

<http://yadyra.ru>

**Российский Государственный Аграрный Университет
МСХА имени К.А. Тимирязева**

Кафедра сельскохозяйственной энтомологии

Систематика и классификация насекомых. Развитие систематики и современные системы насекомых

Выполнил
студент группы
агрономического факультета

Проверил

**Москва
2005**

Содержание

Введение	3
Принципы систематики	3
Реконструирование филогении	4
Понятия моно-, поли-, пара- и голофилии	7
Построение системы	8
Зоологическая номенклатура	9
Написание названий	11
Названия высших таксонов	12
История развития систематики насекомых.....	13
Додарвиновский период	14
Систематика в древности.....	14
Систематика в средневековье.....	15
Систематика эпохи Возрождения	15
Систематика эпохи Просвещения.....	16
Систематика на рубеже XVIII - XIX вв., Ж.Б. Ламарк и система животного мира.....	18
Дарвиновский период.....	19
Современный период	20
Отечественная систематика насекомых	23
Систематика эпохи Просвещения.....	23
Систематика конца XVIII - первой половины XIX в	24
Отечественная систематика насекомых со второй половины XIX в. и до современности	26
Разные школы в систематике	30
Кладизм, или филогенетическая систематика.....	30
Традиционализм, или эволюционная систематика	31
Градизм.....	32
Реальная систематика.....	33
Список используемой литературы.....	34

Введение

Задачи систематики, или таксономии, – построение и обоснование системы живых организмов. Конкретные элементы такой системы (например, класс *Insecta* или вид *Scarabaeus sacer*) называются таксонами.

Систематика представляет собой тот необходимый раздел биологии, без которого все остальные разделы не имели бы прогностической ценности и оставались бы лишь описательными дисциплинами. Биолог всегда имеет дело с таксонами; если изучает индивидуальные свойства отдельных особей, то, как правило, лишь для того, чтобы сделать вывод о свойствах того или иного таксона. Знания о строении, функциях и онтогенезе живых организмов имеют прогностическую ценность только в том случае, если они отнесены к какому-то определенному таксону, а не к «некоторым живым существам» вообще. Это связано с тем, что 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. Систематика живых организмов традиционно строится как отражение их филогении (или «естественной системы», как ее называли до создания эволюционной теории), так что 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?»). Этот переход легче всего осуществляется в тех случаях, когда касается наиболее легко доступных для изучения особенностей организмов. Для насекомых, как и для многих других групп организмов, наиболее легко изучаемыми являются особенности внешней морфологии. Вследствие того, что изучение внешней морфологии, как правило, не связано с техническими 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 — наука только о внешней морфологии, а изучение других структур и свойств организмов лежит где-то за пределами интересов систематики. На самом же деле исследования во всех областях биологии могут (и должны) быть использованы в систематике, если довести их до соответствующего уровня.

В литературе существуют дискуссии о системе в филогении насекомых; эти разногласия связаны с разными представлениями о происхождении и филогении членистоногих и о происхождении насекомых. В связи с этим нельзя рассматривать систематику насекомых в отрыве от системы и филогении других групп членистоногих.

Принципы систематики

Считается общепринятым, что классификация видов живых организмов должна строиться по строго иерархическому принципу: каждая систематическая группа (таксон) входит в состав таксона более высокого ранга, причем один и тот же таксон не может входить в состав двух или более таксонов одинакового ранга. В этом отношении

классификация видов живых организмов отличается от классификаций многих других природных объектов (химических элементов, веществ и др.). С давних времен система живых организмов создавалась не просто как удобная классификация, а как отражение объективно существующей в природе закономерности (К. Линней в «Философии ботаники» писал, что не признак определяет род, а род определяет признак). Однако лишь с развитием эволюционной теории стал в общих чертах понятен природный механизм, благодаря которому эта закономерность существует. Единство каждого таксона обеспечивается происхождением всех членов этого таксона от общего предка, а иерархия системы обеспечивается тем, что увеличение числа видов происходит путем дивергенции (разделения одного предкового вида на два или несколько дочерних), тогда как образование одного вида от двух или нескольких предковых в большинстве случаев невозможно. Здесь следует обратить внимание на одну деталь, часто упускаемую из вида. Естественную иерархическую систему с более или менее четко очерченными видами и таксонами более высоких рангов образуют лишь временные срезы филогенетического древа: современный срез (т. е. совокупность всех современных организмов) и срезы, представленные сохранившимися ископаемыми. Если же взять всю совокупность когда-либо существовавших организмов (что можно сделать лишь мысленно), то они образуют единое филогенетическое древо, т. е. непрерывную ветвящуюся цепь поколений, и не могут быть разбиты ни на виды, ни тем более на таксоны более высокого ранга.

До сих пор нет полного единогласия по поводу принципов построения системы живых организмов. Представители разных школ систематиков декларируют разные принципы построения системы: кладисты, или «филогенетические систематики» (Hennig, 1981 и др.), — однозначное соответствие всех таксонов ветвям филогенетического древа; традиционалисты, или «эволюционные систематики», — соответствие таксонов ветвям филогенетического древа лишь отчасти, постольку, поскольку это согласуется с принципом единства строения организмов в таксоне; градисты — соответствие таксонов уровням организации (это понятие не имеет объяснения в существующей сейчас теории эволюции); фенетики устанавливают иерархию таксонов на основании числа признаков, общих для этих таксонов (при этом уровни сходства таксонов вычисляются по произвольно выбранным формулам и в результате этого оказываются субъективными). Однако, как будет показано ниже, декларируемые принципы не всегда совпадают с теми принципами, которые используются в действительности.

Реконструирование филогении

Большинство современных систематиков сходятся во мнении, что для построения системы необходимо знание филогении. Одно из возможных действий при реконструировании филогении — построение эволюционного сценария, т.е. описание предполагаемого пути эволюции с указанием возможных причин каждого эволюционного изменения. Например, некоторые авторы описывают следующий эволюционный путь: от кольчатых червей — к онихофорам — к многоножкам — к насекомым. Но не менее убедительным выглядит описание другого пути: от кольчатых червей — к трилобитам — к ракообразным — к насекомым. При этом ясно, что насекомые не могли возникнуть двумя разными путями и верна лишь одна из гипотез. Построения эволюционного сценария недостаточно для доказательства филогенетической гипотезы.

Аргументированное представление о филогении можно получить лишь с помощью кладистического анализа, т.е. реконструкции филогении на основе апоморфий.

Термин апоморфия, или апоморфный признак, означает прогрессивный (т.е. производный, вторичный, или продвинутый) признак, тогда как под термином плезиоморфия, или плезиоморфный признак, понимается примитивное (т. е. первичное, исходное, анцестральное, предковое, генерализованное) состояние, альтернативное апоморфий. Термины «прогрессивный» и «примитивный» нередко связывают с понятиями «более совершенный» и «менее совершенный» или «более сложный» и «более простой», что может внести путаницу. Термины «апоморфный» и «плезиоморфный» имеют только одно значение — направление эволюционного изменения данного признака в данном случае, что делает эти термины более строгими. Апоморфия, отличающая данный таксон от всех прочих, называется его аутапоморфией (или автапоморфией), а апоморфия, общая для нескольких таксонов, называется их синапоморфией. Плезиоморфия, общая для нескольких таксонов, называется их симплезиоморфией.

Кладистический анализ базируется на предположении, что эволюционные преобразования неповторимы и происходят только в одном направлении (от плезиоморфии к апоморфий). Для того чтобы доказать, что несколько таксонов образуют единую филогенетическую ветвь, необходимо выявить у них хотя бы одну синапоморфию, которая при этом являлась бы аутапоморфией для всей этой ветви. Так, апоморфия 2 (рис. 1 В, отмечена черными квадратами) является синапоморфией таксонов b и c и аутапоморфией ветви b-c. Наличие этой апоморфий доказывает реальное существование ветви b-c и ее происхождение от общего гипотетического предка d, у которого и возникла эта апоморфия 2. В то же время наличие у нескольких таксонов симплезиоморфии не свидетельствует о том, что эти таксоны имеют общего предка, отличного от предков других таксонов. Так, плезиоморфия 1 (рис. 1 В, отмечена белыми квадратами) не позволяет ничего сказать о филогенетических отношениях таксонов a и b кроме того, что эти таксоны не относятся к ветви c. Симплезиоморфия 3 (рис. 1 С, отмечена белыми квадратами) относится к филогенетической ветви b-c, но наличия одной только этой симплезиоморфии было бы недостаточно для доказательства реального существования этой филогенетической ветви.

Для выявления полярности признака (т. е. для выяснения, какое состояние признака является плезиоморфным, а какое апоморфным) можно использовать принцип внешней группы, который выражается в следующем. Допустим, что мы уже выявили существование некоторых филогенетических ветвей — например, ветви b-c (рис. 1В или 1С). Для выяснения филогенетических отношений внутри этой ветви мы будем исследовать признаки, различающиеся у разных представителей данной ветви (в ветви b-c это признак 1). В этом случае плезиоморфными окажутся те состояния признаков, которые помимо данной ветви встречаются также где-то за ее пределами (в приведенном примере — в ветви a).

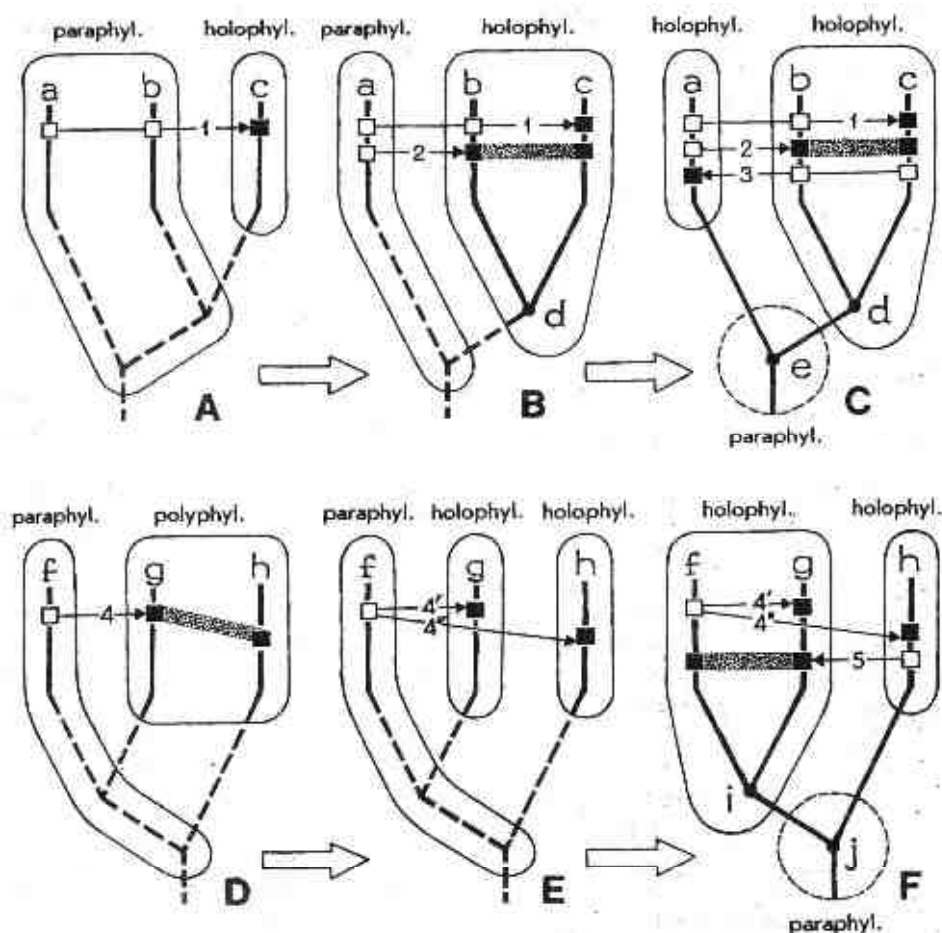


Рис. 1. Изменение классификации организмов в процессе выявления новых апоморфий и реконструирования филогении. Ориг. а-ж — таксоны (а-с, f-h — существующие, d, e, i, j — предковые и, как правило, гипотетические); жирной линией показано филогенетическое древо (сплошной линией — реконструированные участки, прерывистой линией — неизвестные участки); тонкой линией объединены таксоны (сплошной линией — известные, прерывистой линией — гипотетические); 1, 2, 3, 4, 4', 4'', 5 — номера признаков, тонкая стрелка показывает направление от плезиоморфии (белый квадратик) к апоморфии (черный квадратик); holophyl. — голофилетический таксон, paraphyl. — парафилетический таксон, polyphyl. — полифилетический таксон; толстые светлые стрелки показывают изменение системы, построенной для одних и тех же организмов: от А к С и от D к F.

Четкая формулировка принципов кладистического анализа вызвала у многих исследователей соблазн формализовать процесс реконструкции филогении и использовать для этой цели компьютер. В настоящее время составлены компьютерные программы для построения филогении на основе заранее выявленных апоморфий. Однако эти программы не позволяют отличить истинные синапоморфии от искусственных (т. е. от признаков, одинаково сформулированных, но разных по своей природе). Поэтому при наличии наряду с истинными апоморфиями искусственных апоморфий (а также конвергенции и параллелизмов) и при предположении о необратимости и неповторимости эволюции, как правило, получается вывод, что филогенетическое древо построить невозможно. Чтобы обойти это препятствие, вводится допущение, что эволюция может быть обратимой и (или) повторимой, тогда компьютер строит множество возможных деревьев. Чтобы выбрать из этих деревьев единственное, используют такой далекий от всяких биологических теорий способ, как поиск «наиболее экономной» филогении, в которой нарушение принципа необратимости и (или) неповторимости происходит наименьшее

число раз. Такую «экономную» филогению вряд ли можно считать наиболее правильной, поскольку в природе неизвестен механизм, который заставлял бы организмы избирать наиболее экономный в каком бы то ни было отношении путь эволюции. Неудачи с использованием компьютера вызваны тем, что процесс реконструкции филогении нельзя разбивать на последовательные этапы: сначала формализация признаков и установление их полярности (плезиоморфия — апоморфия) без использования компьютера, а затем обработка данных и реконструкция филогении с помощью компьютера. Сформулировать признаки и установить их полярность можно только имея представление о филогении группы, так что вся работа должна выполняться одновременно, без разбиения на этапы.

Понятия моно-, поли-, пара- и голофилии

В зависимости от филогенетической природы таксонов их разделяют на монофилетические, полифилетические, парафилетические и голофилетические. Разными авторами предложены различные определения понятия монофилия, иногда противоречивые. Если исходить из того, что все живые организмы произошли от общего предка, то определение монофилии как «происхождение от одного общего предка» надо считать явно недостаточным, так как в этом случае «монофилетическим» окажется любой таксон. Некоторые авторы определяют монофилетический таксон как таксон, происходящий «по одной или более линиям от одного непосредственно предкового таксона того же самого или более низкого ранга». Очевидно, что такое определение абсолютно неприемлемо, поскольку определяющим в нем является искусственное понятие ранга таксона, и в результате этого само понятие монофилии становится искусственным. При таком определении можно любой набор видов сделать «монофилетическим» таксоном, если придать ему и его предкам необходимые для этого ранги.

Целесообразнее всего считать монофилетическим в широком смысле слова таксон, включающий в себя предка, общего для всех членов этого таксона, а также все виды, расположенные на филогенетических ветвях между этим общим предком и каждым членом этого таксона. Поскольку общий предок таксона и другие предковые формы обычно в современной фауне отсутствуют и исследователям неизвестны, будет точнее сказать, что предок не помещен в состав монофилетического таксона, а удовлетворяет диагнозу этого таксона.

Голофилетическим, или, что то же самое, строго монофилетическим (т. е. монофилетическим по Хеннигу), является таксон, который не только включает общего предка, но также включает всех потомков этого предка. Среди признаков, характеризующих голофилетический таксон, имеются апоморфии, или так называемые конститутивные признаки — т. е. аутапоморфии таксона, являющиеся при этом синапоморфиями всех групп, входящих в этот таксон. На рис. 1С голофилетическими являются таксоны а, b-c, с.

Парафилетическим называется таксон, включающий в себя предка, общего для всех членов этого таксона, но включающий не всех потомков этого предка. Парафилия является разновидностью монофилии в широком смысле слова, но она отлична от монофилии по Хеннигу (т. е. голофилии). В отличие от голофилетического, парафилетический таксон является предковым для другого таксона и отличается от него лишь плезиоморфиями (т. е. не имеет по сравнению с ним конститутивных признаков).

Парафилетический таксон a-b (рис. 1 А) является предковым для таксона c и характеризуется лишь плезиоморфией 1.

Полифилетическим называется таксон, не включающий в себя ближайшего предка, общего для всех членов данного таксона, либо не включающий в себя какие-либо участки филогенетических ветвей, соединяющих общего предка таксона с каким-либо из его членов (точнее сказать, эти предки не удовлетворяют диагнозу таксона). Признак, на котором основан диагноз полифилетического таксона, возникал в эволюции независимо несколько раз. Полифилетический таксон g-h (рис. 1 D) характеризуется признаком 4, который независимо возник у g и h.

Общий предок таксона. Общим предком таксона у обоеполых организмов является вид или более мелкая совокупность особей (подвид, раса, популяция), внутри которой осуществляется свободное перераспределение генетической информации; у организмов, не имеющих полового размножения, — это единичная особь. На практике предковый вид таксона, как правило, в современной природе отсутствует, в ископаемом состоянии в большинстве случаев неизвестен и зачастую не может быть теоретически реконструирован с достаточной точностью. Обычно удается реконструировать общего предка таксона лишь с точностью до признаков рода, семейства или таксона более высокого ранга. В этом случае говорят не о предковом виде, а соответственно о предковом роде, предковом семействе и т.п. При этом надо помнить, что не весь названный таксон является предковым, а лишь один, неизвестный нам, но некогда существовавший вид этого таксона.

Построение системы

Большинство систематиков сходятся на том, что полифилетических таксонов в системе быть не должно. Приверженцы кладизма (филогенетической систематики) считают, что право на существование имеют лишь голофилетические, но не парафилетические таксоны. Иначе говоря, по их мнению, таксоны одного ранга не могут быть материнским и дочерним, а могут быть только сестринскими. Практически, как уже говорилось, приходится называть предковыми (т. е. материнскими) таксоны разных рангов, вплоть до очень высоких, и это связано с отсутствием знаний о филогении внутри этих таксонов. Поэтому существует большое число заведомо парафилетических таксонов.

Приверженцы традиционализма (классической, или эволюционной, систематики) считают, что в системе не только могут, но и должны существовать парафилетические таксоны. С точки зрения традиционализма таксон должен прежде всего характеризоваться общими признаками, унаследованными от предка, а такими признаками являются не только апоморфий (характеризующие голофилетический таксон), но и плезиоморфий (характеризующие парафилетический таксон). Однако в традиционной систематике принято придавать разным признакам разный вес, так как если бы все признаки считались равноценными, то было бы невозможно построить иерархическую систему. При этом наибольший вес, как правило, придают апоморфным признакам, возникшим раньше других и свойственным наиболее крупной группе: такие апоморфий считаются обычно признаками таксона более высокого ранга. В результате этого по мере обнаружения новых апоморфий система изменяется в направлении увеличения объема и (или) числа голофилетических таксонов при соответствующем сокращении парафилетических

таксонов и ликвидации полифилетических таксонов.

Два варианта такого изменения показаны на схеме (рис. 1A-C и D-F). В первом случае (рис. 1 A-C) парафилетический таксон a-b по мере накопления наших знаний о неизвестных ранее апоморфиях 2 и 3 сначала сокращается в объеме (рис. 1B, таксон a), а затем (рис. 1 C, таксон a) меняет диагноз таким образом, что становится голофилетическим (благодаря тому, что к его диагнозу добавляется апоморфный признак 3, а из его состава исключается гипотетический предковый вид e).

Во втором случае (рис. 1 D-F) сначала ликвидируется полифилетический таксон g-h благодаря тому, что признак 4 (являющийся либо конвергентным, либо искусственным) рассматривается как два разных апоморфных признака 4' и 4". Затем (рис. 1 F) благодаря реконструкции филогении с помощью апоморфий 5 вся система перестраивается таким образом, что исчезает парафилетический таксон f и устанавливаются два голофилетических таксона f-g и h.

Идеальным является такое состояние системы, при котором парафилетический таксон сокращается до одного вида — общего предка для двух (или большего числа) других таксонов того же ранга (рис. 1C, таксон e и рис. 1 F, таксон j). Поскольку такой предок обычно неизвестен и является лишь гипотетическим, формально для него таксон не выделяется, и поэтому вся система состоит только из голофилетических таксонов. Такая система вполне удовлетворяет и приверженцев кладизма (так как в ней парафилетические таксоны формально отсутствуют), и приверженцев традиционной систематики (так как наличие апоморфий позволяет дать каждому таксону четкий диагноз). В большинстве случаев такая идеальная система не может быть построена из-за недостатка знаний об апоморфиях и невозможности достаточно полно реконструировать филогению.

По мере накопления этих знаний приходится менять систему, так что она все время приближается к идеальному состоянию, но не достигает его. Это, к сожалению, делает систему нестабильной и создает много неудобств для исследователей. Нестабильность нынешней системы неизбежна, поскольку система призвана быть естественной, а естественные свойства живых организмов, на которых она основана, во многом неизвестны и интенсивно изучаются. «Искусственные классы замещают естественные, пока все естественные не открыты: тогда же, когда с открытием еще многих родов они будут выявлены, весьма трудно будет установить четкие границы классов» (К.Линней. «Философия ботаники»).

Зоологическая номенклатура

Общее число видов животных неизвестно. Ежегодно описываются десятки тысяч неизвестных ранее видов животных (так называемых «новых видов» — species nova), причем это число неуклонно растет со скоростью около 3% в год. Так, если в течение 1890 г. было введено около 1000 новых названий родовой группы (т.е. названий родов и подродов животных), то в течение 1990 г. было введено около 4000 новых названий родовой группы.

Огромное число видов животных вызывает большие трудности с номенклатурой, усугубляемые нестабильностью существующей системы (см. выше). Это заставило

зоологов создать Международный кодекс зоологической номенклатуры.

Международный кодекс зоологической номенклатуры (МКЗН). Цель Кодекса — «обеспечить стабильность и универсальность научных названий животных, так чтобы название каждого таксона было единственным и отличным от других» (МКЗН, с. 29). При этом Кодекс имеет дело только с названиями, никоим образом не вмешиваясь собственно в систематику и не ограничивая научную свободу исследователей, которые вольны устанавливать объемы и иерархию таксонов в соответствии со своими взглядами и принципами.

История создания Кодекса восходит к концу XVIII в., когда начали создаваться правила номенклатуры. В 1842 г. был опубликован «Кодекс Стрикленда», в 1877— «Кодекс Дола», в 1905 г. были опубликованы «Международные правила зоологической номенклатуры» (переведенные на русский язык в 1911 г.). Первое издание «Международного кодекса зоологической номенклатуры» было опубликовано в 1961 г., второе издание с некоторыми изменениями — в 1964 г. (переведено на русский язык в 1966 г.). В настоящее время действительным является третье, исправленное издание «Международного кодекса зоологической номенклатуры», опубликованное на английском и французском языках в 1985 г. (на русском языке этот кодекс издан в 1988 г.).

Кодекс регламентирует употребление названий зоологических таксонов видовой группы (видов и подвидов), родовой группы (родов и подродов) и группы семейства (надсемейств, семейств, подсемейств, триб), но его положения не распространяются на названия таксонов ниже подвида и выше надсемейства. Для обеспечения стабильности и универсальности названий используются принцип приоритета и обозначение типов.

Принцип приоритета выражается в следующем: если один и тот же таксон имеет более одного пригодного названия (критерии пригодности названий также приведены в Кодексе), то действительным является лишь одно из этих названий, а именно то, которое было раньше других опубликовано (точнее, раньше других стало удовлетворять критериям пригодности); остальные названия считаются его младшими синонимами. Принцип приоритета ограничен 1758 г. — годом опубликования 10-го издания «*Systema Naturae*» К. Линнея (именно в этом издании, в отличие от предшествующих, Линней последовательно придерживался принципа биномиальной номенклатуры). Это значит, что все названия, опубликованные до 1758 г., автоматически считаются непригодными.

Для каждого названия таксона обозначается тип (типовой таксон). Для названия вида и подвида типом является экземпляр (называемый голотип, лектотип, неотип или синтип в зависимости от способа обозначения; кроме того, в типовую серию могут входить паратипы или паралектотипы). Для каждого названия рода и подрода обозначается типовой вид. Каждое название таксона группы семейства имеет типовой род, причем названия таксонов этой группы образуются из названия типового рода с добавлением суффикса и окончания, соответствующих рангу таксона. В случае изменения объема таксона (например, в случае его дробления на несколько более мелких таксонов того же ранга) прежнее название сохраняется за тем таксоном, к которому относится тип.

Кодекс также предписывает устранять омонимы, т.е. одинаковые названия, данные разным таксонам животных. В этом случае, так же как и в случае с синонимами, действует принцип приоритета. Название таксона видовой группы не должно повторяться в пределах одного рода, а название таксона родовой группы не должно повторяться во всем

царстве животных. При этом зоологическая номенклатура является независимой от других номенклатур (а именно от ботанической номенклатуры и от номенклатуры бактерий, которые регламентируются своими международными кодексами), так что одно и то же слово может быть названием рода животного и рода растения, но не может быть названиями двух разных родов животных.

Для того чтобы предусмотреть и разрешить все многочисленные трудности, возникающие в зоологической номенклатуре, понадобилось создать большой и сложный кодекс, состоящий из 88 статей (служащих для установления статуса названий) и большого числа рекомендаций, соблюдение которых необходимо для обеспечения максимально возможной стабильности зоологической номенклатуры. Однако даже такой тщательно разработанный кодекс не может предусмотреть всех возникающих затруднений. В спорных случаях вопрос об употреблении или изъятии из номенклатуры названия передается на рассмотрение Международной комиссии по зоологической номенклатуре, которая публикует свои решения в журнале «Bulletin of Zoological Nomenclature».

Написание названий

Здесь следует несколько подробнее остановиться на требуемых Кодексом правилах написания названий, так как с ними особенно часто приходится сталкиваться зоологам. Названия являются латинскими или латинизированными (т. е. записанными латинскими буквами и читаемыми по правилам латинской грамматики); по этимологии зоологические названия могут быть любыми (латинскими, греческими, взятыми из любых других языков либо произвольными сочетаниями букв). Все названия таксонов родовой группы и группы семейства пишутся только с заглавной буквы, а названия видовой группы — всегда со строчной буквы, независимо от их этимологии и места в предложении. В старой литературе некоторые видовые названия (например, названия, представляющие собой фамилию человека в родительном падеже) писались с большой буквы; сейчас они должны писаться только с маленькой буквы. В современной зоологической номенклатуре не используются диакретические знаки, апостроф и диэреза, употреблявшиеся ранее в некоторых названиях (например, название, первоначально писавшееся как *Baëtis*, теперь пишется *Baetis*). Не используются в современной зоологической номенклатуре внутри названий дефис, знаки препинания и цифры, вместо этого каждое название пишется в одно слово слитно (например, вместо *10-punctata* сейчас пишется *decempunctata*, вместо *s-johannis* или *st. johannis* пишется *sanctijohannis*). Единственное исключение составляют названия, включающие латинскую букву, изображающую признак таксона; такая буква пишется через дефис, например *c-album*. Все сказанное здесь относится только к зоологическим названиям, но не распространяется на названия растений, написание которых регламентируется Международным кодексом ботанической номенклатуры, допускающим употребление дефиса, диэрезы и прописной буквы в видовых названиях.

Название вида является бинарным, т. е. состоит из родового и видового названий, пишущихся раздельно без знаков препинания между ними, например *Heptagenia sulphurea*. Название подвида состоит из трех слов: собственно подвидовое название пишется после соответствующего родового и видового названий также без знаков препинания, например *Heptagenia sulphurea dalecarlica*. Если в составе рода выделяются подроды, то в названиях

видов, входящих в этот род, можно написать подродовое название, заключив его в круглые скобки и поставив между родовым и видовым названием, например *Heptagenia* (*Heptagenia*) *sulphurea*. В связи с этим нельзя писать между родовым и видовым названием какие-либо другие латинские слова, заключенные в круглые скобки. В бинарном названии вида второе слово (собственно видовое название), если это прилагательное, должно сочетаться в грамматическом роде с родовым названием; в связи с этим в ряде случаев при изменении родового названия приходится изменять и окончание видового названия. При этом подродовое название, стоящее в скобках, не влияет на грамматический род видового названия.

Приведение фамилии автора названия является необязательным, но во многих случаях желательно. Фамилия автора относится только к последнему слову в названии. Фамилия автора пишется после названия без каких-либо знаков препинания, часто ставится также год опубликования, отделенный от фамилии автора запятой. Если после первого опубликования названия вида было изменено его родовое название, фамилия автора видового названия заключается в круглые скобки. Например, *Heptagenia sulphurea* (Miiller, 1776), первоначально этот вид был описан Мюллером под названием *Ephemera sulphurea*. Если после названия приводится фамилия какого-либо другого автора (например, автора ныне принятого сочетания видового и родового названия или автора, давшего ныне принятый диагноз таксона), эта фамилия отделяется от названия таксона каким-либо иным способом (например, двоеточием), но не круглыми скобками.

Названия высших таксонов

Так же, как названия группы рода и группы семейства, названия вышестоящих таксонов являются латинскими или латинизированными и всегда пишутся с заглавной буквы. Как уже говорилось, положения Международного кодекса зоологической номенклатуры не относятся к названиям таксонов выше надсемейства.

В соответствии с правилами Кодекса все названия группы вида, группы рода и группы семейства по способу употребления являются ранговыми, а все названия группы семейства (т.е. названия таксонов рангом выше рода и до надсемейства включительно) по форме являются типифицированными и унифицированными (пояснение этих терминов см. ниже). Названия таксонов рангом выше надсемейства, а также таксонов, не имеющих общепринятых рангов, употребляются без правил и бывают по форме типифицированными или нетипифицированными, унифицированными или неунифицированными, а по способу употребления — ранговыми или объемными.

Типифицированным является название, образованное от названия типового рода обычно лишь путем добавления суффикса и замены окончания единственного числа на окончание множественного числа.

Названия являются унифицированными, если последние части слов (обычно суффиксы и окончания) идентичны у названий таксонов одного ранга и различаются у названий таксонов разных рангов.

Примеры. Типифицированные неунифицированные названия: надотряды *Libellulidea* (от родового названия *Libellula*) и *Ephemerædes* (от родового названия *Ephemera*). Типифицированные унифицированные названия тех же таксонов: надотряды *Libellulidea* и *Ephemeridea*. Нетипифицированные неунифицированные названия тех же

таксонов: Odonata и Ephemeroptera. Нетипифицированные унифицированные названия тех же таксонов: Odonatoidea и Ephemeropteroidea.

Ранговыми являются такие названия, которые при изменении классификации сохраняются за таксоном того же ранга, независимо от его объема; при изменениях классификации ранговое название может перемещаться с таксона одного объема на таксон другого объема. В качестве ранговых обычно употребляются унифицированные типифицированные названия. Например, ранговое название инфракласса Scarabaeon.es (образованное от родового названия Scarabaeus) в разных классификациях крылатых насекомых должно быть отнесено к таким разным по объему инфраклассам, как Posteromotoria, Holometabola, Neoptera, Metapterygota, Chiasmomyaria, Opisthoptera и Scarabaeones sensu Rasnitsyn. Если же рассматривать Hexapoda не в ранге надкласса, а в ранге класса (как это делают многие авторы), то название инфракласса Scarabaeones должно относиться ко всем крылатым насекомым — Pterygota. Если, наоборот, повысить ранг Pterygota до класса (как это делают некоторые авторы), то название Scarabaeones может оказаться относящимся к более дробному таксону, получившему ранг инфракласса, например к Coleopteroidea.

Объемными являются такие названия, которые при изменении классификации сохраняются за таксоном того же объема, независимо от того, изменяется его ранг или нет. В качестве объемных обычно употребляются неунифицированные нетипифицированные названия — Posteromotoria, Holometabola, Neoptera, Metapterygota, Chiasmomyaria, Opisthoptera, Hexapoda, Pterygota и т. п. Кроме того, для обозначения таксона определенного объема можно использовать любое название (в том числе ранговое), если указать автора, который использовал это название для таксона того объема, который имеется в виду; в этом случае между названием и фамилией автора ставится двоеточие или слово sensu (в смысле). Например, Scarabaeones: Rasnitsyn, 1976 или Scarabaeones sensu Rasnitsyn, 1976. Иногда после названия пишут сокращение auct. (auctorum—авторов), означающее, что в таком значении это название используют некоторые (не названные здесь) авторы. Можно также использовать после названия сокращение s.l. (sensu lato — в широком смысле) или s.str. (sensu stricto — в узком смысле).

Синонимы принято указывать через знак "=". Синонимия по объему принципиально отличается от ранговой синонимии (т. е. от синонимии в смысле МКЗН): в первом случае синонимами считаются названия, отнесенные к таксону одного объема независимо от ранга, во втором — к таксону одного ранга независимо от объема. Неоднозначными синонимами по объему являются такие названия, которые первоначально были даны таксону, не противоречащему по объему более чем одному таксону.

История развития систематики насекомых

Историческое развитие систематики насекомых рассматривается в соответствии с историей развития вообще систематики как изначальной биологической науки.

Обычно выделяется три периода в истории систематики: 1) додарвиновский, или изучение местных фаун; 2) дарвиновский, или признание эволюции; 3) современный, или изучение видообразования и факторов эволюции.

Додарвиновский период

Систематика в древности

В трудах ученых Древней Греции Гиппократ (460-377 г. до н.э.) и Демокрита (465-370 г. до н.э.) имелись сведения о животных, отрывочно сохранившиеся до нашего времени. Дальнейшее развитие естествознания отражено в творениях, по выражению Энгельса, «великана мысли» - Аристотеля (384-322 г. до н.э.), который представил накопленные к тому времени знания в виде своеобразного зачатка науки.

Наиболее важные естественноисторические работы Аристотеля - книги «История животных», «О частях животных», «Возникновение животных».

В первой из них Аристотель описал около 500 видов животных, которых делил на основе многих (не одного) отличительных признаков на две большие группы – «животных с кровью» и «животных без крови», что соответствует современному делению на позвоночных и беспозвоночных. В пределах этих групп различались «роды», «виды», но эти понятия не содержали того смысла, который они получили в систематике более позднего периода, а носила логический в основном характер. Поэтому каждая большая группа, которая рассматривалась как «род», могла по отношению к еще более большим группам рассматриваться как «вид».

«Животных без крови», которых Аристотелю было известно около 130 видов, он делит на четыре «больших рода», при этом к четвертой группе относит насекомых, а также многоножек, пауков, клещей и некоторых червей. В этой работе Аристотель дал основы классификации.

В основе книги «О частях животных» лежит изучение коррелятивных отношений в организмах и сравнение сходства и различия в строении тех или иных частей отдельных животных форм. Сравнительно-морфологический метод позволил Аристотелю дать такое разделение органических форм, которое хотя и было в известной мере произвольным, но в основных чертах отражало естественные отношения. Этим и объясняется то влияние, которое оказала классификация Аристотеля на систематику XVIII в.

В сочинении Аристотеля «Возникновение животных» дана замечательная попытка применения сравнительно-анатомического метода в эмбриологии.

В целом, Аристотелем созданы основы классификации животных, зачатки сравнительной анатомии и эмбриологии, сделан ряд крупнейших обобщений в естествознании и биологии - учение о корреляции частей и идея градации (постепенного перехода в природе от более простых образований к более сложным). Природа, по учению Аристотеля, постепенно подвигается от неодушевленных предметов к животным, и вследствие непрерывности перехода нельзя различить, где находится пограничная черта и куда относится средняя.

В естественнонаучных трудах Аристотель ближе, чем в общеполитических и философских, стоял к материализму. Но основой его представлений о развитии организма (формообразовании) была идея целенаправляющего фактора, определяющего «целесообразность» развития, т.е. мировоззрение его было телеологическим (telos - цель). Идея об эволюции органических форм как о естественноисторическом материальном процессе у Аристотеля отсутствует.

Теология Аристотеля оказала огромное влияние на развитие биологических представлений и была отвергнута только в XIX в. Дарвином, давшим историческое и материалистическое решение проблемы возникновения приспособленности организмов к условиям жизни.

В древнеримской науке изучение строения живых организмов, которое

рассматривалось как главная самостоятельная задача, занимает подчиненное место. Главная задача не «восхождение к началам» (Аристотель), а практическое использование растений и животных, в связи с чем основное внимание было обращено на изучение условий жизни организмов, их взаимоотношений. Наиболее яркое произведение этой эпохи - многотомный труд Плиния (Кай Плиний Секунд - 23-27 г. н.э.) «Естественная история».

В зоологических отделах этого труда дано описание 155 видов животных, не известных Аристотелю. Хотя книга Плиния и не содержала, таких крупных общебиологических и философских обобщений, как натуралистические работы Аристотеля, она была шагом вперед в конкретном знании форм живых организмов и в новом, экологическом подходе к их изучению.

В целом, тысячелетний период развития античной греко-римской науки дал «зародышевые формы» будущих биологических идей эволюции. Второй век нашей эры - конец этого тысячелетнего периода в развитии естествознания. Падение Рима (410 г. н.э.) положило конец античному рабовладельческому обществу и стало началом перехода к новому общественному строю - феодальному.

Систематика в средневековье

Феодальные отношения средневековья с их натуральным хозяйством и господством католической церкви приводят к резкому упадку естествознания. Тысячелетний период средневековья для развития эволюционных идей в биологии почти ничего не дал, а в конце его в Европе вновь обращаются к изучению натуралистических работ античного, мира, закладываются первые предпосылки того перелома в естествознании, который наступил в последующий период.

Систематика эпохи Возрождения

Изучение живой природы все больше связывается с задачами сельскохозяйственной практики и зарождающейся промышленности. В XV и XVI вв. в связи с колониальной экспансией торгового капитала и открытием новых стран было описано особенно много видов животных и растений. Устраиваются ботанические и зоологические сады в Париже, Упсале, Амстердаме и других городах Европы. Это был первый период возрождающегося естествознания, период накопления ботанического и зоологического материала. Стояла задача его классификации, установления какого-то порядка, системы. Первые попытки классификации представляли каталоги с расположением в алфавитном порядке названий организмов, сопровождаемых всеми известными о них сведениями. Первая пятитомная алфавитная сводка животных опубликована в 1551-1570 гг. швейцарцем К. Геснером (1516-1565), содержала точные изображения насекомых и подробные сведения об их поведении, образе жизни, строении, размножении, хозяйственном значении. Есть в сочинении Геснера и серьезные ошибки. Но тем не менее оно рассматривается как первая попытка молодой зоологической науки вырваться из оков средневековья, имеющая большое значение для последующего ее развития.

Накопление знаний стимулировало не только создание классификации, но и использование ее для целей совокупности признаков. Начались поиски биологических критериев классификации, причем преимущественно ботаниками - К. Баугиным (1560-1604), А. Чезальпино (Цезальпини) (1519-1603). Эти работы подготовили основу для трехтомной сводки Д.Рей (1628-1705) «История растений», содержащей описание всех известных тогда растений.

Рей впервые вводит понятие «вид» в его непосредственном значении, характеризуя

его как «форму, никогда не возникающую из семени другой формы»; он был также одним из основателей бинарной номенклатуры. У Рея есть попытки классификации животных (позвоночных).

Систематика додарвиновского периода, основанная на изучении местных фаун, достигла вершины своего развития в работах шведского естествоиспытателя К. Линнея (1707-1778). Опираясь на опыт своих предшественников и на многочисленные новые факты, полученные им самим, Линней завершил усилия ученых XVI и XVII вв. в области ботанической в зоологической систематики и построил систему классификации организмов, завоевавшую всеобщее признание.

Теология и идея неизменяемости природы нашли в его трудах яркое выражение в представлениях о сотворении и постоянстве видов и животных и растений.

Свою систему Линней изложил в книге «Система природы» (*Systema Naturae*, 1735). За основную единицу классификации он принял «вид». По сходству между собой виды объединялись в «роды», роды - в «порядки» и «классы». Вся природа разделена на три царства: минералов, растений и животных. Среди животных насекомые выделены в самостоятельную класс (пятый). Система животных Линнея существенно не отличается от системы Аристотеля, тогда как разработанная Линнеем классификация растений - своеобразная реформа в биологической науке. Линней оказал столь большое влияние на ее последующее развитие, что его вполне заслуженно называют отцом систематики. В десятом издании его великого труда «Система природы» (1758) впервые была последовательно разработана бинарная (биномиальная) номенклатура в приложении к животным, эта работа явилась основой зоологической систематики.

Система Линнея, как и предшествовавшие ей, искусственна, т.к. классифицируя организмы, Линней учитывал немногие признаки. Поэтому в его системе оказывались объединенными формы, имеющие мало общего между собой. Но, тем не менее, система Линнея быстро завоевала признание, распространилась. Она господствовала на протяжении всего последующего столетия и явилась основой современной классификации организмов.

Таким образом, первый этап развития систематики (античная греко-римская наука, средневековье, Возрождение) - метафизический. Сущность метафизического взгляда на природу сводится к отрицанию развития, признанию неизменности природы и присущей ей изначальной целесообразности.

Метафизический этап в развитии естествознания был закономерен. Именно в этот период (XV-XVI вв.) был накоплен тот описательный материал в зоологии и ботанике, который сделал возможным развитие систематики в XVII-XVIII вв., получившей свое завершение в системе Линнея.

Систематика эпохи Просвещения

Вторая половина XVI в. ознаменовалась крушением идей метафизического естествознания, благодаря труду Канта «Всеобщая естественная история и теория неба, или опыт об устройстве и механическом происхождении всего мироздания на основе ньютоновских законов» (1755). Энгельс высоко ценил эту работу Канта и считал, что она пробила первую «брешь в окаменелом мировоззрении; ...в открытии Канта заключалась отправная точка всего дальнейшего движения вперед».

Важную роль в развитии и широком распространении представлений об исторической изменчивости (трансформации) органических форм в XVIII в. сыграли воззрения французских материалистов (Д. Дидро, Ж. Ламетри, Ж. Робинэ и др.). Их материализм в философии и естествознании был еще непоследовательным,

ограниченным, механистическим, не раскрывающим закономерности исторического развития природы в общества, качественного своеобразия различных форм движения и развития материи. Но механистический материализм XVIII в. сыграл положительную роль в борьбе с идеализмом, в развитии естествознания.

Оказал он влияние и на биологию, в развитии которой уже немало было концепций об изменяемости и историческом развитии природы. Наиболее видными представителями биологии эпохи Просвещения были французский естествоиспытатель Жорж Луи Леклерк де Бюффон (1707-1788) и швейцарский натуралист Шарль Боннэ (1720-1793).

Работы Бюффона тесно связаны со взглядами материалистов XVIII в. (Ламетри, Дидро). Они будили мысль и направляли ее в сторону идеи изменения, развития неорганической и органической природы. Так, в «Естественной истории» Бюффон, обсуждая вопрос об образовании новых видов в природе, указывает, что обычно в каждом семействе можно отметить один общий, основной ствол, от которого как бы отходят различные ветви, соответствующие родам и видам. Дарвин в «Происхождении видов» относит Бюффона к одному из первых, обсуждавших идею изменяемости видов «... в истинно научном духе».

Однако представления Бюффона о причинах и путях эволюции весьма расплывчаты, и он не может считаться создателем какой-либо логически стройной и полной научной теории эволюции.

Попытка найти естественную систему (порядок) природы отражена в «лестнице существ» Боннэ, у которого в этой идее было немало предшественников из числа английских ученых (Браун, Бредли и др.). Его заслуга - в более яркой формулировке идеи. В «Созерцании природы» он пишет о «лестнице существ» как о возможности расположить все существующие тела в одну нить, где каждое тело занимает одну ступень, а общее число таких ступеней бесконечно велико. Но эта последовательность была не пространственно-временной, а только пространственной. Материалистическое обоснование «лестница существ» получила в трудах французских материалистов XVIII в. (Робинэ).

Идея «лестницы существ» имела многочисленных противников в различных странах Европы. Так, предлагалось выражать сходство между отдельными видами построением системы не в форме нити, а в форме сетки, лучше отражающей взаимоотношения.

Наконец, в 1774 г. появляется первая удачная попытка естественной классификации всего растительного царства - книга Антуана Лорана де Жюсье (1748-1836) «Роды растений, расположенные в естественном порядке». При построении системы Жюсье рассматривал организм как целое, расположил растения в их естественном порядке, в порядке градации с простого к сложному. Выдвинутые им принципы построения системы носят общебиологический характер и применимы к животному миру.

Среди идей трансформизма XVIII в. идея развития настойчиво пробивалась через метафизическое мировоззрение. Борьба за естественную систему продолжалась и рано или поздно должна была привести к представлению о том, что «естественный» означает «продукт истории».

В Англии развитие натурфилософских идей в биологии связано с именем врача и поэта Эразма Дарвина (1721-1802) - деда великого английского натуралиста Чарльза Дарвина. Мысль об историческом развитии органических форм была выражена Э. Дарвином за 15 лет до Ламарка (1794), но разработана значительно менее детально. Наиболее ярко идея эволюции органического мира выражена Э. Дарвином в дидактической поэме «Храм природы».

В общем, характерные для второй половины XVIII в. представления английских

натурфилософов и французских философов-материалистов об «упорядоченности» природы, о «предустановленной гармонии» не носили ни исторического, ни антитеологического характера, но вели к широкому распространению идей об универсальности взаимосвязей в природе, ее единстве и играли важную роль в подготовке эволюционистских представлений, которые легли в основу первой научной теории эволюции органических форм, созданной в начале XIX в. Ламарком.

Систематика на рубеже XVIII - XIX вв., Ж.Б. Ламарк и система животного мира

Теория эволюции органического мира французского натуралиста Жана Батиста Ламарка (1744-1829) явилась дальнейшим развитием идей трансформизма. На всю последующую историю биологических наук учение Ламарка оказало большое влияние как своими положительными, так и отрицательными сторонами. Идей Ламарка и сейчас вызывают много споров.

Нельзя не отметить значение работ Ламарка для развития систематики, в частности систематики животных.

Начало научной карьеры Ламарка ознаменовано выходом крупного трехтомного труда «Флора Франции» (1778), обратившего на автора всеобщее внимание и поставившего его в ряды видных ботаников того времени. Ботанические исследования он продолжал до 50-летнего возраста.

В 1793 г. Ламарк получил при Музее естественной истории (Париж) зоологическую кафедру - кафедру насекомых и червей. После этого назначения вся последующая жизнь ученого была связана с работой в области зоологии. Его зоологические труды настолько значительны; что он по праву может быть назван основателем зоологии беспозвоночных животных. Термины «беспозвоночные», а также «биология» принадлежат Ламарку.

Неутомимая деятельность по изучению классификаций беспозвоночных животных, проводившаяся в течение почти 30 лет, привела к созданию «Естественной истории беспозвоночных» - капитального семитомного труда, выходявшего с 1815 по 1822 г.

Ламарк установил 14 классов животного царства (4 позвоночных и 10 беспозвоночных). При этом вместо линейского деления на насекомых и червей беспозвоночные животные были разделены на 10 групп (инфузории, полипы, лучистые, черви, насекомые, паукообразные, ракообразные, кольчецы, усоногие, моллюски). Классифицируя животных, Ламарк руководствовался не каким-либо произвольно взятым признаком, а всей совокупностью признаков организмов, стремясь установить степень сложности организации каждой группы животных. Однако многолетние работы Ламарка в области систематики и морфологии растений и зоологии беспозвоночных животных при всем их научном значении являлись лишь предпосылками того основного труда, который вошел в историю биологической науки. Его классическая «Философия зоологии» (1809) представляет собой наиболее крупное теоретическое обобщение биологических знаний его времени и попытку создания первой целостной теории эволюции.

Ламарк как ученый основную задачу видел в изучении явлений природы в их взаимосвязях и выявлении «естественных отношений», воспроизводящих «самый порядок природы». «Естественный порядок» он пытался открыть в царстве животных. Великая заслуга Ламарка состоит в том, что он первым предложил генеалогическую классификацию, основанную на принципе родства между организмами. Впервые в его трудах понятия «родства» и «родственных связей» приобретают свой прямой, непосредственный смысл, а естественная история органического мира становится подлинной историей.

Представления Ламарка об изменяемости видов прогрессивны, но непризнание возникновения новых качеств в процессе развития, отрицание скачков - представления метафизические. Работа по классификации организмов родила у Ламарка, идею градации, которая тесно связана с «лестницей существ». Он впервые выдвинул тезис о последовательном развитии каждой более высокоорганизованной формы из низшей, превратив тем самым иерархическую лестницу существ в историческую, отражающую подлинный объективный путь развития органических форм, т.е. его вариация градации имеет общебиологическое значение. Но Ламарк не смог дать материалистического толкования причин градации.. Он считал, что основное направление эволюция (градация) зависит от «силы жизни», а воздействия среды определяют только неправильности градации. Методологическую оценку этих взглядов Ламарка дал Энгельс в «Диалектике природы», где он, характеризуя взгляды Гегеля, сопоставляет с ним взгляд Ламарка на принцип градации и приходит к выводу, что Ламарк в данном вопросе стоит на идеалистических позициях. Дуализм Ламарка налицо: закон градации - за прогрессивное усложнение, влияние среды - за частные приспособления.

На развитие биологии на рубеже XVIII - XIX вв. немалое влияние оказало идеалистическое направление, возникшее в Германии, - немецкая натурфилософия (Шеллинг, Гегель), провозгласившая непознаваемость жизни и ее законов. Но это было время, когда объективный ход развития науки превратил естествознание в целом, а биологию в частности, из науки описывающей, какой она была в основном в XVIII в., в науку упорядочивающую, стремящуюся познать причины явлений. Идея развития в это время была глубоко прогрессивной. Переход от телеологизма, от «идеального плана» к подлинному изучению реальных генетических связей был необходим для дальнейшего движения естествознания вперед. Замечательным, глубоко прогрессивным явлением того времени, сыгравшим положительную роль в отходе естествознания от метафизических позиций, были естественнонаучные взгляды Иоганна Вольфга на Гете (1749-1832). Гете - ученый, философ, глубокий мыслитель-диалектик, исследователь. Он по праву считается одним из основателей сравнительно-морфологического метода в биологии, подготовившего почву для эволюционного учения.

Дарвиновский период

Создав научно обоснованную теорию видообразования (1859), Ч.Дарвин (1809-1882) вместе с тем вскрыл сущность и указал истоки многообразия, относительной целесообразности строения и иерархичности органических форм. Эти открытия и стали в дальнейшем идейной основой филогенетической систематики, обеспечившей ее бурный расцвет во второй половине прошлого века, придали систематическим исследованиям глубокий смысл и строгую направленность.

В середине XIX в. систематика низших, средних и высших таксонов была разработана неравномерно. Высшие таксоны оказались лучше подготовленными для восприятия эволюционных идей, поскольку: 1) была разработана их классификация на основе изучения строения животных; 2) адаптивный характер морфологических структур-показателей сходства или различия между высокими таксонами - отчетливо просматривался с позиций дарвиновской теории.

Проникновение Ч. Дарвина в систематику высших таксонов привело к возникновению филогенетики. Основы этой области биологии заложил Э.Геккель, разработавший метод тройного параллелизма и принципы построения филогенетических деревьев. Материалом для филогенетических построений, а вместе с тем и для систематики животных стали данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, т.е.

факты, характеризующие состояние (уровень развития) и пути формирования в онтогенезе различных структур, органов современных и ископаемых животных.

Создав теоретическую основу естественной системы, Дарвин внес существенный вклад в теорию и практику таксономии, сформулировал ряд правил, исходя из того, что в ходе филогенеза осуществляется два процесса - ветвление и последующая дивергенция: 1) разделение таксонов должно основываться на ветвлении (общность происхождения); 2) при возведении этих таксонов в ранг той или иной категории следует учитывать различную степень происшедших в них изменений; 3) постоянное наличие рассматриваемого признака у родственных форм, особенно у форм, сильно различающихся по образу жизни; 4) наличие устойчивого комплекса нескольких признаков, представляющих особую ценность в классификации. Филогенетическое направление в систематике стимулировало поиски недостающих звеньев в общей системе развития органического мира. Это был плодотворный период в истории систематики, известный как «романтический», когда почти ежедневно открывались новые виды, роды, а нередко - семейства и отряды. Систематика была включена (Э. Геккель) в комплекс биологических наук как филогенетическая систематика, то есть естественная система организмов представлялась как филогенетическая система.

Область средних и верхних таксонов в то время была разработана слабо, поэтому эволюционная теория в нее проникнуть не могла, она сохраняла, все основные традиции предыдущего периода, в том числе и метод группировки объектов исследования по степеням сходства и различия, выраженным в диагностических признаках.

С рассветом экспериментальной биологии в XIX и начале XX в. систематика была отодвинута вместе со своими проблемами на задний план.

Современный период

Хронологически современный период определяется по-разному. Но ясно, что черты новой современной эпохи эволюционизма стали отчетливо обозначаться в Начале XX в. Это связано с двумя обстоятельствами: 1) возросшим интересом систематиков к проблемам внутривидовой дифференциации внутривидовых форм и тем самым к структуре и всей проблеме вида (быстрое формирование представления о политипическом виде); 2) вторичным открытием законов Менделя и рождением с временной генетики. Это был период оживления интереса к виду, микроэволюции, шедшего от систематики. Но эволюционные принципы Дарвина в микросистематику проникли не сразу, хотя на уровне высших таксонов они сохранились в современной систематике.

Систематика и генетика долгое время развивались почти независимо, хотя существом своего материала обе науки были как бы предназначены друг для друга - работа генетика целиком связана с видом.

Интенсивное изучение внутривидовой изменчивости и структуры вида позволило сделать интересные обобщения и теоретически осмыслить накопившийся материал - фактически создать схемы структуры вида. Такова замечательная работа известного отечественного зоолога А.П. Семенова-Тян-Шанского «Таксономические границы вида и его подразделений» (1910), определившая прогрессивное направление русской систематики на многие годы.

Согласно В.Г. Гептнеру (1968), широкая практическая работа русских систематиков начала века по географической изменчивости и зоогеографии, а также давно возникшее стремление теоретически осмыслить структуру вида способствовали тому, что русские биологи очень естественно и легко приняли сложившуюся несколько позднее концепцию политипического биологического вида - они ее сами и создали. Генетики в это время

проблемами видообразования еще, в сущности, не занимались.

Особые успехи в изучении структуры вида и всей проблемы вида и видообразования были достигнуты в короткое двадцатилетие расцвета биологии между двумя мировыми войнами (20 - 40-е, годы). Систематики выполнили значительные работы по географической изменчивости и географическим факторам видообразования. Вышли важные обобщающие работы - книга Б. Ренша (1938) о принципе географических кругов форм (1929), статьи Н.И. Вавилова о законе гомологических рядов (1920) и о линнеевском виде как систем (1931) и др.

В это время уже сложилось и получило широкое признание представление о политипическом биологическом виде как об относительно замкнутой биологической системе сложного внутреннего строения. Полное признание получили географические факторы видообразования. От чисто морфологической типологической концепции вида большинство биологов отказалось. В эти же годы, благодаря работам С.С. Четверикова (1926), Н.В. Тимофеева-Ресовского (1939), Н.П. Дубинина (1936-1948), на путь изучения вида и видообразования вступила и генетика, которая уже с ясным сознанием общности цели стала кооперироваться с систематикой, а через нее и с зоогеографией. Именно тогда создался тот замечательный, подготовленный всем ходом развития эволюционной теории союз этих наук, весьма плодотворный и в настоящее время. Родилась «новая систематика». Изучение процесса эволюции и ее движущих сил переходит на другой - видовой - уровень и на другие методы, открывающие широкие перспективы и дающие интересные результаты.

Итоги этого этапа в развитии эволюционной идеи - изучение вида, форм и путей «микроэволюции» - были подведены в сборнике Дж. Гексли «Новая систематика» (1940), куда вошли программные статьи видных систематиков, генетиков и эволюционистов С. Дарлингтона, Г. де Бера, Л. Хогбена, Н.В. Тимофеева-Ресовского, К. Уоддингтона, Н.И. Вавилова, С. Райта, самого Дж. Гексли и др. Значительной была книга Дж. Гексли «Эволюция; современный синтез» (1942), в которой изложена система взглядов на эволюцию, сложившаяся к концу 30-х гг. Концепция политипического вида стала основополагающей, а исследование популяций, принадлежащих к одному виду, стало главной целью популяционной систематики. Мышление в концепциях популяций явилось одним из основных источников новой науки - популяционной генетики, которая, в свою очередь, повлияла на развитие популяционной систематики, а вместе они решали проблемы эволюции на видовом уровне организации. В СССР работами подобного рода были книга И.И. Шмальгаузена «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1940) и «Факторы эволюции» (1946). В этих работах нашли отражение и дальнейшее развитие микроэволюционные принципы и подходы к проблеме эволюции, показана их перспективность. Тогда же вышла книга Е.И. Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940).

Важная черта этих работ - ясная дарвинистская позиция их авторов и прямая защита и утверждение дарвинизма.

Особую роль в разработке и установлении современного дарвинизма сыграл известный американский орнитолог, зоогеограф, систематик и эволюционист профессор Гарвардского университета Эрнст Майр. Ему принадлежат книги: «Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога», вышедшая в Америке, в 1942 г., русский перевод опубликовав в 1947 г.; «Методы и принципы зоологической систематики» (совместно с Линсли, Юзингером, 1956, русский перевод - 1971); «Зоологический вид и эволюция» (1965, русский перевод - 1968); «Принципы зоологической систематики» (1969, русский перевод - 1971); «Популяция, виды и эволюция» . (1970, русский перевод -

1974).

В этих работах Э. Майр рассматривал проблему эволюции на уровне вида, чем показал, что ключ к пониманию превращений животного мира - это вид.

Начиная с 50-х гг., в систематике намечается три явления: 1) пересмотр всей таксономии; 2) использование электронных вычислительных машин и связанные с этим попытки возродить номиналистский подход к таксономии (Сокол, Снит, 1963); 3) энергичное внедрение биохимических методов, признание молекулярными биологами важности филогении организмов для понимания эволюции макромолекул, а также развитие сравнительной этологии.

К этому времени, с одной стороны, расширился объем знаний по ранее изученным группам животных, в том числе и насекомым, а с другой - были начаты работы по многим группам, ранее остававшимся без внимания. Возросшая неравномерность изученности различных групп-животных обозначила в систематике пять главных направлений (К.А. Юдин, 1974): диагностическое, филогенетическое (кладиристическое), морфобиологическое (эволюционное), синтетическое («новая систематика»), нумерическое (фонетическое).

Диагностическое направление - это продолжение систематики додарвиновской эпохи. Организм рассматривается как сумма признаков. Признак при этом не имеет определенного содержания, чаще как абстрактный индекс применяется для определения степени различия и сходства. Система строится по степеням сходства, которые определяются из числа совпадающих признаков. Поэтому такие системы не экологизованы и далеки от теории естественного отбора.

Существование и развитие систем диагностического уровня в настоящее время закономерно и практически оправдано, пока сохраняются недостаточно изученные или совсем не изученные группы животных. Возможно и улучшение этих систем, т.е. или истолкование их в духе дарвиновской теории, или интерпретаций в форме филогенетических деревьев, что нередко практически и делается, или применение новых методик обработки (математических), или использование новых источников получения информации (кариологический анализ, электрофорез и др.). Но перспективы улучшения таких систем сильно ограничены принципами подбора исходного материала при их построении, т.е. абстрактностью используемых признаков, а потому научная ценность таких систем невелика.

Но работа на диагностическом уровне весьма значима практически. Ведь жизнь во все времена ставит перед систематикой, казалось бы, простые задачи - обеспечить технические возможности определения объектов и поддержания порядка в их системе. Но решение их далеко не простое, требуются диагнозы краткие и точные, признаки наглядные, легко находимые и устойчивые, т.е. присущие всем особям данного таксона. Система получается практически удобной (прагматической) для диагностики.

Соотношение между прагматическими системами и естественными таково: диагностика в настоящее время рассматривается как часть филогенетической систематики.

Филогенетическое (кладиристическое) направление - классическое в систематике, основывающееся на теории Ч. Дарвина. Филогенетические системы строятся на основе данных о преобразовании различных морфологических структур в сравнительно-анатомических, онтогенетических и палеонтологических рядах. Термин «признак» сохранился в чисто описательном смысле. Филогения строится по степеням родства, определяемым направлениями в последовательность морфогенезов, а система выводятся из филогении.

Классическая филогенетика развивалась обособленно от учения об адантадиях,

поэтому ее методами реконструируется только морфологическая эволюция. Попытки экологизировать филогенетические схемы путем добавления к ним описаний направлений адаптации, адаптивной радиации и других данных запутывали ситуацию и создавали ложное впечатление о существовании двух независимых процессов: филогенеза и адантаогенеза. Но указанные недостатки не умаляют того факта, что классическая филогенетическая (дарвиновская) систематика представляла в сравнения с диагностической (додарвиновской) колоссальный шаг вперед. Значит, это направление не только имеет право на существование, но постоянно должно разрабатываться, особенно применительно к тем группам животных), систематика которых находится на диагностическом уровне. Поскольку таких групп много, особенно среди беспозвоночных, в частности насекомых, то велико и поле деятельности для ученых, особенно в сфере высших таксонов.

Отечественная систематика насекомых

Систематика эпохи Просвещения

XVIII век был переломным в развития естествознания и, в частности, биологических наук не только в Западной Европе, но и в России.

Это был замечательный период, когда Петр I поставил своей задачей освободить Россию от пут боярского уклада и повести ее по пути развития торговли, промышленности, расширения связей с Западной Европой. Петр I придавал огромное значение развитию естественных наук. По его инициативе была открыта Петербургская Академия наук призванная быть ведущим научным центром страны; для участия в ее работе были приглашены крупные европейские ученые, в их числе К.Ф. Вольф, в 1766 г., объединивший вокруг себя крупных биологов.

Примечательно, что начало богатейшим коллекциям одной из наиболее старых лабораторий - Лаборатории систематики насекомых Зоологического института АН - было положено еще в 1714 г. Петром I. Больше века (до 20-х годов XIX в.) осуществлялся сбор материалов для коллекций, которые легли в основу научных работ И.Ф. Кельрейтера (1765) - по описанию насекомых коллекции Кунсткамеры, П.С. Палласа (1781, 1796) - по фауне насекомых России.

Видный зоограф и путешественник Петр Симон Паллас (1741-1811), состоявший членом Петербургской Академии с 1767 г., публикует крупные работы в области зоологической и ботанической систематики (трехтомная «Зоогеография Азиатской России» и двухтомная «флора России»), которые дают право считать его одним из зачинателей биогеографии как самостоятельной науки.

Паллас был противником «лестницы существ». Он первым предложил изображать связь между видами в форме древовидных разветвлений - принцип, получивший широкое распространение в систематике только спустя 100 лет после выхода книги Дарвина.

В ранний период своей научной деятельности Паллас был сторонником идеи эволюции, а впоследствии выступал как противник идеи изменения видов.

Разработка идей «лестницы существ» в России связана с именем крупного мыслителя-материалиста А.Н. Радищева (1749-1802). В отличие от западноевропейских ученых (Бонне и др.) Радищев подчеркивает исключительное значение времени как философской категории, без которой не могут быть поняты бытие и развитие. По Радищеву, развитие - это не только количественное, но и качественное изменение. Его «лестница веществ» есть результат естественного происхождения и постепенного развития живой природы, непрерывный ряд постепенного усложнения веществ,

превращающихся на известной ступени развития в тела одушевлённые, а затем по мере усложнения приобретающих свойства ощущения, сознания, вплоть до человеческой речи, мышления, общественной жизни.

В общем, основная задача систематиков XVIII в. - открыть естественный порядок природы, максимально приблизиться к нему в классификации животных и растений. Накопление данных о разновидностях поставило вопрос об их происхождении, о соотношений с видом и вызвало сомнения в неизменности видов. Даже сам Линней, который «внес порядок в природу», объявив виды неизменными и не связанными между собой родственно, уже в первые годы своей научной деятельности вынужден был признать изменяемость и родство разновидностей одного вида, однако вид в целом признавался замкнутой, стойкой, неизменной группой.

Вопрос о постоянстве видов стал наиболее злободневным и актуальным для всех натуралистов, занимающихся систематикой растительных и животных форм. Мнения по этому поводу калейдоскопически менялись.

Систематика конца XVIII - первой половины XIX в

В России восприятию идей Дарвина способствовали работы революционных демократов (В.Г. Белинский, А.И. Герцен, Н.Г. Чернышевский).

К числу русских трансформистов биологов начала XIX в. относится энтомолог М. Таушер, опубликовавший три научные работы (1820), где изложил представления об эволюции органического мира и о геологической истории Земли. Автор утверждает генетическое происхождение высших форм от низших и происхождение человека от животных, с которыми он связан через человекообразных обезьян. Эти работы, однако, не оказали влияния на развитие эволюционной идеи в России, так как были изданы в Саксонии на немецком языке.

Подобные взгляды, носившие натурфилософский умозрительный характер, высказывались и другими авторами (Д.М. Велланский, М.Г. Павлов). Под влиянием этих идей находились биологи.

Так, ботаник М.А. Максимович в своих работах «О системах растительного царства» и «Основная ботаника» выступает как сторонник принципа развития от низшего к высшему, от простого к сложному. Он противник искусственных систем, и хотя сам филогенетической системы не создал, отчетливо поставил эту задачу.

Среди русских трансформистов видное место занимал ботаник, профессор Петербургской медико-хирургической академии П.Ф. Горяинов (1796-1865). Созданная система растений - естественная, достроенная по принципу градации, т.е. от низших к высшим. Горяинов пытался построить и зоологическую систему, но здесь у него было меньше конкретных сведений и больше некритически воспринятых идей натурфилософов, поэтому система животных менее удачна, но и она строилась по принципу градации. При этом говорилось об общем корне растений и животных, берущих начало от простых организмов, возникших путем самозарождения.

В целом, в первой трети XIX в. влияние идеалистической натурфилософии способствовали распространению в России трансформистских представлений, хотя и в идеалистическом оформлении. Но не были забыты материалистические и трансформистские взгляды Ломоносова.

Естествознание в России развивалось в то время, кроме Петербургской академии наук, также в ряде высших учебных заведений Москвы и Петербурга (Московский и Петербургский университеты, Петербургская медико-хирургическая академия, Горный институт).

В 30-е годы происходит дифференциация в преподавании и исследовании. Из зоологов большую работу ведут в это время профессора Г.И. Фишер фон Вальдгейм и И.А. Двигубский. Будучи сторонниками метафизических взглядов, главными задачами науки они считали «называть, описывать, классифицировать». Своими исследованиями они способствовали накоплению важных естественнонаучных фактов, подготавливавших победу трансформистских взглядов. Профессор Московского университета Двигубский, в частности, призывал к изучению фауны своего отечества и создал большую работу «Описание и изображение животного мира Российской империй».

Важную роль в создании школы Московских зоологов играли работы Карла Францевича Рулье (1814-1858). В Московском отделении медико-хирургической академии он учился у многих известных биологов. Методы ведения зоологических и палеонтологических исследований Фишера фон Вальдгейма, его методы коллекционирования и музейной работы, а также его призыв следовать в науке только точно проверенным фактам, несомненно, играли большую роль в формировании Рулье как естествоиспытателя. У своих учителей он взял технику исследования и объект исследований (фауна Московской губ.), но в своей теоретической концепции ушел значительно дальше, являясь оригинальным мыслителем, сторонником идеи развития органического мира и одним из основателей новой науки - экологии.

В истории биологической науки Рулье известен как выдающийся профессор, замечательный учитель и ученый и как одна из своеобразных и характерных личностей своего времени. Рулье стоял на позициях исторической изменчивости органических форм, которую ему приходилось отстаивать в борьбе с многочисленными противниками, придерживавшимися старых консервативных воззрений. Он высказывал мысль о генетическом направлении в систематике, которая, по словам А.П. Богданова (1885), в то время или совсем игнорировалась, или считалась сумасбродством. Зоология отошла от осмысления знаний и обратилась исключительно к факту, к валовому добыванию сырого материала.

Николай Алексеевич Северцов (1827-1885) - глубокий и разносторонний полевой исследователь, геолог, географ, орнитолог, эколог - во многом предвосхитил мысли Дарвина. Он рассматривал животное царство как древо, возникшее в результате развития органического мира, ветви которого представлены различными типами. Особое внимание он уделял переходным формам, внешней среде.

В систематике насекомых XIX в. был также период первичного накопления коллекций. Особенно большой материал давали экспедиции, проводимые Академией наук, в частности, экспедиции И.Г. Вознесенского - в тогдашние русские владения в Северной Америке (Аляска, Калифорния), Р.К. Маака и Г.И. Радде - в Восточную Сибирь и Приамурье, А.Л. Чекановского - в северные районы преимущественно Восточной Сибири и многие другие. В конце XIX в. в зоологический музей Академии наук (Петроград) стали поступать замечательные материалы, собранные в Центральной Азии экспедициями знаменитых путешественников Н.М. Пржевальского, В.И. Роборовского, П.К. Козлова, Г.Н. Потанина, Г.Е. Грум-Гржимайло.

Из научных работ по фауне в систематике насекомых на первых порах существования зоологического музея следует отметить работы А.Ф. Моравица и Э. Менетрие.

Менетрие - консерватор Зоологического музея - параллельно с работой по приведению в порядок коллекций насекомых серьезно занимался и наукой - изучением бабочек и жуков. Его работы по этим группам оставили заметный след в энтомологии. Вокруг Менетрие и собранных им в музее коллекции начали группироваться специалисты

и энтомологи-любители, которые впоследствии положили начало организации Русского энтомологического общества (1859). После смерти Э. Менетрие (1861) на должность консерватора музея был приглашен А.Ф. Моравиц, который энергично работал с коллекциями; особенно много он сделал в изучении перепончатокрылых и жуков.

Во время работы Э. Менетрие и А.Ф. Моравица было проведено разграничение научных и демонстрационных коллекций, что повысило сохранность научных коллекций. Собранные в стенах музея коллекции послужили основой для исследовательской работы многих энтомологов-систематиков.

Сбор и накопление материала учеными-биологами XIX в. можно рассматривать (Богданов А.П., 1885) как естественный ход исторического развития науки, основание ее последующих успехов.

К.Ф. Рулье и Н.А. Северцов своими идеями об эволюции органического мира во многом предвосхитили эволюционное учение Дарвина. Недостатком их теорий было отсутствие представлений о естественном отборе как главном факторе эволюции.

Отечественная систематика насекомых со второй половины XIX в. и до современности

До середины XIX в. насекомых изучали в основном натуралисты-любители, а лишь со второй половины XIX в. энтомология становится самостоятельной наукой. В России этот период в истории систематики характеризуется многочисленными экспедициями по изучению фауны отечества, в чем русские зоологи видели свою гражданскую обязанность.

Организацией экспедиций занимались Русское географическое общество, общество любителей естествознания, антропологии и этнографии, Московское общество испытателей природы, университеты и другие научные организации. Наибольший интерес для науки представляли экспедиции в Среднюю Азию, Монголию, Тибет. В развитии энтомологических исследований чрезвычайно большую роль сыграло Русское энтомологическое общество (РЭО), основанное в 1859 г. в Петербурге (ныне ВЭО - Всесоюзное энтомологическое общество) и издававшее с 1861 г. «Труды энтомологического общества», а с 1901 - журнал «Русское энтомологическое обозрение», который сейчас издается как «Энтомологическое обозрение».

Известные отечественные ученые внесли своей экспедиционной деятельностью существенный вклад в изучение насекомых.

Семенов-Тянь-Шанский Петр Петрович (1827-1914)

В истории зоологии известен как энтомолог-коллекционер и организатор энтомологических исследований. С юных лет он коллекционировал насекомых и собирал их всюду (Средняя Азия, Крым, Кавказ, Тянь-Шань, Туркестан, Тамбовская и Рязанская губернии, Украина, Среднее и Нижнее Поволжье, страны Западной Европы и т.д.). Ему передавали свои коллекции многие путешественники-естествоиспытатели (Н.А. Северцов, Н.М. Пржевальский, П.К. Козлов, Г.Н. Потанин, В.Л. Комаров и А. Зарудный), а также многие любители - коллекционеры.

Так создавался знаменитый «семеновский фонд» насекомых (свыше 700 тыс. экз.), отразивший почти все богатство энтомофауны России и представляющий одну из драгоценностей музейных фондов Зоологического института АН СССР. «Семеновский фонд» явился основой научных исследований многих отечественных энтомологов. В знак уважения и признания заслуг П.П. Семенова-Тянь-Шанского многие виды насекомых названы его именем..

Федченко Алексей Павлович (1844-1873)

Научная деятельность А.П. Федченко относится к двум областям биологии -

энтомологии и антропологии. После окончания в 1864 г. университета в звании кандидата он принимал активное участие (как член-основатель) в работе общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. При этом обществе он организовал энтомологическую комиссию по изучению двукрылых насекомых, результатом деятельности которой была публикация специального зоологического труда А.П. Федченко (1869) по этой группе - справочного учебного пособия «Список двукрылых насекомых». На Южном Тянь-Шане и Алтае им собраны богатые коллекции, представлявшие первые обстоятельные сведения о насекомых Средней Азии.

Зарудный Николай Алексеевич (1859-1919)

Энергичная экспедиционно-фаунистическая деятельность Н.А. Зарудного развернулась в 80-е годы прошлого столетия. Им собраны обширные коллекции насекомых, послужившие основой научных исследований А.П. Семенова-Тян-Шанского и других русских энтомологов. Заслуги Н.А. Зарудного высоко оценены русскими зоологами - 104 вида животных, в том числе 72 вида насекомых названо его именем.

Ошанин Василий Федорович (1844-1917)

Большой интерес представляли экспедиционно-зоологические исследования Средней Азии. В.Ф. Ошанина увлекала энтомология, а специальным предметом его исследований были полужесткокрылые и равнокрылые хоботные (цикадовые, листоблошки). Составленный ученым фундаментальный каталог (1906-1910) по этим группам насекомых имел очень большое значение для их изучения. Никогда не состоявший в штате Зоологического музея АН СССР он весьма активно и плодотворно работал над его коллекциями, разработал некоторые вопросы в области зоогеографии, составления коллекций на основе географического распространения, описал много видов.

Козлов Петр Кузьмич (1863-1935)

Весьма плодотворными в научном отношении были путешествия П.К. Козлова на Северо-Восточный Тибет (1883-1885) вместе с Пржевальским. Им собрана в Центральной Азии фаунистическая коллекция, включающая около 80 тыс. экземпляров насекомых, являющихся гордостью Зоологического музея.

Грум-Гржимайло Григорий Ефимович (1860-1936)

Последователь Н.М. Пржевальского, ученик И.М. Сеченова, А.Н. Бекетова, В.В. Докучаева Н.П. Вагнера, Г.Е. Грум-Гржимайло внес значительный вклад в познание фауны насекомых. Им собраны большие коллекции насекомых на Памире (более 20 тыс. экз.), в Центральной Азии (более 35 тыс. экз.), первую из них он обрабатывал сам.

Семенов-Тян-Шанский Андрей Петрович (1866-1942)

Профессор А.П. Семенов-Тян-Шанский внес большой вклад в изучение фауны насекомых нашей страны и сопредельных территорий. Кроме того, он оставил большой след в науке своими классическими работами по теории вида (Таксономические границы вида и его подразделений, 1910) и зоогеографии (Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области, 1936).

Благодаря многочисленным экспедициям, энтомологические фонды Зоологического музея были значительными, что позволяло энтомологам-систематикам вести широкую исследовательскую работу.

Во второй половине XIX в. наряду с систематикой, анатомией и морфологией начинают усиленно развиваться в значительной мере под влиянием А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова сравнительная морфологистология и эмбриология насекомых, оформляется физиологическое направление, а к началу XX в. энтомология дифференцировалась на общую и прикладную - медицинскую, лесную, сельскохозяйственную.

В конце XIX - начале XX в. появляются обобщающие работы по систематике насекомых западно-европейских авторов. Среди них примечательно крупное многотомное издание «Крупные бабочки земного шара» под редакцией А. Зейтца (1906-1917), коллективная работа по мировой фауне насекомых «Роды насекомых» Э. Вустмана (1905), издававшаяся в Бельгии, не завершенная до настоящего времени. Несколько первоклассных иностранных фундаментальных работ было переведено на русский язык: «Прямкрылые и ложносетчатокрылые» Тюмпеля, переработанная и дополненная Г.Г. Якобсоном и В.Л. Бианки (1902, 1905); «Атлас бабочек и гусениц» Ламперта, переработанный Н.А. Хододковским и Н.Я. Кузнецовым (1913).

В начале XX в. стали выходить подсобные, но очень важные труды систематиков - каталоги фауны насекомых отдельных зоогеографических районов, целых регионов и всей мировой фауны, в частности по жукам, двукрылым.

Первой по времени издания оригинальной отечественной сводкой по жукам была фундаментальная работа Г.Г. Якобсона «Жуки России и Западной Европы» (1905-1916, 11 выпусков), к сожалению не законченная. Эта книга в свое время сыграла большую роль в приобщении к энтомологии молодежи и до сих пор не потеряла своего значения. Автор этой книги - энтомолог, крупнейший специалист по жукам, широко ориентировался в систематике насекомых вообще и пользовался огромным авторитетом не только в России, но и за рубежом. Он играл особенно большую организующую роль в работе энтомологического отделения и неразрывно связанного с ним Русского энтомологического общества в первые два десятилетия XX в.

Эти годы ознаменовались выходом ряда серийных изданий о животном мире той или иной страны. Одним из таких трудов стала «Фауна России и сопредельных стран», издававшаяся Зоологическим музеем Академии наук с 1911 по 1929 г. В этом издании, задуманном очень широко и перешедшем затем в серию «Фауна СССР и сопредельных стран», за указанный период вышло несколько выпусков по энтомологии. С 1927 Зоологическим музеем (с 1923 г. - Зоологическим институтом) АН СССР начали издаваться серии определителей по фауне СССР, а с 1935 г. - «Фауна СССР» (новая серия). В первой серии по насекомым было издано 54 выпуска, во второй - 66. В серии «Фауна СССР» наиболее значительны работы по кожистокрылым, пилильщикам, ногохвосткам, совкам, листоедам, браконидам. Аналогичные труды, но охватившие меньшую территорию, издавались в Германии («Животный мир Германии»), Франции («Фауна Франции») и Англии («Руководство для определения насекомых Британии» и «Фауна британской Индии»).

Развитие отечественной энтомологии, начиная с третьего десятилетия XX в., определилось Октябрьской революцией. Была создана сеть эпидемиологических станций и станций защиты растений. В медицинских и сельскохозяйственных научно-исследовательских институтах были организованы энтомологические лаборатории. Во многих вузах страны стали читать самостоятельный курс энтомологии. Значительно выросли кадры энтомологов.

На кафедре энтомологии Московского университета, организованной в 1925 г. по инициативе Н.М. Кулагина, сложились школы систематиков, морфологов, эмбриологов, руководимые Е.С. Смирновым, Э.Г. Беккером, А.А. Захваткиным. Кафедру энтомологии Ленинградского университета долгое время возглавлял Б.Н. Шванвич, автор известных руководств «Курс общей энтомологии», «Введение в энтомологию».

Уже в 20-х годах в систематике выделилось два основных направления: 1) работы по теории систематики насекомых (А.В. Мартынов, Б.Н. Шванвич, Б.Б. Родендорф, в последние годы А.Г. Шаров), основанные на эволюционно-морфологическом и

функционально-морфологическом методах и позволившие установить истинные взаимоотношения между группами насекомых; 2) изучение отдельных групп насекомых - семейств, подотрядов, отрядов и пр.

В 20-30 гг. А.В. Мартынов провел функционально-морфологический анализ крыла насекомых. С его деятельностью связано начало изучения в 20-е годы палеоэнтомофауны в нашей стране. Советские палеоэнтомологи внесли много нового в представление об истории ряда групп насекомых, что позволило Б.Б. Родендорфу и другим уточнить или даже в корне изменить прежние филогенетические построения.

Основываясь на полученных данных, Мартынов (1938) предложил новую систему класса насекомых. Его идеи были развиты в филогенетической системе Б.Б. Родендорфом (1957, 1964).

Советскими систематиками проделана большая работа по составлению определителей насекомых СССР, которые выпускались редко. Широко известны определители насекомых СССР под редакцией И.Н. Филипьева (1928, 1933), С.П. Тарбинского и Н.Н. Плавильщикова (1948). Принципиально новым было организованное Г.Я. Бей-Биенко издание «Определителя насекомых европейской части СССР», наиболее полно охватывающего виды фауны данной территории. К настоящему времени вышло пять томов.

За годы Советской власти выпущена серия справочников по насекомым-вредителям сельского хозяйства. В их составлении участвовали крупнейшие систематики А.А. Штакельберг, Е.Н. Павловский (1932).

Составлены определители по различным группам вредителей: непочвенным - С.П. Ивановым, по вредителям культурных растений - Н.Н. Троицким в В.Н. Щеголевым, по вредителям леса - В.И. Гусевым и М.Н. Римским-Корсаковым, по вредителям полезащитных полос - Г.Я. Бей-Биенко и др.

Главным и координирующим центром всех работ по систематике насекомых является Лаборатория систематики насекомых Зоологического института АН СССР, сокращенно ЗИН (г. Ленинград). Работы Лаборатории в объеме отрядов или даже отдельных семейств в той или иной мере охватили почти все отряды насекомых. Основой этих работ являются камеральные исследования, а также материалы экспедиций и тематических поездок в различные районы нашей страны, а нередко и за ее пределы.

Наиболее крупные современные работы по важнейшим группам насекомых создали специалисты-систематики: М.Е. Тер-Минасян, О.Л. Крыжановский, Г.С. Медведев, Е.Л. Гурьева (жесткокрылые); И.М. Кержнер (полужесткокрылые); А.Ф. Емельянова (цикадовые); Г.Х. Шапошников (тли); Е.М. Данциг (кокциды и алейроиды); Л.А. Жильцова (веснянки); В.И. Кузнецов, А.К. Загуляев, М.И. Фалькович, И.Л. Сухарева (чешуекрылые); В.Ф. Зайцев, К.Б. Городков, Э.П. Нарчук, В.Н. Танасийчук, В.А. Рихтер, М.Н. Кандыбина (двукрылые); Л.И. Подгорная (прямокрылые); В.И. Тобиас, В.Л. Тряпицын, М.А. Козлов, Д.Р. Каспарян (перепончатокрылые).

Примечательно, что по ряду групп насекомых начинают работать молодые специалисты и в других регионах страны.

Для сибирской энтомологической науки, которая на первых порах тоже представляла собой систематику, только что перечисленная историческая этапность развития вообще систематики сдвинута на целое столетие, т.е. если в Европе и Европейской части России энтомология оформлялась в самостоятельную отрасль знаний в XIX в., то для сибирской энтомологии это был уже XX в. Хотя начало изучения насекомых в Сибири было положено работами академических экспедиций XVIII в., носившими случайный, разрозненный характер.

Исключительно важную роль в развитии сибирской энтомологии сыграло открытие в 1888 г. Томского университета. С этого времени начинается экспедиционная деятельность по изучению мало известной в то время фауны насекомых Сибири, т.е. 1-й период истории систематики, именуемый «изучение местных фаун», в Сибири начался только в конце XIX в. Особенно интенсивное изучение фауны насекомых началось в XX в; оно носило уже другой характер и находилось на качественно другом уровне. Это уже было не простое составление списков, не инвентаризация в узком смысле, а обширные эколого-фаунистические исследования, основоположником которых был М.Д. Рузский, приехавший в 1913 г. в Томский университет.

Своеобразие первого этапа развития систематики в Сибири обусловлено тем, что в это время в науке прочно утвердилась эволюционная теория Дарвина, уже много было сделано открытий, благодаря путешествиям и экспедициям, в полную силу работало и координировало энтомологические исследования в России Русское энтомологическое общество.

Для сибирской энтомологической систематики два первых этапа - познание местных фаун и признание эволюции - совершались одновременно.

В Сибири в настоящее время монографически изучены: саранчовые (Уваров, 1927; Бережков, 1956), жуки-щелкуны (Черепанов, 1957), паразиты и хищники сибирского шелкопряда (Коломиец, 1962), стрекозы (Белышев, 1963, 1974), совки (Золотаренко, 1970), клопы (Петрова, 1975), муравьи (Дмитриенко, 1976), тли (Ивановская, 1977), мицетофилоиды (Островерхова, 1979) и др.

Успешно ведутся исследования по систематической энтомологии в союзных республиках, создаются фундаментальные региональные определители насекомых. На Украине, в Таджикистане, Армении издаются выпуски серии «Фауна». Изучением охвачены различные группы насекомых.

Разные школы в систематике

Кладизм, или филогенетическая систематика

Здесь и далее под словом «кладизм» подразумевается научный кладизм, а не нумерический кладизм со всеми его разновидностями, такими как паттернкладизм и пр. Кладизм является единственным последовательным и четко сформулированным принципом построения классификации. Однако его положения выглядят парадоксальными, в связи с чем некоторые авторы его не признают. Невозможно построить классификацию, которая бы полностью соответствовала требованиям кладизма, но все развитие систематики является приближением к такой классификации.

Принципы кладизма были сформулированы в книге Вилли Хеннига (Hennig, 1950), причем автор называл эти принципы филогенетической систематикой. Словосочетание «филогенетическая систематика» не вполне удачно, т. к. подобные словосочетания (а именно «систематическая филогения» и «филогенетическая классификация») употреблялись в классических работах Геккеля в ином значении (Haeckel, 1896, 1898). Термин кладизм образован от греческого слова *cladus* — ветвь. В кладистической систематике таксонами являются ветви филогенетического дерева; можно также сказать, что кладистическая классификация — это классификация филогенетических ветвей, а не каких-либо других природных объектов.

Основную суть кладизма можно сформулировать очень кратко: все таксоны должны

быть только голофилетическими (т. е. монофилетическими по Хеннигу). Не допускается присутствие в классификации ни полифилетических, ни парафилетических таксонов.

Согласно этому принципу, иерархия таксонов оказывается однозначно соответствующей иерархии ветвления филогенетического дерева. Благодаря этому устраняется произвол в построении классификации. Действительно, если все таксоны должны быть только голофилетическими, не остается возможности выбора между разными способами разделения филогенетического дерева на таксоны: во всех случаях граница между таксонами наиболее высокого ранга должна проходить по наиболее раннему по времени ветвлению рассматриваемой части филогенетического дерева. Принцип кладизма влечет за собой важные следствия.

1) Если все таксоны являются голофилетическими, то никакие таксоны не могут быть материнскими (предковыми) и дочерними, а могут быть только сестринскими или не сестринскими. Действительно, всякий таксон, предковый другому (не подчиненному ему) таксону, является парафилетическим по определению и, следовательно, не должен существовать. Здесь не следует путать понятия предок и предковый таксон: существование предков признается кладистами так же, как оно признается и всеми прочими эволюционистически мыслящими биологами (лишь люди с крайне экстравагантными взглядами думают, что живые организмы могут возникать не от своих родителей, а как-то иначе). В отличие от предка, предковый таксон мы можем создать или не создавать; приверженцы кладистической систематики считают, что его создавать не следует.

2) Не все виды могут быть отнесены к таксонам всех рангов.

Если не следовать кладистическому принципу, а устанавливать парафилетические таксоны так, чтобы все виды включить в таксоны всех рангов, то возникает неопределенность, где следует проводить границы между таксонами. Действительно, поскольку на филогенетическом древе естественных границ между таксонами нет (т. к. все древо представляет собой неразрывную ветвящуюся цепь поколений), в каждом конкретном случае трудно договориться, где должна проходить искусственная граница между таксонами. В кладизме предлагается универсальное решение этого вопроса: граница между двумя сестринскими таксонами должна проходить по их общему предковому виду, причем сам предковый вид не попадает ни в один из этих таксонов.

Группы, характеризующиеся только плезиоморфиями, в кладизме не считаются таксонами и называются плезионами. Плезион может оказаться парафилетической группой, в этом случае его расформировывают. Чтобы различать плезионы и хорошие таксоны, названия плезионов иногда пишут в кавычках (это не вполне удобный способ записи, т. к. путается с традиционным употреблением кавычек в значении «так называемый»).

Традиционализм, или эволюционная систематика

Традиционализм возник как противопоставление кладизму и ставит своей целью защиту и обоснование тех положений, которые традиционно существуют в систематике, но отвергаются кладизмом. Идеи традиционализма сформулированы, в частности, в книге Майра (1971) и др. В имеющихся на сегодняшний день классификациях живых организмов присутствуют не только голофилетические, но и заведомо парафилетические

таксоны. По мнению традиционалистов, парафилетические таксоны не только могут, но и должны существовать наряду с голофилетическими. Что касается полифилетических таксонов, то, по мнению традиционалистов, так же как и по мнению кладистов, их быть не должно. При этом утверждается, что естественный таксон должен прежде всего характеризоваться общими признаками, унаследованными от предка; такими признаками являются не только апоморфии (характеризующие голофилетический таксон), но и плезиоморфии (характеризующие парафилетический таксон). В соответствии с этим в традиционализме существует понятие предкового таксона — т. е. родственные таксоны одного ранга могут быть не только сестринскими, но и материнским-дочерним.

Если кладисты считают, что для однозначности классификации она должна строиться на основе одного параметра — последовательности ветвления филогенетического дерева (кладогенеза), то, по мнению традиционалистов, классификация должна строиться на основе двух параметров — 1) кладогенеза, т.е. последовательности ветвления филогенетического дерева и 2) а н а г е н е з а, т. е. величины эволюционных изменений в каждой ветви (здесь термин анагенез употребляется в широком смысле, как его определил Nuxley, 1957).

При этом неясно, как можно объективно определить величину эволюционных изменений (т. е. длину ветвей на рисунке). Традиционалисты не признают чисто количественной оценки степени различий (как это имеет место в фенетике); в отличие от фенетиков, они придают разным признакам разный вес и учитывают не только степень различия, но и последовательность ветвлений филогенетического дерева.

Поскольку в традиционализме используется одновременно два параметра, неясно, какому из них в каких именно случаях следует отдать предпочтение. Поэтому в рамках традиционализма могут получаться разные классификации на основе одного и того же филогенетического дерева.

Градизм

В отличие от кладистической и традиционалистической школ систематики, каждая из которых претендует на то, чтобы быть единственной и служить основой для всей систематики, градизм обычно не рассматривается как всеобщий принцип построения классификации. Место градизма среди других подходов к систематике состоит в том, что некоторые авторы считают уместным существование градиристических таксонов наряду с таксонами, установленными по другим принципам.

Можно образно сказать, что, в отличие от кладистической классификации, где филогенетическое дерево режется на таксоны вдоль, в градиристической классификации оно режется на таксоны поперек. Такие таксоны, называемые также грады, представляют собой уровни организации и могут быть как голофилетическими, так и парафилетическими, и полифилетическими.

При этом нет ясного определения того, что следует считать разными уровнями организации. Можно произвольно выбрать любые из приобретенных в эволюции признаков, назвав их переходами на новые уровни организации; в зависимости от этого выбора получатся разные классификации на основе одного и того же филогенетического дерева.

Наличие в градиристических классификациях полифилетических таксонов

определяется существованием конвергенции: диагнозы этих таксонов основаны на конвергентно возникших признаках. Если бы в конвергенциях существовала какая-нибудь закономерность и наличие конвергенции по какому-либо признаку позволяло бы что-то прогнозировать, то классификация, основанная на конвергенциях, имела бы смысл. Однако в настоящее время такие закономерности неизвестны, и неясно, существуют ли они вообще. Поэтому градистический принцип построения классификации не имеет широкого признания, в отличие от кладистического, где таксоны, будучи соответствующими филогенетическим ветвям, теоретически обоснованы и имеют явную прогностическую ценность.

Реальная систематика

Как было показано выше, разные авторы декларируют различные принципы построения классификации. Однако те принципы, которые декларируются, не всегда соответствуют принципам, которыми тот же автор руководствуется на самом деле при построении классификации. Под словосочетанием «реальная систематика» подразумеваются принципы, которые на самом деле лежат в основе имеющихся классификаций.

Целесообразность существования в классификации голофилетических таксонов и нецелесообразность полифилетических признается как кладистами, так и традиционалистами. Разногласия вызывает вопрос о целесообразности существования парафилетических таксонов: кладисты их не признают, а традиционалисты признают. Прежде чем перейти к обсуждению принципов реальной систематики, рассмотрим значение, которое имеют парафилетические таксоны.

Список используемой литературы

1. Вопросы систематики и эволюции насекомых. Под ред. А.Г. Кирейчука //Труды зоологического института АН СССР. – Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1989, Т. 202.
2. Г.П. Островерхова. Введение в систематику насекомых: учебное пособие. Под ред. доктора биологических наук В.Н. Стегния. - Томск: Издательство Томского университета, 1990.
3. Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. -М.: Колос, 2001.
4. Ключе Н.Ю. Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. - СПб.: Издательство "Лань", 2000.
5. Материалы по систематике насекомых // Труды всесоюзного энтомологического общества. – Ленинград: «Наука», 1972, т. 58.