энтомологию в усеченном виде, в первую очередь в рамках общефакультетских курсов зоологии беспозвоночных. В полном объеме энтомологию, как правило, представляют в рамках кафедральных спецкурсов.

Издателю, выпускнику кафедры энтомологии МГУ им. М.В. Ломоносова, отрадно видеть новое учебное пособие на русском языке, а не перевод английского или немецкого руководства. В целом, русскоязычные энтомологические учебники и руководства немногочисленны, и не все из них пригодны для вузов широкого профиля. Несколько изданий претерпел фундаментальный «Курс энтомологии теоретической и прикладной» Н.А. Холодковского (4-е изд. в 3 тт., 1927–1931; в настоящее время в интернете предлагают репринтные издания этого курса, отпечатанные на заказ — print on demand). Не потерял своего значения «Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомого» Б.Н. Шванвича (1949), который до сих пор используют в вузовском преподавании, по крайней мере у нас в МГУ. Среди более поздних учебников можно назвать «Общую энтомологию» Г.Я. Бей-Биенко (3-е изд., 1980, также есть репринтные издания) и «Курс общей энтомологии» Ю.А. Захваткина (4-е изд., 2015), ориентированные на сельскохозяйственных энтомологов. Есть также переводное издание «Энтомология» американских авторов Г. Росса, Ч. Росса и Д. Росса (1985). Большие, но все-таки недостаточные разделы по насекомым есть во всех руководствах и учебниках по зоологии беспозвоночных, начиная от постоянно переиздаваемого (теперь уже в качестве постыдных репринтов издания 1981 года) учебника В.А. Догеля и заканчивая фундаментальным руководством В. Вестхайде и Р. Ригера (2008). Пожалуй, этим исчерпываются общеэнтомологические курсы, если не рассматривать специализированные учебники и руководства по физиологии, эмбриологии, палеонтологии, экологии и другим аспектам изучения насекомых.

Поэтому надеюсь, что работа Н.Ю. Ключе, несмотря на ее оригинальность и даже «чуждинку» (в хорошем смысле этого слова) будет востребована не только научным сообществом, но и в вузовском образовании. Не уверен, что номенклатурные новшества и вообще система высших таксонов, предлагаемые автором, и даже само понятие кладоэндезиса, в дальнейшем укрепятся в научном сообществе. Все-таки основа книги — характеристики таксонов насекомых, в первую очередь отрядов, снабженные множеством иллюстраций, преимущественно оригинальных, авторских. Обширны и обстоятельны вводные разделы книги с оригинальными характеристиками систематических и филогенетических терминов. Помимо прочего, там можно найти не слишком лестную характеристику модной ныне «молекулярной филогенетики» и имитаций филогенетических деревьев. В этом отношении издатель придерживается сходной точки зрения.

Остается только выразить сожаление, что современная система материальной поддержки преподавателей в наших вузах ориентирована в первую очередь на публикации в высокорейтинговых зарубежных журналах, что создает искушение отказаться от написания учебных пособий на русском языке, которые и так немногочисленны, по крайней мере, в хорошо знакомых издателю областях энтомологии и зоологии беспозвоночных.

*К.Г. Михайлов, Москва*

## КАК ЧИТАТЬ ЭТУ КНИГУ

Книга «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» содержит как общеизвестные сведения, так и оригинальные, нигде ранее не публиковавшиеся представления о строении и филогении насекомых.

Если Вы начали читать книгу не с начала, а с заинтересовавшего Вас места и встретили незнакомый или не вполне понятный термин, обратитесь к алфавитному «Указателю русских терминов» (начинающемуся на с. 1023); здесь для каждого термина дана ссылка только на то место в тексте, из которого значение термина должно стать понятным (а не на все упоминания этого слова в книге); как правило, в этом месте текста термин выделен разрядкой (**жирным** или **светлым** шрифтом) и сопровождается латинским эквивалентом. Все латинские термины приведены в именительном падеже (независимо от падежа русского термина), в единственном или множественном числе; в «Указателе латинских терминов», начинающемся на с. 1012, каждый термин приведен в единственном и множественном числе именительного падежа.

Характеристики таксонов и их обсуждения сопровождаются многочисленными ссылками; такая ссылка, как правило, состоит из латинского названия и номера в скобках или из латинского названия и подзаголовка в кавычках. Например, при упоминании жгутика антенны дана ссылка «[см. *Amyocerata* (1)]»; это означает, что объяснение, что называется жгутиком и в чем состоят его особенности, дано в описании признака под номером «(1)» в характеристике таксона *Amyocerata*. Если название *Mecaptera* сопровождается ссылкой «(см. *Enteracantha*: «Классификации I)», то это означает, что сведения о таксоне *Mecaptera* следует искать в разделе, посвященном таксону *Enteracantha*, в подразделе «Классификации *Enteracantha*», в классификации под номером «I». Для того, чтобы найти раздел, посвященный *Amyocerata* или *Enteracantha*, можно воспользоваться либо «Оглавлением» (на с. 1038), либо алфавитным «Указателем латинских названий таксонов» (начинающемся на с. 990).

В используемом здесь способе изложения компактность и информативность достигается благодаря тому, что одни и те же признаки не повторяются в характеристиках всех тех таксонов, у которых они есть. О том, где найти сведения о том или ином признаке, можно узнать из «Указателя признаков» (начинающегося на с. 880). Например, если Вы хотите узнать, сколько члеников в максиллярном щупике у кузнечика, но не находите ответа на этот вопрос ни в краткой характеристике таксона *Tettigensifera* — кузнечики (в классификации *Dolichocera* на странице 474), ни в более длинной общей характеристике *Dolichocera*, обратитесь к «Указателю признаков»; здесь в разделе «Голова» — «Ротовые придатки» — «Максиллы» на странице 898 есть пункт «[1.61] Число члеников максиллярного щупика», который отсылает к таблице «С» на странице 897. Из этой таблицы явствует, что среди иерархически соподчиненных таксонов, куда входят кузнечики, число члеников максиллярного щупика указано для *Rhipineoptera* (третий пункт характеристики) и для вышестоящего таксона *Hexapoda* (раздел «с» второго пункта характеристики), причем у *Hexapoda* это число бывает различным, а у *Rhipineoptera* варьирует от 5 до 4. Из третьего пункта характеристики *Rhipineoptera* на с. 418 явствует, что почти у всех членов этого таксона кроме одной группы веснянок максиллярный щупик 5-члениковый.

Авторство всех нетипифицированных названий (которые используются здесь исключительно в качестве циркумскриптных) приведено для каждого названия один раз; в этом случае название написано малыми прописными буквами (**жирным** или **светлым** шрифтом); ссылка на это место дана в «Указателе латинских названий». При остальных упоминаниях того же нетипифицированного названия оно написано обычным шрифтом. Для авторства каждого нетипифицированного названия в списке литературы дана полная библиографическая ссылка.

Для типифицированных названий (которые используются здесь преимущественно либо как иерархические, либо в базовом формате) вместо авторства указан лишь год опубликования; более полные сведения об авторстве типифицированных названий даны в едином алфавитном справочнике «Авторство типифицированных названий, встречающихся в тексте» (начинающемся на с. 864); большинство этих публикаций не отражены в списке литературы. В соответствии с рекомендацией Международного кодекса зоологической номенклатуры названия групп рода и вида написаны *курсивом*; остальные типифицированные названия (иерархические названия и названия в базовом формате) написаны обычным или **жирным** шрифтом.

О том, какие названия являются типифицированными и нетипифицированными, циркумскриптными и иерархическими, и что такое базовый формат, можно узнать из раздела I.6 первой главы.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Работа над этой книгой была начата в 1993 году. Исходно предполагалось, что это будет учебное пособие под названием «Систематика насекомых», составленное коллективом авторов и публикуемое в издательстве Санкт-Петербургского университета в виде нескольких последовательно выходящих томов. Целью этой книги было дать в сжатой, но информативной форме обоснование макросистемы насекомых и привести критический обзор всех представляющих интерес альтернативных точек зрения. В мою задачу входило составление первого тома, включающего общую часть и разделы по первично-бескрылым и древнекрылым насекомым. Приступив к работе, я сразу столкнулся с тем, что для одних и тех же таксонов используются различные названия, и поэтому невозможно сравнивать разные классификации, не приведя названия к единой системе. Для этой цели мной был составлен каталог названий высших таксонов членистоногих, включающий авторство, первоначальное место в классификации и последующее употребление каждого названия; первоначально этот каталог был бумажным, а в 1996 совместно с А.Л. Лобановым была сделана его электронная версия «TaxaNom». Анализ употребления множества названий, не подпадающих под Международный кодекс зоологической номенклатуры, позволил мне разработать наиболее оптимальные правила для нетипифицированных названий зоологических таксонов (Клюге 1996b) и написать первую часть «Систематики насекомых» (Клюге 1999d). Пока рукопись этой книги лежала в издательстве Санкт-Петербургского университета без движения, ко мне обратился представитель издательства «Лань» с предложением продублировать публикацию этой книги в их издательстве. К тому времени, работая над будущей ревизией системы поденок (Kluge 2004a), я уже разработал систему безранговых номенклатур (Клюге 1998, 1999a, 1999b) и новый метод изложения таксономических данных, в последующем названный кладоэндезисом (Клюге 2012a). Поэтому я предложил издательству «Лань» не дублировать уже сданное в печать издание, а опубликовать второе издание первой части «Систематики насекомых», переделанное в соответствии с принципами кладоэндезиса. Поскольку до самого последнего момента оставалось неясным, какое из двух изданий выйдет раньше, первое или второе, во избежание путаницы второе издание было переименовано в «Современную систематику насекомых» (Клюге 2000). Предполагаемые соавторы так и не начали работу над своими разделами, поэтому я собирался сам написать следующие части «Современной систематики насекомых», пообещав предоставить их издательству «Лань». Однако принцип кладоэндезиса заставляет увязывать все части текста друг с другом, поэтому в процессе работы над следующими главами пришлось существенно переделать первую часть и работать над всеми частями книги одновременно.

Таким образом, книгу «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» можно считать третьим изданием «Систематики насекомых», но при этом первым полным изданием, поскольку предыдущие два издания включали только первую часть.

Исходно эта книга предполагалась как компиляция разбросанных в литературе сведений и идей. Однако в процессе работы над ней, благодаря использованию принципа кладоэндезиса, были выявлены существенные пробелы в литературных данных, потребовавшие проведение собственных исследований; так что книга содержит не только известные, но и новые данные, часть из которых уже опубликована в журнальных статьях (Клюге/Kluge 2002, 2003, 2004a, 2004b, 2005a, 2005b, 2010a, 2010b, 2012a, 2012b, 2013, 2016), а часть публикуется впервые.

В настоящее время материалы этой книги составляют основу курсов «Проблемы биологической систематики», «Происхождение и филогенез насекомых», «Систематика насекомых» и «Сравнительная морфология насекомых», читаемых ее автором с Санкт-Петербургском государственном университете; книга может быть использована и в различных других университетских курсах по зоологии и филогенетике. Содержащиеся здесь новые подходы и новые сведения будут полезны не только для студентов, но и для сложившихся исследователей, работающих как в области энтомологии, так и в систематике различных групп живых организмов. Книга «Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса» составлена таким образом, что может быть использована не только студентами и исследователями, исходно имеющими специальное биологическое и энтомологическое образование, но и читателями, не имеющими исходных знаний в этих областях, поскольку в ней даны разъяснения всех терминов и понятий, необходимых для ее понимания.

Автор выражает благодарность Дмитрию Александровичу Гапону (Зоологический институт РАН) за полезные советы и исправления в тексте первой и второй глав, а также Илье Андреевичу Гусеву за замеченные опечатки.



## ВВЕДЕНИЕ

Формальная задача биологической систематики, или таксономии, — это построение и обоснование системы (т.е. классификации) живых организмов. Конкретные элементы такой системы (например, класс Hexapoda или вид *Scarabaeus sacer*) называются систематическими группами, или таксонами (множественное число — taxa; единственное число — taxon). При этом абстрактные понятия, такие, как класс или вид, называются рангами таксонов; ранги не являются обязательным элементом систематики: традиционно значительная часть таксонов не имеет рангов, а в данной книге все таксоны фигурируют как безранговые.

Истинной задачей биологической систематики является построение такой классификации живых организмов, которая отражает их филогению, или «естественную систему», как ее называли до создания эволюционной теории. Все свойства живых организмов приобретены ими в результате уникальных неповторимых эволюционных процессов; поэтому, в отличие от свойств многих других природных объектов, свойства живых организмов определены не универсальными законами, а историческим развитием данного конкретного организма. Таким образом, именно систематика позволяет объяснить существование у тех или иных живых организмов тех или иных свойств, т.е. перейти от описательного этапа биологической науки, отвечающей на вопрос «как?», к следующему этапу — выявлению причин, т.е. к ответу на вопрос «почему?». Вследствие того, что изучение внешней морфологии, как правило, связано с наименьшими трудностями, есть возможность продвинуться в этих исследованиях дальше, чем в других, и довести их до того уровня, когда могут быть сделаны филогенетические интерпретации и когда они могут быть использованы в систематике. Поэтому иногда складывается ошибочное представление, что систематика — это наука только о внешней морфологии, а изучение других структур и свойств организмов лежит где-то за ее пределами. На самом же деле исследования во всех областях биологии — анатомии, гистологии, цитологии, биохимии, эмбриологии, этологии, физиологии и др., могут и должны быть использованы в систематике, если довести их до соответствующего уровня.

Как будет показано ниже, для выявления филогенетических связей необходимо проанализировать всю информацию обо всех видах живых организмов (см. I.4.2.4).

Однако особенностью современного этапа развития систематики является то, что мы вынуждены приближаться к пониманию филогении, не имея достаточных знаний о видовом разнообразии. До сих пор все виды животных не только не описаны, но даже их приблизительное число остается неизвестным. К настоящему времени описано более миллиона видов, и ежегодно описываются десятки тысяч неизвестных ранее видов (так называемых «новых видов» — *species nova*). При этом число впервые описываемых видов постоянно растет. Одновременно с этим растет и число устанавливаемых надвидовых таксонов. Так, если в течение 1890 года было введено около 1000 новых зоологических названий родовой группы (т.е. названий родов и подродов животных), то в течение 1990 года было введено около 4000 новых зоологических названий родовой группы. Поскольку на протяжении последних столетий число впервые описываемых видов непрерывно увеличивается, мы сейчас даже не имеем возможности предсказать, когда все или почти все виды будут, наконец, описаны, и мы получим более или менее полную картину их разнообразия. Некоторые люди, имеющие смутное представление об эволюции и систематике животных, даже думают, что новые виды каким-то образом возникают в природе с такой невероятной скоростью. Однако в действительности скорости возникновения новых для природы видов в большинстве случаев пренебрежимо малы по сравнению со скоростью развития науки и человеческой цивилизации в целом. Все так называемые новые виды являются видами, новыми для науки, но не для природы; исследователи выявляют новые виды не только в ходе полевых исследований, но и при изучении старых коллекций. По понятным причинам наиболее полно изученными являются виды, распространенные в средней Европе, но даже и здесь регулярно обнаруживают неизвестные ранее виды, особенно среди горных эндемиков и в малоизученных систематических группах животных. Что касается внеевропейской фауны, то она изучена гораздо хуже; в некоторых регионах Земли и применительно к некоторым таксонам вероятность встретить неизвестный вид больше, чем вероятность встретить известный вид.

Большие технические достижения последних десятилетий и определенные достижения в области молекулярной биологии на фоне недостаточного развития систематики породили современный кризис в биологии. Этот кризис выражается в том, что надежды и амбиции, вызванные современными достижениями, не соответствуют современным возможностям в реконструкции филогении. В результате

этого многие авторы вместо исследований, способствующих реконструкции филогении, занимаются фальсификацией, получая имитации филогенетических деревьев заведомо неадекватными методами (такими, как ничем не обоснованные вычисления и приписывание эволюционным процессам способности к экономии). Фальсификации в науке встречались всегда, но особенностью нынешнего этапа является то, что они достигли такого размаха, что стали общепринятыми. Объективной причиной этого кризиса является противоречие между большим объемом добываемых научных фактов и неумением их накапливать и использовать.

Разработанные автором этой книги принципы кладоэндезиса призваны разрешить этот кризис, так как они создают возможность для конструктивного поступательного изучения филогении путем накопления и использования всей добываемой информации.

# Глава I. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА

## I.1. Что такое кладоэндезис

### I.1.1. Определение

Наиболее кратко кладоэндезис можно определить как метод анализа филогении путем построения классификации, форма которой наиболее адекватно приспособлена для выполнения этой задачи. В более развернутом виде определение кладоэндезиса можно сформулировать следующим образом.

К л а д о э н д е з и с (cladoendesis = κλάδος + εν-δεσις = «ветвесеппление») — это метод анализа филогении путем построения классификации, в которой каждой филогенетической ветви соответствует голофилетический таксон, а каждой неразрешенной области филогенетического древа соответствует плезиоморфон, и все таксоны (голофилетические и плезиоморфоны) снабжены собственными однозначными названиями, употребляемыми по единым правилам номенклатуры; характеристика каждого таксона снабжена ссылками на характеристики вышестоящих таксонов, так что признаки всех таксонов формулируются как иерархически взаимосвязанные (сцепленные); таким образом, выявление и/или подтверждение каждой филогенетической ветви основано на знании о ветвях более высокого порядка. Кладоэндезис позволяет накапливать данные о выявленных филогенетических ветвях, не теряя ранее полученную информацию, и использовать ее в постепенном поступательном построении филогении.

Кладоэндезис противопоставляется матричным методам анализа филогении (см. I.4.2.6), при которых признаки сначала заносятся в прямоугольную матрицу, а не в иерархическую систему, а затем обчитываются теми или иными математическими программами. Матричные методы не основаны на каких-либо научных теориях и прямо противоречат современной теории биологической эволюции (несмотря на то, что приверженцы матричных методов словесно признают эту теорию).

Кладоэндезис является прямым продолжением того традиционного метода анализа филогении, который был создан задолго до появления эволюционной теории и который породил саму эволюционную теорию и представление о филогении (см. I.1.2). Этот метод состоит в том, что все данные записываются в виде классификации, в которой все признаки отнесены к иерархически соподчиненным таксонам. При этом новые данные вписываются в уже имеющуюся классификацию, которая по мере накопления новой информации дополняется и детализируется, а при выявлении ошибок — исправляется. Для того, чтобы выполнять эту функцию, классификация должна быть способной вмещать в себя все вновь добываемые факты и позволять легко находить их. Разработанные К. Линнеем и П.-А. Латрейлем принципы классификации в значительной степени обеспечили решение этой задачи: благодаря им накопление данных достигло такого уровня, который позволил создать теорию эволюции и реконструировать ту часть филогении, которая нам сейчас известна. Однако нерешенной проблемой до недавнего времени оставалось то, что существовавшие принципы систематики и номенклатуры ограничивали классификацию заранее заданным набором искусственных абсолютных рангов, и поэтому не позволяли удобным способом записывать данные обо всех выявляемых иерархически соподчиненных филогенетических ветвях. Для решения этой задачи автором данной книги была разработана безранговая номенклатура, точнее, система из двух номенклатур («Dual Nomenclature System»), которая, не противореча ни общепризнанному Международному кодексу зоологической номенклатуры, ни традициям в употреблении названий высших таксонов, позволяет снабдить однозначными названиями неограниченное число таксонов, распределенных по неограниченному числу иерархических уровней.

Хотя кладоэндезис употребляется с 1999 года, этот термин впервые появился в статье Kluge & Novikova 2011, а специальное объяснение этого термина впервые было опубликовано в статье Ключе (2012).

### I.1.2. Предыстория кладоэндезиса

Из книги Аристотеля «История животных» явствует, что строение животных подчиняется иерархическому принципу, т.е. животное не может иметь признаков, противоречащих признакам вышестоящего таксона, к которому оно относится. На основании этого убеждения К. Линней начал строить иерархическую классификацию организмов для того, чтобы в ней отразить «Естественную Систему», которая, по его мнению, объективно существует в природе (Linnaeus 1735, 1751, 1758, 1789–1796). Последующие

исследователи продолжали и продолжают строить эту иерархическую классификацию, убеждаясь в реальности ее существования. Анализ свойств линнеевской «Естественной Системы» позволил Ж.-Б. Ламарку сделать вывод, что она определяется эволюцией (Lamarck 1809). После того, как Ч. Дарвин предложил объяснение механизма эволюции (Darwin 1873), стало общепринятым связывать построение иерархической классификации с реконструкцией филогении. Однако при этом классификация, привычная со времен Линнея, многим биологам казалась чем-то иным по сравнению с филогенией, приобретшей популярность только со времен Дарвина. В середине XX века В. Хенниг сформулировал принципы соотношения между классификацией и филогенией (Hennig 1950). Многие биологи, привыкшие рассматривать классификацию и филогению отдельно, не приняли идеи Хеннига. В настоящее время большинство биологов считают себя последователями Дарвина и Хеннига, однако многие из них не поняли ничего из их идей и продолжают использовать дохенниговскую ранговую классификацию и додарвиновские представления о наличии в природе рациональности и экономности (так называемой «парсимонии»). При этом возникла ситуация, которую следует характеризовать как кризис в биологии, поскольку получаемые результаты стали непропорционально малы по сравнению с появляющимися новыми возможностями для исследований. Разработанные к настоящему времени принципы кладоэндезиса позволяют устранить препятствия для дальнейшего развития филогенетической биологии.

### 1.1.3. Отличие кладоэндезиса от матричных методов

Кladoэндезис представляет собой накопление знаний о филогении путем исправления и дополнения представлений о филогении, полученных ранее. В противоположность этому, модные ныне матричные методы состоят в том, чтобы каждый раз строить филогенетическое древо на пустом месте, игнорируя все предшествующие представления о филогении и основываясь только на распределении (паттерне) признаков, включенных в данный анализ.

Как и в матричных методах, в кладоэндезисе признается безусловно верным утверждение, что единственным известным методом реконструкции филогении является анализ распределения признаков и выявление синапоморфий. Различие состоит в том, что в кладоэндезисе учитываются положительные результаты такого анализа, сделанного в предшествующих исследованиях, а в матричных методах механизм накопления знаний не предусмотрен.

В зависимости от рода исследования наиболее перспективным может быть один из двух подходов — либо (1) постепенное накопление знаний и исправление ранее допущенных ошибок, либо (2) отбрасывание всех старых представлений, как верных, так и ошибочных, и изучение всего предмета заново. Второй подход оправдан в тех случаях, когда появляется новый метод, позволяющий повторить все прежние исследования быстрее и точнее, чем ранее. Например, при изучении какой-либо морфологической структуры бывает рациональнее изучить ее заново с помощью мощного современного микроскопа, чем анализировать все старые описания, сделанные с помощью менее совершенных приборов. Применительно к реконструкции филогении оправдан только первый подход, поскольку не существует никаких новых методов, которые позволили бы заменить данные, накопленные в ходе предшествующих исследований.

Сторонники матричных методов считают, что принципиально новыми методами в филогенетическом анализе являются компьютерные программы и использование молекулярных признаков. Однако эти методы непригодны по следующим причинам: 1) большинство компьютерных программ используют принцип экономности (парсимонии), не имеющий никакого отношения к какой-либо выдвинутой научной теории; 2) использование всех компьютерных программ основано на вычислениях, связанных с числом признаков, которое во всех случаях является абсолютно искусственным; 3) любое использование компьютера для непосредственной реконструкции филогении основано на способности компьютера к быстрому совершению длинных логических операций, в то время как для реконструкции филогении необходимо постоянно чередовать короткие логические операции с переисследованием строения животных; 4) существующие ныне молекулярные методы позволяют лишь добавить новые признаки (такие как молекулярное строение рибосом, митохондрий и др.), но не позволяют заменить генными кодами те сведения об особенностях строения, которые были получены морфологическим методом (см. ниже, I.4.2.6 и I.4.2.7).

Анализ филогении матричными методами строится по стандартной схеме научной работы: сначала получают объективные исходные данные; затем записывают их принятым способом; затем применяют принятый метод анализа; затем записывают полученный результат. Люди, знающие только о таких науках, как физика или химия, думают, что эта схема проведения анализа во всех случаях правильна. В ма-

тричных методах эта схема реализуется следующим образом. В качестве якобы «объективных» исходных данных берут признаки живых организмов, не понимая того, что в действительности эти признаки не объективны, а зависят от уже имеющегося у исследователя представления о филогении (см. I.4.1.4). Затем заносят эти признаки в матрицу, искусственно втискивая их в прокрустово ложе заранее расчерченных столбцов и строк. Такая матрица обычно ограничена несколькими десятками или сотнями столбцов (соответствующих признакам) и строк (соответствующих «операциональным единицам», то есть заранее установленным таксонам). Для написания матрицы большего размера требуется такая работа, которую один исследователь или группа исследователей выполнить не в состоянии. Затем применяют математические вычисления, основанные на принципе экономности и не соответствующие никакой научной теории (если не считать средневекового представления У. Оккама об осознанной экономности Творца). Затем получают окончательное филогенетическое дерево. Проведенный таким образом анализ считают полностью завершенным, а для проведения нового анализа заново производят аналогичную процедуру.

Однако, в отличие от физики и химии, биология изучает не повторяющиеся явления, а уникальное явление филогении. Для анализа филогении совершенно непригодна схема, применяемая к анализу закономерно повторяющихся явлений. Филогения является единственной и неповторимой, поэтому ее анализ должен быть проведен только один раз. Процесс проведения этого анализа длится уже много сотен лет (отсчет можно условно начинать либо со времен Линнея, либо со времен Аристотеля), и ныне живущими людьми закончен еще не будет. Для этого анализа следует использовать не убогие матрицы, составленные единичными исследователями, а всю совокупность знаний человечества о живых организмах и паттерне их признаков.

Такой полномасштабный анализ филогении обеспечивается традиционной систематикой, которая составляет основу кладоэндезиса. Здесь нет перечня «исходных данных» как такового. Понимая, что формулировки признаков зависят от наших филогенетических представлений, а филогенетические представления зависят от анализа признаков, систематики не пытаются записать сразу все признаки в виде одной матрицы. Выдвигаемой гипотезой здесь является утверждение, что такой-то признак присущ такому-то таксону. Проверкой и подтверждением (или опровержением) этой гипотезы является изучение этого признака у всех представителей данного таксона. Это действие может выполняться не обязательно автором гипотезы, а многими другими людьми, и оно может растянуться на много десятилетий или на столетия. При этом результаты проверки гипотезы обычно записывают в неявном виде, так что несведущий человек при анализе литературы может их не найти.

Например, в статье с описанием нового вида жуков может быть написана фраза «на средней ноге первый членик лапки желтый». На первый взгляд кажется, что из этой фразы мы можем узнать лишь то, что желтый цвет этого членика чем-то отличается от цвета того же членика у каких-то других видов, и что, по мнению автора, желтый цвет этого членика присущ всему виду, а не только изученным им экземплярам. В действительности данная фраза несет и другую информацию. Если упомянута средняя нога, значит у этого вида есть еще какие-то ноги; исходя из общеизвестного диагноза таксона *Hexapoda*, к которому отнесен описываемый новый вид, у него должно быть три пары ног — передние, средние и задние; исходя из того, что автор описания упомянул средние ноги, он видел все три пары ног и не усмотрел здесь противоречия с известным диагнозом *Hexapoda*; это значит, что он проверил гипотезу о наличии у всех *Hexapoda* трех пар ног и подтвердил ее правильность применительно к новооткрытому виду. Если упомянут первый членик лапки, значит у этого вида лапка состоит из некоторого числа члеников; исходя из ранее опубликованных диагнозов вышестоящих таксонов, у данного вида должно быть пять члеников лапки; исходя из того, что автор описания ничего о числе члеников лапки не пишет, мы должны сделать вывод, что он, увидев членики лапки, не усмотрел противоречий с ранее опубликованными утверждениями, то есть видел пять члеников, и тем самым подтвердил ранее выдвинутую гипотезу.

Количество данных о распределении признаков, записанных в таком виде в таксономической литературе, в неизмеримое число раз превосходит количество данных, которые можно записать в каких-либо матрицах.

#### I.1.4. Современный кризис биологии и его разрешение в кладоэндезисе

Явным признаком кризиса является то, что фальсификация, которая в нормальной науке недопустима или, по крайней мере, порицаема, стала массовым и общепринятым явлением. Заведомой фальсификацией является, в частности, применение компьютерных программ, основанных на принципе экономности. Многие авторы вместо исследований, способствующих реконструкции филогении, получают имитации филоге-

нетических деревьев заведомо неадекватными методами — такими, как ничем не обоснованные вычисления, приписывание экономности эволюционным процессам и приписывание желаемых свойств произвольно выбранным участкам ДНК. Объективной причиной этого кризиса является противоречие между большим объемом добываемых научных фактов и неумением их накапливать и использовать.

Принципы кладоэндезиса призваны разрешить этот кризис, так как они создают возможность для конструктивного поступательного изучения филогении путем накопления и использования всей добываемой информации.

Главной трудностью при реконструкции филогении является необходимость учитывать огромное число фактов. Современные электронные приспособления для хранения, передачи и поиска информации, безусловно, полезны и могут дать гораздо больше возможностей, чем бумажная литература; однако и бумажные, и электронные средства записи информации приобретают смысл только если информация записана в них рациональным и удобным способом. К. Линней разработал способ записи информации о филогении (или как он ее называл, Естественной Системе) в виде иерархической классификации. Однако из-за того, что Линней не придумал способа дать названия большому числу таксонов, в его классификации число иерархически соподчиненных рангов было преднамеренно уменьшено, так что не могло отразить все выявленные ветви филогенетического древа.

Например, Линнею пришлось проигнорировать даже такой таксон, как позвоночные, несмотря на то, что он был ему хорошо известен и является общепринятым со времен Аристотеля до наших дней.

Для решения этой проблемы Латрейль (Latreille 1802) ввел группу семейства, но из-за этого линнеевский ранг рода лишился своей исходной стабильности (см. I.5.4.4). Проблема наименования большого числа таксонов отчасти была решена созданием Международных правил зоологической номенклатуры (ныне — Международный кодекс зоологической номенклатуры — см. I.6.3.1). Однако согласно этим правилам не все таксоны могут иметь названия, а только те, которым присвоены формальные ранги; применение этих правил возможно только при наличии абсолютных рангов, которые являются искусственным элементом классификации и не связаны с филогенией (см. I.5.4).

В кладоэндезисе филогения записывается не в виде кладограммы, а в виде иерархической классификации, состоящей из голофилетических таксонов и плезиоморфонов; голофилетический таксон соответствует ветви на кладограмме, а плезиоморфон не имеет общепринятого способа отображения на кладограмме. Применение мощной системы из двух номенклатур (Dual Nomenclature System) и рациональный способ записи данных позволяют накапливать и делать доступным неограниченное количество таксономической информации и тем самым разрешают противоречие, приведшее к современному кризису в биологии.

## I.2. Понятия и термины, связанные с биологической эволюцией

Здесь мы не будем останавливаться на теории эволюции, поскольку она подробно изложена в многочисленных учебниках. Имеет смысл лишь пояснить происхождение и употребление некоторых хорошо известных терминов, таких как «эволюция» и «рудимент», а также обратить внимание на такие важные, но недостаточно хорошо известные эволюционные явления, как консервация признаков и эволюционная корреляция.

### I.2.1. Термин «эволюция»

Исходно латинское слово «эволюция» (evolutio) означает развертывание того, что свернуто; русская калька этого слова — «развитие». В античной литературе этим словом, помимо прочего, обозначалось развитие (т.е. развертывание) свитка и его чтение. Применительно к биологическим явлениям оба слова «evolutio» и «развитие» в их исходном значении наиболее точно подходят для обозначения индивидуального развития, т.е. онтогенеза: подобно свернутому свитку, зародыш содержит в себе всю информацию о взрослом организме, и ее остается лишь развить, т.е. развернуть, чтобы она стала доступной; это в буквальном смысле слова предначертанное развитие. Парадоксально, что аналогия между развертыванием свитка и развитием организма оказалась более глубокой, чем думали древние: зародыш не проявляет свойств взрослого организма, потому что его ДНК, кодирующая эти свойства, свернута спиралью, так же как и непрочитанный свиток. Однако начиная с середины XIX века словом «эволюция» стали называть не индивидуальное развитие, а трансформацию видов; свою теорию, объ-

# ОГЛАВЛЕНИЕ

## ТОМ 1

Как читать эту книгу .....	3
Предисловие .....	4
Введение .....	5
Глава I. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА .....	7
I.1. Что такое кладоэндезис .....	7
I.1.1. Определение .....	7
I.1.2. Предыстория кладоэндезиса .....	7
I.1.3. Отличие кладоэндезиса от матричных методов .....	8
I.1.4. Современный кризис биологии и его разрешение в кладоэндезисе .....	9
I.2. Понятия и термины, связанные с биологической эволюцией .....	10
I.2.1. Термин «эволюция» .....	10
I.2.2. Механизм биологической эволюции .....	11
I.2.3. Разные виды гомологий и эволюционная корреляция .....	11
I.2.4. Эволюционная консервативность признаков .....	13
I.2.5. Термины «зачаток», «рудимент» и «вестигий» .....	14
I.3. Биологический вид .....	14
I.3.1. Концепции вида .....	14
I.3.2. Реальность и нереальность биологических видов .....	15
I.3.3. Критерии биологического вида .....	17
I.4. Реконструирование филогении .....	19
I.4.1. Анализ филогении на основе синапоморфий .....	19
I.4.1.1. Термины апоморфия и плезиоморфия .....	20
I.4.1.2. Логика анализа филогении на основе синапоморфий .....	20
I.4.1.3. Взаимозависимость филогенетической теории и формулировки признаков .....	23
I.4.1.4. Область применения филогенетического анализа .....	25
I.4.1.5. Филогенетический анализ и эволюционный сценарий .....	26
I.4.1.6. Поиск апоморфий .....	28
I.4.2. Ошибочные представления об анализе филогении .....	29
I.4.2.1. Несостоятельность эмбриологического метода .....	29
I.4.2.2. Ограничения палеонтологического метода .....	30
I.4.2.3. Необязательность усложнения строения .....	32
I.4.2.4. Необязательность олигомеризации .....	32
I.4.2.5. Необязательность неспециализированности предка .....	33
I.4.2.6. Причины несостоятельности нумерических и матричных методов .....	33
I.4.2.7. Подмена молекулярного метода анализа филогении .....	38
I.5. Принципы классификации надвидовых таксонов .....	41
I.5.1. Понятия моно-, поли-, пара- и голофилии .....	41
I.5.1.1. История вопроса .....	41
I.5.1.2. Определения .....	42
I.5.1.3. Разъяснение понятий голо-, пара- и полифилия .....	43
I.5.2. Разные подходы к классификации .....	44
I.5.2.1. Кладизм, или филогенетическая систематика .....	44
I.5.2.2. Традиционализм, или эволюционная систематика .....	46
I.5.2.3. Градизм .....	47
I.5.3. Принципы классификации с точки зрения кладоэндезиса .....	47
I.5.3.1. Польза и вред парафилиетического (предкового) таксона .....	48
I.5.3.2. Плезиоморфоны .....	49
I.5.3.3. Стремление классификации к кладистическому идеалу .....	49
I.5.3.4. Причины разногласий между кладистами и традиционалистами .....	53
I.5.4. Относительные и абсолютные ранги таксонов .....	54
I.5.4.1. Строгая иерархичность классификации .....	54
I.5.4.2. Абсолютные ранги .....	55
I.5.4.3. Неравноценность абсолютных рангов .....	57
I.5.4.4. Проблема рода .....	58
I.6. Принципы номенклатуры таксонов .....	59
I.6.1. Общие принципы номенклатур биологических таксонов .....	61
I.6.1.1. Пригодность и валидность названий .....	61

I.6.1.2. Принцип приоритета.....	62
I.6.2. Разные типы номенклатур и названий .....	63
I.6.3. Ранговые номенклатуры .....	66
I.6.3.1. Названия, регулируемые Международным кодексом зоологической номенклатуры (МКЗН) .....	67
I.6.3.2. Ранговые названия высших таксонов.....	73
I.6.4. Базовый формат типифицированных названий и иерархическая номенклатура .....	74
I.6.4.1. Базоним видового названия .....	74
I.6.4.2. Базовый формат типифицированных названий.....	75
I.6.4.3. Иерархические названия .....	76
I.6.4.2. Старшинство названий группы рода и группы семейства .....	78
I.6.5. Циркумскриптная (объемная) номенклатура.....	80
I.6.5.1. Термины, характеризующие циркумскрипцию надвидовых таксонов.....	81
I.6.5.2. Критерии пригодности циркумскриптных названий.....	81
I.6.5.3. Соответствие по циркумскрипции .....	82
I.6.5.4. Валидность циркумскриптных названий.....	83
I.6.6. Недоразумения, связанные с названиями .....	83
I.6.6.1. Стихийно складывающиеся значения нетипифицированных названий.....	83
I.6.6.2. Пример мифообразования: теория о полифилии Hexapoda.....	84
I.6.7. Сочетание циркумскриптной и иерархической номенклатуры .....	87
I.6.7.1. Применение разных номенклатур .....	87
I.6.7.2. Написание видового названия в безранговой классификации.....	87
I.6.7.3. План изложения таксономической работы .....	88
I.7. Зоологические каталоги .....	89
I.7.1. Каталоги названий.....	89
I.7.2. Принципы составления таксономических каталогов .....	90
Глава II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВРЕМЕНИ.....	93
II.1. Географическое распространение .....	93
II.2. Особенности палеонтологической летописи насекомых .....	95
Глава III. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ .....	100
III-1. Somobialia Rafinesque 1815 — живые организмы .....	100
III-1.1. Eucaryota Chatton 1925 .....	101
III-1.1.1. Metazoa Haeckel 1874 — многоклеточные животные .....	105
III-1.1.1.1. Monostomata Huxley 1875 .....	110
III-1.1.1.1.1. Naemataria Haeckel 1874.....	114
III-1.1.1.1.1.1. Peritoneata nom. nov. — целомические животные .....	115
III-1.1.1.1.1.1.1. Metameria Valentine 1973 — сегментированные.....	117
Глава IV. ОБЩАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТОНОГИХ.....	123
IV-1. Gnathopoda Lankester 1877 — членистоногие в широком смысле.....	123
IV-1.1. Onychophora Grube 1853 — онихофоры .....	134
IV-1.2. Tardigrada Spallanzani 1776 — тихоходки.....	138
IV-1.3. Euarthropoda Lankester 1904 — настоящие членистоногие .....	141
IV-1.3.1. † Trilobitomorpha Størmer 1944 — трилобитообразные .....	155
IV-1.3.2. Chelicerophora Dubinin 1959 .....	157
IV-1.3.2.1. Pantopoda Gerstaecker 1863 — морские пауки .....	160
IV-1.3.2.2. Chelicerata Heymons 1901 — хелицеровые.....	162
IV-1.3.3. Mandibulata Snodgrass 1935.....	173
IV-1.3.3.1. Eucrustacea Kingsley 1894 — ракообразные.....	178
IV-1.3.3.1.1. Cephalocarida Sanders 1955 .....	184
IV-1.3.3.1.2. Remipedia Yager 1981.....	186
IV-1.3.3.1.3. Malacostracia Pearce 1936.....	187
IV-1.3.3.1.4. Gnathostraca Dahl 1956 — жаброноги.....	189
IV-1.3.3.1.5. Soropodoidea Beklemishev 1952 .....	191
IV-1.3.3.1.6. Ostrapoda Straus 1821.....	192
IV-1.3.3.2. Atelocerata Heymons 1901 — неполноусые .....	194
Глава V. СИСТЕМАТИКА MYRIAPODA.....	200
V-1. Myriapoda Latreille 1802 — многоножки .....	200
V-1.1. Progoneata Pocock 1893.....	204
V-1.1.1. Symphyla Ryder 1880 — симфилы.....	206
V-1.1.2. Collifera Boudreaux 1979.....	212
V-1.1.2.1. Diplopoda Blainville in Gervais 1844 — диплоподы, или двупарноногие .....	214



V-1.1.2.2. Pauropoda Lubbock 1868 — пауроподы.....	219
V-1.2. Chilopoda Latreille 1817 — хилоподы, или губоногие.....	222
V-1.2.1. Notostigmophora Verhoeff 1901 — мухоловки, или скутигеры.....	229
V-1.2.2. Pleurostigmophora Verhoeff 1901 .....	230
V-2. Вымершие группы, предположительно относимые к Myriapoda.....	233
Глава VI. СИСТЕМАТИКА НЕХАРОДА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ .....	235
VI-1. Hexapoda Latreille 1802 — шестиножки, или насекомые .....	235
VI-1.1. Entognatha Stummer-Traunfels 1891 — скрыточелюстные.....	257
VI-1.1.1. Diplura Börner 1904 — двухвостки .....	261
VI-1.1.1.1. Rhabdura Cook 1896 — камподоиды.....	268
VI-1.1.1.2. Prodicellura Crampton 1916 — прояпигиды.....	269
VI-1.1.1. Dicellurata Pages 1959 — япигиды .....	270
VI-1.1.2. Ellipura Börner 1910.....	271
VI-1.1.2.1. Collembola Lubbock 1870 — ногохвостки.....	272
VI-1.1.2.2. Protura Silvestri 1907 — протуры, или бессяжковые.....	277
VI-1.2. Amyocerata Remington 1955 — безмышцеусые .....	281
VI-1.2.1. Triplura Ewing 1942 — трехвостки, или треххвостые щетинохвостки .....	298
VI-1.2.1.1. Zygentoma Börner 1904.....	302
VI-1.2.1.2. Microcoryphia Verhoeff 1904 .....	307
Глава VII. СИСТЕМАТИКА РТЕРЫГОТА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ДРЕВНЕКРЫЛЫЕ.....	312
VII-1. Pterygota Gegenbaur 1878 — крылатые насекомые.....	312
VII-1.1. Ephemeroptera Hyatt & Arms 1890 — поденки .....	336
VII-1.1.A. Общая характеристика Ephemeroptera .....	337
VII-1.1.B. Классификация Ephemeroptera с учетом вымерших групп.....	356
VII-1.1.B-1. Panephemeroptera Crampton 1928, или Ephemeroptera s.l. ....	356
VII-1.1.B-1.1. Panephemeroptera неясного систематического положения.....	357
VII-1.1.B-1.2. Euephemeroptera Kluge 2000, или Ephemeroptera s.l. ....	359
VII-1.1.B-1.2.1. † Плезиоморфон Permoplectoptera Tillyard 1932.....	360
VII-1.1.B-1.2.2. Euplectoptera Tillyard 1932, или Ephemeroptera s.str. ....	361
VII-1.2. Metapterygota Börner 1909.....	362
VII-1.2.1. Odonata Fabricius 1793 — стрекозы.....	367
VII-1.2.1.A. Общая характеристика Odonata .....	367
VII-1.2.1.B. Классификация Odonata с учетом вымерших групп.....	378
VII-1.2.1.B-1. Odonatoptera Lameere 1900, или Odonata s.l. ....	378
VII-1.2.1.B-1.1. Палеозойско-триасовые стрекозы .....	381
VII-1.2.1.B-1.2. Neodonata Martynov 1938, или Odonata s.str. ....	384
VII-1.2.1.B-1.2.1. Zygotera Selys 1854 — равнокрылые стрекозы .....	385
VII-1.2.1.B-1.2.2. Anisopteroides Lameere 1935.....	388
VII-1.2.1.B-1.2.2.1. Anisoptera Selys 1854 — разнокрылые стрекозы.....	389
VII-1.2.1.B-1.2.2.2. Eriophlebioptera Lohmann 1996.....	391
VII-1.2.1.B-1.2.2.3. Вымершие группы, относящиеся к Anisopteroides .....	392
VII-1.2.2. † Protorrhynchota Rohdendorf 1968 .....	392
Глава VIII. СИСТЕМАТИКА НЕОРТЕРА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ОРТОПТЕРОИДНЫЕ .....	398
VIII-1. Neoptera Martynov 1923 — новокрылые.....	398
VIII-1.1. Idioprothoraca Kluge 2012.....	405
VIII-1.1.1. Embioptera Lameere 1900 — эмбии.....	407
VIII-1.1.2. Notoptera Crampton 1915 — гриллоблаттиды .....	413
VIII-1.2. Rhipineoptera Kluge 2012 — вееронокрылые .....	417
VIII-1.2.1. Plecoptera Burmeister 1839 — веснянки.....	419
VIII-1.2.2. Tegminoptera Kluge 2013 — пряморылообразные .....	429
VIII-1.2.2.1. Pandictyoptera Crampton 1917 .....	431
VIII-1.2.2.1.A. Общая характеристика Pandictyoptera .....	432
VIII-1.2.2.1.B. Классификация Pandictyoptera с учетом вымерших групп .....	435
VIII-1.2.2.1.B-1. Holorandictyoptera Kluge 2010, или Pandictyoptera s.l. ....	436
VIII-1.2.2.1.B-1.1. † Плезиоморфон Palaeoblattariae Scudder 1879 — древние тараканы .....	437
VIII-1.2.2.1.B-1.2. Срутвовипоситория Kluge 2010, или Pandictyoptera s.str. ....	438
VIII-1.2.2.1.B-1.2.1. Raptoriae Latreille 1802 — богомолы .....	439
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2. Oothecophora Kluge 2010.....	443
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2.1. Плезиоморфон Neoblattariae Scudder 1895 — настоящие тараканы .....	445
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2.2. Isoptera Brullé 1832 — термиты.....	451

VIII-1.2.2.2. Saltatoria Latreille 1817, или Orchesopia Rafinesque 1815 — прыгающие прямокрылые, или сальтатории .....	457
VIII-1.2.2.2.1. † Плезиоморфон Permorchesopia Kluge 2016 .....	462
VIII-1.2.2.2.2. Neorchesopia Kluge 2016 .....	463
VIII-1.2.2.2.2.1. Dolichocera Bey-Bienko 1964 — длинноусые прямокрылые .....	464
VIII-1.2.2.2.2.2. Caelifera Ander 1936 — короткоусые прямокрылые .....	475
VIII-1.2.2.3. Spectra Latreille 1802 — палочники .....	481
VIII-1.2.2.4. Dermaptera Burmeister 1838 — уховертки .....	488
VIII-1.2.2.4.A. Общая характеристика Dermaptera .....	489
VIII-1.2.2.4.B. Классификация Dermaptera с учетом вымерших групп .....	499
VIII-1.2.2.4.B-1. Dermapteroidea Jeannel 1949, или Dermaptera s.1 .....	499
VIII-1.2.2.4.B-1.1. † Плезиоморфон Protelytroptera Tillyard 1931 .....	500
VIII-1.2.2.4.B-1.2. Brachydermaptera Kluge 2003, или Dermaptera s.2 .....	501
VIII-1.2.2.4.B-1.2.1. † Плезиоморфон Archidermaptera Bey-Bienko 1936 .....	502
VIII-1.2.2.4.B-1.2.2. Neodermaptera Engel 2003, или Dermaptera s.3 .....	504
VIII-1.3. Eumetabola Hennig 1953 .....	507

## ТОМ 2

Глава IX. СИСТЕМАТИКА PARAMETABOLA .....	511
IX-1. Parametabola Crampton 1938 .....	511
IX-1.1. Zoraptera Silvestri 1913 — зорapterы .....	514
IX-1.2. Acercaria Börner 1904 .....	520
IX-1.2.1. Panpsocoptera Crampton 1938 — сеноедообразные .....	524
IX-1.2.1.1. Плезиоморфон Parapsocida Tillyard 1926 — примитивные сеноеды .....	532
IX-1.2.1.2. Eupsocida Tillyard 1926 — настоящие сеноеды .....	535
IX-1.2.1.3. Parasita Latreille 1796 .....	536
IX-1.2.1.3.1. Mallophaga Nitzsch 1818 — пухоеды .....	539
IX-1.2.1.3.1.1. Amblycera Kellogg 1896 .....	541
IX-1.2.1.3.1.2. Ischnocera Kellogg 1896 .....	543
IX-1.2.1.3.2. Siphunculata Latreille 1825 — настоящие вши .....	545
IX-1.2.1.3.3. Rhyncophthirina Ferris 1931 — слоновьи вши .....	550
IX-1.2.2. Condylognatha Börner 1904 .....	555
IX-1.2.2.1. Thysanoptera Haliday 1836 — трипсы .....	561
IX-1.2.2.1.A. Общая характеристика Thysanoptera .....	561
IX-1.2.2.1.B. Классификация Thysanoptera с учетом вымерших групп .....	569
IX-1.2.2.1.B-1. Panphysapoda Kluge 2019, или Thysanoptera s.l. ....	570
IX-1.2.2.1.B-1.1. † Palaeophysapoda Kluge 2019 .....	571
IX-1.2.2.1.B-1.2. Neothysanoptera Kluge 2019, или Thysanoptera s.str. — настоящие трипсы .....	573
IX-1.2.2.2. Arthroidignatha Spinola 1850 — членистохоботные .....	575
IX-1.2.2.2.1. Hemelytrata Fallén 1829 .....	582
IX-1.2.2.2.1.1. Auchenorrhyncha Dumeril 1805 — цикадообразные .....	586
IX-1.2.2.2.1.1.1. Плезиоморфон Euhomoptera Crampton 1916 .....	592
IX-1.2.2.2.1.1.2. Subtericornes Amyot & Serville 1843 — фульгориоды .....	594
IX-1.2.2.2.1.2. Heteropteroidea Schlee 1969 .....	596
IX-1.2.2.2.1.2.1. Coleorrhyncha Myers & China 1929 .....	598
IX-1.2.2.2.1.2.2. Heteroptera Latreille 1810 — полужесткокрылые, или клопы .....	601
IX-1.2.2.2.1.3. † Progonocimex/fg1 — прогоноцимициды .....	607
IX-1.2.2.2.2. Plantisuga Dumeril 1805 .....	608
IX-1.2.2.2.2.1. Psyllaleyroda Kluge 2010 .....	610
IX-1.2.2.2.2.1.1. Saltipedes Amyot & Serville 1843 — псиллиды, или листоблошки .....	612
IX-1.2.2.2.2.1.2. Scytinelytra Amyot & Serville 1843 — алейродиоды, или белокрылки .....	619
IX-1.2.2.2.2.2. Aphidococca Kluge 2010 .....	628
IX-1.2.2.2.2.2.1. Gynaptera Laporte 1834 — тли .....	629
IX-1.2.2.2.2.2.2. Gallinsecta De Geer 1776 — кокциды, или червецы и щитовки .....	635
Глава X. СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ .....	645
X-1. Metabola Burmeister 1832 — насекомые с полным превращением .....	645
X-1.1. Elytrophora Packard 1883 .....	677
X-1.1.1. Плезиоморфон Eleuterata Fabricius 1775, или «Coleoptera» auct. — жесткокрылые, или жуки .....	695
X-1.1.2. Strepsiptera Kirby 1813 — веерокрылые .....	699
X-1.2. Neuropteroidea Handlirsch 1903 — сетчатокрылообразные .....	709
X-1.2.1. Birostrata Kluge 2005 — двухоботные сетчатокрылые .....	713

X-1.2.2. Rhabdoptera Navás 1916 — верблюдки .....	729
X-1.2.3. Meganeuroptera Crampton 1916 — вислокрылки .....	736
X-1.2.3.1. Nothomegaloptera Engel 2004 — сиалиды .....	739
X-1.2.3.2. Eumegaloptera Riek 1974 — коридалоиды .....	745
X-1.3. Mecopteriformia Ax 1999 — мекоптероидные .....	748
X-1.3.1. Hymenoptera Linnaeus 1758 — перепончатокрылые .....	751
X-1.3.2. Enteracantha Kluge 2010 — скорпионницы и блохи .....	765
X-1.3.2.1. Scorpimuscæ Kluge 2013 — скорпионовые мухи .....	773
X-1.3.2.2. Metamecoptera Crampton 1930 — биттациды, или комаровки .....	778
X-1.3.2.3. Nannomecoptera Hinton 1981 .....	782
X-1.3.2.4. Calyptroptera Kluge 2013 — ледничники и блохи .....	786
X-1.3.2.4.1. Raphioptera MacLeay 1821 — ледничники, или бореиды .....	788
X-1.3.2.4.2. Aphaniptera Kirby 1816, или Siphonaptera Latreille 1825 — блохи .....	792
X-1.3.3. Diptera Linnaeus 1758 — двукрылые .....	803
X-1.3.3.1. Плезиоморфон Nemosera Latreille 1817 — длинноусые двукрылые, или комары .....	824
X-1.3.3.2. Brachocera Macquart 1834 — короткоусые двукрылые, или мухи .....	827
X-1.3.3.2.1. Плезиоморфон Mesodiptera Crampton 1916 — прямошовные мухи .....	829
X-1.3.3.2.2. Cyclorapha Brauer 1863 — круглошовные мухи .....	831
X-1.3.4. Amphimesenoptera Kiriakoff 1948 — бабочки и ручейники .....	835
X-1.3.4.1. Trichoptera Kirby 1813 — ручейники .....	839
X-1.3.4.2. Lepidoptera Linnaeus 1758 — чешуекрылые, или бабочки .....	847
X-1.3.4.2.1. Плезиоморфон Protolepidoptera Packard 1895 — зубатые моли .....	852
X-1.3.4.2.2. Glossolepidoptera Kluge 2005 — хоботные бабочки .....	855
X-1.3.4.2.2.1. Плезиоморфон Palaeolepidoptera Packard 1895 — первичные беззубые моли .....	857
X-1.3.4.2.2.2. Neolepidoptera Packard 1895 .....	859
Авторство типифицированных названий встречающихся в тексте .....	864
Материал, использованный для оригинальных рисунков .....	878
Указатель признаков .....	880
Литература .....	948
Указатель латинских названий таксонов .....	990
Аннотированный алфавитный указатель латинских терминов .....	1012
Аннотированный алфавитный указатель русских названий и терминов .....	1023
Рисунки и таблицы .....	1036



**Н.Ю. Клюге**

**СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ  
И ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА**

В двух томах

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2020

**Н.Ю. Клюге**

**СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ  
И ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА**

Том 2

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2020

УДК 595:575.86  
ББК 28.02+28.691  
К52

К52 **Клюге Н.Ю.**

Систематика насекомых и принципы кладоэндезиса. В 2 т. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2020. Том 2. I–IV + 511–1037 + I–V с.

N.J. Kluge. Insect systematics and principles of cladoendesis. In 2 volumes. Moscow: KMK Scientific Press. 2020. Vol. 2. I–IV + 511–1037 + I–V p.

В книге рассматриваются систематическое положение и общая система членистоногих, общая система многоножек и систематика насекомых с подробностью до таксонов, которым принято придавать ранги отрядов и подотрядов. При этом обсуждаются все аргументированные гипотезы о филогенетических взаимоотношениях этих таксонов — т.е. гипотезы, основанные на верных или ошибочных интерпретациях реально существующих признаков; сопоставляются классификации, основанные как на разных филогенетических гипотезах, так и на разных принципах систематики.

Такой критический анализ системы насекомых стал возможным благодаря разработанному автором принципу кладоэндезиса, который представляет собой метод анализа филогении путем построения классификации, где каждой филогенетической ветви соответствует голофилетический таксон, а каждой неразрешенной области филогенетического древа соответствует плезиоморфон, и признаки всех таксонов формулируются как иерархически взаимосвязанные. Здесь нет формальных рангов (таких, как класс или род); благодаря разработанным автором принципам номенклатуры (базирующимся на Международном кодексе зоологической номенклатуры и на сложившихся традициях) каждый таксон снабжен собственным неповторяющимся названием, что облегчает обсуждение его характеристик, статуса и систематического положения. Первая глава книги, посвященная общим вопросам реконструирования филогении, построения классификации и принципам номенклатуры биологических таксонов, представляет интерес для широкого круга биологов. В ней, в частности, объясняется, в чем состоит противоречие между широко используемыми матричными методами филогенетического анализа и теорией эволюции.

В книге использованы оригинальные данные автора по морфологии и метаморфозу насекомых, некоторые из которых публикуются впервые.

Книга рассчитана как на исследователей, работающих в области систематики членистоногих, так и на преподавателей высших учебных заведений, аспирантов и студентов, изучающих энтомологию и зоологию. Эта книга может быть использована также людьми, не имеющими специального образования, поскольку читатель сможет найти в ней определения и объяснения всех упоминаемых терминов и понятий.

This book considers systematic position and general system of arthropods, general system of myriapods and systematics of insects detailed up to the taxa which are usually accepted in ranks of orders and suborders. With this, here are discussed all argued hypotheses about phylogenetic relationships of these taxa — i.e., hypotheses based on correct or erroneous interpretations of really existent characters; classifications based of various phylogenetic hypotheses and on various principles of systematics are compared.

Such critical analysis of insect system became possible thanks to the elaborated by the author principle of cladoendesis, which represent a method of phylogenetic analysis by means of building a classification, in which each phylogenetic branch is represented by a holophyletic taxon, and each non-resolved portion of phylogenetic tree is represented by a plesiomorphon, and characters of all taxa are formulated as hierarchically interconnected. Formal ranks (such as class or genus) are not used here; thanks to the nomenclatural principles elaborated by the author and based on the International Code of Zoological Nomenclature and existent traditions, each taxon is supplied with its own non-repeatable name, that makes easier discussion of its characteristics, status and systematic position. The first chapter of the book, devoted to the general principles of phylogeny analysis, constructing a classification, and the principles of nomenclature of biological taxa, is of interest to a wide range of biologists. It, in particular, explains what the contradiction between the widely used matrix methods of phylogenetic analysis and the theory of evolution consists of.

The book uses the author's original data on the morphology and metamorphosis of insects, some of which are published for the first time.

The book is intended both for researchers working in the field of arthropod taxonomy, and for teachers of higher educational institutions, graduate students and students studying entomology and zoology. This book can also be used by people who do not have a special education, because the reader can find definitions and explanations of all the mentioned terms and concepts in it.

*Клюге Никита Юлиевич* —

профессор кафедры энтомологии Санкт-Петербургского государственного университета

ISBN 978-5-907213-70-8  
978-5-907213-72-2 (2)

© Н.Ю. Клюге, текст, иллюстрации, 2020  
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2020

# ОГЛАВЛЕНИЕ

## ТОМ 1

Как читать эту книгу .....	3
Предисловие .....	4
Введение .....	5
Глава I. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА .....	7
I.1. Что такое кладоэндезис .....	7
I.1.1. Определение .....	7
I.1.2. Предыстория кладоэндезиса .....	7
I.1.3. Отличие кладоэндезиса от матричных методов .....	8
I.1.4. Современный кризис биологии и его разрешение в кладоэндезисе .....	9
I.2. Понятия и термины, связанные с биологической эволюцией .....	10
I.2.1. Термин «эволюция» .....	10
I.2.2. Механизм биологической эволюции .....	11
I.2.3. Разные виды гомологий и эволюционная корреляция .....	11
I.2.4. Эволюционная консервативность признаков .....	13
I.2.5. Термины «зачаток», «рудимент» и «вестигий» .....	14
I.3. Биологический вид .....	14
I.3.1. Концепции вида .....	14
I.3.2. Реальность и нереальность биологических видов .....	15
I.3.3. Критерии биологического вида .....	17
I.4. Реконструирование филогении .....	19
I.4.1. Анализ филогении на основе синапоморфий .....	19
I.4.1.1. Термины апоморфия и плезиоморфия .....	20
I.4.1.2. Логика анализа филогении на основе синапоморфий .....	20
I.4.1.3. Взаимозависимость филогенетической теории и формулировки признаков .....	23
I.4.1.4. Область применения филогенетического анализа .....	25
I.4.1.5. Филогенетический анализ и эволюционный сценарий .....	26
I.4.1.6. Поиск апоморфий .....	28
I.4.2. Ошибочные представления об анализе филогении .....	29
I.4.2.1. Несостоятельность эмбриологического метода .....	29
I.4.2.2. Ограничения палеонтологического метода .....	30
I.4.2.3. Необязательность усложнения строения .....	32
I.4.2.4. Необязательность олигомеризации .....	32
I.4.2.5. Необязательность неспециализированности предка .....	33
I.4.2.6. Причины несостоятельности нумерических и матричных методов .....	33
I.4.2.7. Подмена молекулярного метода анализа филогении .....	38
I.5. Принципы классификации надвидовых таксонов .....	41
I.5.1. Понятия моно-, поли-, пара- и голофилии .....	41
I.5.1.1. История вопроса .....	41
I.5.1.2. Определения .....	42
I.5.1.3. Разъяснение понятий голо-, пара- и полифилия .....	43
I.5.2. Разные подходы к классификации .....	44
I.5.2.1. Кладизм, или филогенетическая систематика .....	44
I.5.2.2. Традиционализм, или эволюционная систематика .....	46
I.5.2.3. Градизм .....	47
I.5.3. Принципы классификации с точки зрения кладоэндезиса .....	47
I.5.3.1. Польза и вред парафилиетического (предкового) таксона .....	48
I.5.3.2. Плезиоморфоны .....	49
I.5.3.3. Стремление классификации к кладистическому идеалу .....	49
I.5.3.4. Причины разногласий между кладистами и традиционалистами .....	53
I.5.4. Относительные и абсолютные ранги таксонов .....	54
I.5.4.1. Строгая иерархичность классификации .....	54
I.5.4.2. Абсолютные ранги .....	55
I.5.4.3. Неравноценность абсолютных рангов .....	57
I.5.4.4. Проблема рода .....	58
I.6. Принципы номенклатуры таксонов .....	59
I.6.1. Общие принципы номенклатур биологических таксонов .....	61
I.6.1.1. Пригодность и валидность названий .....	61



I.6.1.2. Принцип приоритета.....	62
I.6.2. Разные типы номенклатур и названий .....	63
I.6.3. Ранговые номенклатуры .....	66
I.6.3.1. Названия, регулируемые Международным кодексом зоологической номенклатуры (МКЗН) .....	67
I.6.3.2. Ранговые названия высших таксонов.....	73
I.6.4. Базовый формат типифицированных названий и иерархическая номенклатура .....	74
I.6.4.1. Базоним видового названия .....	74
I.6.4.2. Базовый формат типифицированных названий.....	75
I.6.4.3. Иерархические названия .....	76
I.6.4.2. Старшинство названий группы рода и группы семейства .....	78
I.6.5. Циркумскриптная (объемная) номенклатура.....	80
I.6.5.1. Термины, характеризующие циркумскрипцию надвидовых таксонов.....	81
I.6.5.2. Критерии пригодности циркумскриптных названий.....	81
I.6.5.3. Соответствие по циркумскрипции .....	82
I.6.5.4. Валидность циркумскриптных названий.....	83
I.6.6. Недоразумения, связанные с названиями .....	83
I.6.6.1. Стихийно складывающиеся значения нетипифицированных названий .....	83
I.6.6.2. Пример мифообразования: теория о полифилии Hexapoda.....	84
I.6.7. Сочетание циркумскриптной и иерархической номенклатуры .....	87
I.6.7.1. Применение разных номенклатур .....	87
I.6.7.2. Написание видового названия в безранговой классификации.....	87
I.6.7.3. План изложения таксономической работы .....	88
I.7. Зоологические каталоги .....	89
I.7.1. Каталоги названий.....	89
I.7.2. Принципы составления таксономических каталогов .....	90
Глава II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВРЕМЕНИ.....	93
II.1. Географическое распространение .....	93
II.2. Особенности палеонтологической летописи насекомых .....	95
Глава III. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ .....	100
III-1. Somobialia Rafinesque 1815 — живые организмы .....	100
III-1.1. Eucaryota Chatton 1925 .....	101
III-1.1.1. Metazoa Haeckel 1874 — многоклеточные животные .....	105
III-1.1.1.1. Monostomata Huxley 1875 .....	110
III-1.1.1.1.1. Naemataria Haeckel 1874.....	114
III-1.1.1.1.1.1. Peritoneata nom. nov. — целомические животные .....	115
III-1.1.1.1.1.1.1. Metameria Valentine 1973 — сегментированные.....	117
Глава IV. ОБЩАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТОНОГИХ.....	123
IV-1. Gnathopoda Lankester 1877 — членистоногие в широком смысле.....	123
IV-1.1. Onychophora Grube 1853 — онихофоры .....	134
IV-1.2. Tardigrada Spallanzani 1776 — тихоходки.....	138
IV-1.3. Euarthropoda Lankester 1904 — настоящие членистоногие .....	141
IV-1.3.1. † Trilobitomorpha Størmer 1944 — трилобитообразные .....	155
IV-1.3.2. Chelicerophora Dubinin 1959 .....	157
IV-1.3.2.1. Pantopoda Gerstaecker 1863 — морские пауки .....	160
IV-1.3.2.2. Chelicerata Heymons 1901 — хелицеровые.....	162
IV-1.3.3. Mandibulata Snodgrass 1935.....	173
IV-1.3.3.1. Eucrustacea Kingsley 1894 — ракообразные.....	178
IV-1.3.3.1.1. Cephalocarida Sanders 1955 .....	184
IV-1.3.3.1.2. Remipedia Yager 1981.....	186
IV-1.3.3.1.3. Malacostracia Pearce 1936.....	187
IV-1.3.3.1.4. Gnathostraca Dahl 1956 — жаброноги .....	189
IV-1.3.3.1.5. Soropodoidea Beklemishev 1952 .....	191
IV-1.3.3.1.6. Ostrapoda Straus 1821.....	192
IV-1.3.3.2. Atelocerata Heymons 1901 — неполноусые .....	194
Глава V. СИСТЕМАТИКА MYRIAPODA.....	200
V-1. Myriapoda Latreille 1802 — многоножки .....	200
V-1.1. Progoneata Pocock 1893.....	204
V-1.1.1. Symphyla Ryder 1880 — симфилы.....	206
V-1.1.2. Collifera Boudreaux 1979.....	212
V-1.1.2.1. Diplopoda Blainville in Gervais 1844 — диплоподы, или двупарноногие .....	214

V-1.1.2.2. Pauropoda Lubbock 1868 — пауроподы.....	219
V-1.2. Chilopoda Latreille 1817 — хилоподы, или губоногие.....	222
V-1.2.1. Notostigmophora Verhoeff 1901 — мухоловки, или скутигеры.....	229
V-1.2.2. Pleurostigmophora Verhoeff 1901 .....	230
V-2. Вымершие группы, предположительно относимые к Myriapoda.....	233
Глава VI. СИСТЕМАТИКА НЕХАРОДА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ .....	235
VI-1. Hexapoda Latreille 1802 — шестиножки, или насекомые .....	235
VI-1.1. Entognatha Stummer-Traunfels 1891 — скрыточелюстные.....	257
VI-1.1.1. Diplura Börner 1904 — двухвостки .....	261
VI-1.1.1.1. Rhabdura Cook 1896 — камподоиды.....	268
VI-1.1.1.2. Prodicellura Crampton 1916 — прояпигиды.....	269
VI-1.1.1. Dicellurata Pages 1959 — япигиды .....	270
VI-1.1.2. Ellipura Börner 1910.....	271
VI-1.1.2.1. Collembola Lubbock 1870 — ногохвостки.....	272
VI-1.1.2.2. Protura Silvestri 1907 — протуры, или бессяжковые.....	277
VI-1.2. Amyocerata Remington 1955 — безмышцеусые .....	281
VI-1.2.1. Triplura Ewing 1942 — трехвостки, или треххвостые щетинохвостки .....	298
VI-1.2.1.1. Zygentoma Börner 1904.....	302
VI-1.2.1.2. Microcoryphia Verhoeff 1904 .....	307
Глава VII. СИСТЕМАТИКА РТЕРЫГОТА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ДРЕВНЕКРЫЛЫЕ.....	312
VII-1. Pterygota Gegenbaur 1878 — крылатые насекомые.....	312
VII-1.1. Ephemeroptera Hyatt & Arms 1890 — поденки .....	336
VII-1.1.A. Общая характеристика Ephemeroptera .....	337
VII-1.1.B. Классификация Ephemeroptera с учетом вымерших групп.....	356
VII-1.1.B-1. Panephemeroptera Crampton 1928, или Ephemeroptera s.l. ....	356
VII-1.1.B-1.1. Panephemeroptera неясного систематического положения.....	357
VII-1.1.B-1.2. Euephemeroptera Kluge 2000, или Ephemeroptera s.l. ....	359
VII-1.1.B-1.2.1. † Плезиоморфон Permoplectoptera Tillyard 1932.....	360
VII-1.1.B-1.2.2. Euplectoptera Tillyard 1932, или Ephemeroptera s.str. ....	361
VII-1.2. Metapterygota Börner 1909.....	362
VII-1.2.1. Odonata Fabricius 1793 — стрекозы.....	367
VII-1.2.1.A. Общая характеристика Odonata .....	367
VII-1.2.1.B. Классификация Odonata с учетом вымерших групп.....	378
VII-1.2.1.B-1. Odonatoptera Lameere 1900, или Odonata s.l. ....	378
VII-1.2.1.B-1.1. Палеозойско-триасовые стрекозы .....	381
VII-1.2.1.B-1.2. Neodonata Martynov 1938, или Odonata s.str. ....	384
VII-1.2.1.B-1.2.1. Zygotera Selys 1854 — равнокрылые стрекозы .....	385
VII-1.2.1.B-1.2.2. Anisopteroides Lameere 1935.....	388
VII-1.2.1.B-1.2.2.1. Anisoptera Selys 1854 — разнокрылые стрекозы.....	389
VII-1.2.1.B-1.2.2.2. Eriophlebioptera Lohmann 1996.....	391
VII-1.2.1.B-1.2.2.3. Вымершие группы, относящиеся к Anisopteroides .....	392
VII-1.2.2. † Protorrhynchota Rohdendorf 1968 .....	392
Глава VIII. СИСТЕМАТИКА НЕОРТЕРА: ОБЩАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ОРТОПТЕРОИДНЫЕ .....	398
VIII-1. Neoptera Martynov 1923 — новокрылые.....	398
VIII-1.1. Idioprothoraca Kluge 2012.....	405
VIII-1.1.1. Embioptera Lameere 1900 — эмбии.....	407
VIII-1.1.2. Notoptera Crampton 1915 — гриллоблаттиды .....	413
VIII-1.2. Rhipineoptera Kluge 2012 — вееронокрылые .....	417
VIII-1.2.1. Plecoptera Burmeister 1839 — веснянки.....	419
VIII-1.2.2. Tegminoptera Kluge 2013 — пряморылообразные .....	429
VIII-1.2.2.1. Pandictyoptera Crampton 1917 .....	431
VIII-1.2.2.1.A. Общая характеристика Pandictyoptera .....	432
VIII-1.2.2.1.B. Классификация Pandictyoptera с учетом вымерших групп .....	435
VIII-1.2.2.1.B-1. Holorandictyoptera Kluge 2010, или Pandictyoptera s.l. ....	436
VIII-1.2.2.1.B-1.1. † Плезиоморфон Palaeoblattariae Scudder 1879 — древние тараканы .....	437
VIII-1.2.2.1.B-1.2. Сруттовопоситория Kluge 2010, или Pandictyoptera s.str. ....	438
VIII-1.2.2.1.B-1.2.1. Raptoriae Latreille 1802 — богомолы .....	439
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2. Oothecophora Kluge 2010.....	443
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2.1. Плезиоморфон Neoblattariae Scudder 1895 — настоящие тараканы .....	445
VIII-1.2.2.1.B-1.2.2.2. Isoptera Brullé 1832 — термиты.....	451

VIII-1.2.2.2. Saltatoria Latreille 1817, или Orchesopia Rafinesque 1815 — прыгающие прямокрылые, или сальтатории .....	457
VIII-1.2.2.2.1. † Плезиоморфон Permorchestia Kluge 2016 .....	462
VIII-1.2.2.2.2. Neorchestia Kluge 2016 .....	463
VIII-1.2.2.2.2.1. Dolichocera Bey-Bienko 1964 — длинноусые прямокрылые .....	464
VIII-1.2.2.2.2.2. Caelifera Ander 1936 — короткоусые прямокрылые .....	475
VIII-1.2.2.3. Spectra Latreille 1802 — палочники .....	481
VIII-1.2.2.4. Dermaptera Burmeister 1838 — уховертки .....	488
VIII-1.2.2.4.A. Общая характеристика Dermaptera .....	489
VIII-1.2.2.4.B. Классификация Dermaptera с учетом вымерших групп .....	499
VIII-1.2.2.4.B-1. Dermapteroidea Jeannel 1949, или Dermaptera s.1 .....	499
VIII-1.2.2.4.B-1.1. † Плезиоморфон Protelytroptera Tillyard 1931 .....	500
VIII-1.2.2.4.B-1.2. Brachydermaptera Kluge 2003, или Dermaptera s.2 .....	501
VIII-1.2.2.4.B-1.2.1. † Плезиоморфон Archidermaptera Bey-Bienko 1936 .....	502
VIII-1.2.2.4.B-1.2.2. Neodermaptera Engel 2003, или Dermaptera s.3 .....	504
VIII-1.3. Eumetabola Hennig 1953 .....	507

## ТОМ 2

Глава IX. СИСТЕМАТИКА PARAMETABOLA .....	511
IX-1. Parametabola Crampton 1938 .....	511
IX-1.1. Zoraptera Silvestri 1913 — зораптеры .....	514
IX-1.2. Acercaria Börner 1904 .....	520
IX-1.2.1. Panpsocoptera Crampton 1938 — сеноедообразные .....	524
IX-1.2.1.1. Плезиоморфон Parapsocida Tillyard 1926 — примитивные сеноеды .....	532
IX-1.2.1.2. Eupsocida Tillyard 1926 — настоящие сеноеды .....	535
IX-1.2.1.3. Parasita Latreille 1796 .....	536
IX-1.2.1.3.1. Mallophaga Nitzsch 1818 — пухоеды .....	539
IX-1.2.1.3.1.1. Amblycera Kellogg 1896 .....	541
IX-1.2.1.3.1.2. Ischnocera Kellogg 1896 .....	543
IX-1.2.1.3.2. Siphunculata Latreille 1825 — настоящие вши .....	545
IX-1.2.1.3.3. Rhyncophthirina Ferris 1931 — слоновьи вши .....	550
IX-1.2.2. Condylognatha Börner 1904 .....	555
IX-1.2.2.1. Thysanoptera Haliday 1836 — трипсы .....	561
IX-1.2.2.1.A. Общая характеристика Thysanoptera .....	561
IX-1.2.2.1.B. Классификация Thysanoptera с учетом вымерших групп .....	569
IX-1.2.2.1.B-1. Panphysapoda Kluge 2019, или Thysanoptera s.l. ....	570
IX-1.2.2.1.B-1.1. † Palaeophysapoda Kluge 2019 .....	571
IX-1.2.2.1.B-1.2. Neothysanoptera Kluge 2019, или Thysanoptera s.str. — настоящие трипсы .....	573
IX-1.2.2.2. Arthroidignatha Spinola 1850 — членистохоботные .....	575
IX-1.2.2.2.1. Hemelytrata Fallén 1829 .....	582
IX-1.2.2.2.1.1. Auchenorrhyncha Dumeril 1805 — цикадообразные .....	586
IX-1.2.2.2.1.1.1. Плезиоморфон Euhomoptera Crampton 1916 .....	592
IX-1.2.2.2.1.1.2. Subtericornes Amyot & Serville 1843 — фульгориоды .....	594
IX-1.2.2.2.1.2. Heteropteroidea Schlee 1969 .....	596
IX-1.2.2.2.1.2.1. Coleorrhyncha Myers & China 1929 .....	598
IX-1.2.2.2.1.2.2. Heteroptera Latreille 1810 — полужесткокрылые, или клопы .....	601
IX-1.2.2.2.1.3. † Progonocimex/fg1 — прогоноцимициды .....	607
IX-1.2.2.2.2. Plantisuga Dumeril 1805 .....	608
IX-1.2.2.2.2.1. Psyllaleyroda Kluge 2010 .....	610
IX-1.2.2.2.2.1.1. Saltipedes Amyot & Serville 1843 — псиллиды, или листоблошки .....	612
IX-1.2.2.2.2.1.2. Scytinelytra Amyot & Serville 1843 — алейродиды, или белокрылки .....	619
IX-1.2.2.2.2.2. Aphidococca Kluge 2010 .....	628
IX-1.2.2.2.2.2.1. Gynaptera Laporte 1834 — тли .....	629
IX-1.2.2.2.2.2.2. Gallinsecta De Geer 1776 — кокциды, или червецы и щитовки .....	635
Глава X. СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ .....	645
X-1. Metabola Burmeister 1832 — насекомые с полным превращением .....	645
X-1.1. Elytrophora Packard 1883 .....	677
X-1.1.1. Плезиоморфон Eleuterata Fabricius 1775, или «Coleoptera» auct. — жесткокрылые, или жуки .....	695
X-1.1.2. Strepsiptera Kirby 1813 — веерокрылые .....	699
X-1.2. Neuropteroidea Handlirsch 1903 — сетчатокрылообразные .....	709
X-1.2.1. Birostrata Kluge 2005 — двухоботные сетчатокрылые .....	713

X-1.2.2. Rhabdoptera Navás 1916 — верблюдки .....	729
X-1.2.3. Meganeuroptera Crampton 1916 — вислокрылки .....	736
X-1.2.3.1. Nothomegaloptera Engel 2004 — сиалиды .....	739
X-1.2.3.2. Eumegaloptera Riek 1974 — коридалоиды .....	745
X-1.3. Mecopteriformia Ax 1999 — мекоптероидные .....	748
X-1.3.1. Hymenoptera Linnaeus 1758 — перепончатокрылые .....	751
X-1.3.2. Enteracantha Kluge 2010 — скорпионницы и блохи .....	765
X-1.3.2.1. Scorpimuscæ Kluge 2013 — скорпионовые мухи .....	773
X-1.3.2.2. Metamecoptera Crampton 1930 — биттациды, или комаровки .....	778
X-1.3.2.3. Nannomecoptera Hinton 1981 .....	782
X-1.3.2.4. Calyptroptera Kluge 2013 — ледничники и блохи .....	786
X-1.3.2.4.1. Raphioptera MacLeay 1821 — ледничники, или бореиды .....	788
X-1.3.2.4.2. Aphaniptera Kirby 1816, или Siphonaptera Latreille 1825 — блохи .....	792
X-1.3.3. Diptera Linnaeus 1758 — двукрылые .....	803
X-1.3.3.1. Плезиоморфон Nemosera Latreille 1817 — длинноусые двукрылые, или комары .....	824
X-1.3.3.2. Brachocera Macquart 1834 — короткоусые двукрылые, или мухи .....	827
X-1.3.3.2.1. Плезиоморфон Mesodiptera Crampton 1916 — прямошовные мухи .....	829
X-1.3.3.2.2. Cyclorapha Brauer 1863 — круглошовные мухи .....	831
X-1.3.4. Amphimesenoptera Kiriakoff 1948 — бабочки и ручейники .....	835
X-1.3.4.1. Trichoptera Kirby 1813 — ручейники .....	839
X-1.3.4.2. Lepidoptera Linnaeus 1758 — чешуекрылые, или бабочки .....	847
X-1.3.4.2.1. Плезиоморфон Protolepidoptera Packard 1895 — зубатые моли .....	852
X-1.3.4.2.2. Glossolepidoptera Kluge 2005 — хоботные бабочки .....	855
X-1.3.4.2.2.1. Плезиоморфон Palaeolepidoptera Packard 1895 — первичные беззубые моли .....	857
X-1.3.4.2.2.2. Neolepidoptera Packard 1895 .....	859
Авторство типифицированных названий встречающихся в тексте .....	864
Материал, использованный для оригинальных рисунков .....	878
Указатель признаков .....	880
Литература .....	948
Указатель латинских названий таксонов .....	990
Аннотированный алфавитный указатель латинских терминов .....	1012
Аннотированный алфавитный указатель русских названий и терминов .....	1023
Рисунки и таблицы .....	1036