

УДК. 595.752.2

ФИЛОГЕНЕЗ ТЛЕЙ РОДА *SCHIZOLACHNUS* И ПОДСЕМЕЙСТВА EULACHNINAE СЕМЕЙСТВА LACHNIDAE (НОМОРТЕРА, АРХИДОИДЕА)

В. А. Мамонтова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 3 марта 2006

Филогенез тлей рода *Schizolachnus* и подсемейства Eulachninae семейства Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea). Мамонтова В. А. — Ведется полемика с Дж. Соренсеном о филогенезе и месте в системе тлей рода *Schizolachnus* Mordvilko и подсемейства Eulachninae. Установлены наиболее важные филогенетические признаки среди морфологических черт Lachnidae. Выяснены филогенетические отношения родов *Schizolachnus*, *Cinara* Curtis и *Eulachnus* del Gurgio на основании принципов эволюционной систематики.

Ключевые слова: эволюция, филогенез, кладистика, Eulachninae, *Schizolachnus*, *Cinara*.

Phylogeny of the Aphids of the Genus *Schizolachnus* as Well as of the Subfamily Eulachninae of the Family Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea). Mamontova V. A. — The polemics with J. Sorensen concerning the phylogenesis and the place in the system of the mentioned aphids is represented. The most important phylogenetic characters are established among morphological features of Lachnidae. Phylogenetic relationships of the genera *Schizolachnus* Mordvilko, *Cinara* Curtis and *Eulachnus* del Gurgio are estimates based on the principles of evolutionary systematic.

Key words: evolution, phylogenesis, cladistics, Eulachninae, *Schizolachnus*, *Cinara*.

В систематике трех групп тлей обнаружены противоположные точки зрения на их филогенез и место в системе. Такое нередко случается в зоологической науке. В. А. Мамонтова (1972), сравнив филогенетически существенные морфологические особенности трех родов — *Cinara* Curtis, *Schizolachnus* Mordvilko и *Eulachnus* del Gurgio (табл. 1), выявила, что род *Schizolachnus* намного примитивнее рода *Eulachnus*, отличается от него большинством структур и этими же структурами необычайно близок роду *Cinara*. Даже строение классически конвергентного с *Eulachnus* (в связи с питанием на тонкой хвое сосен) короткого последнего членика хоботка у них различно: у *Schizolachnus* этот членик с дополнительными волосками, у *Eulachnus* — без них; отчлененный кончик хоботка у первых суживается постепенно, у *Eulachnus* — уступом, резко. Если к этому добавить, что большинство приведенных в таблице 1 признаков у *Schizolachnus* примитивны и совпадают с таковыми у рода *Cinara* (даже поведением: яйца откладываются одинаково — на хвое, хотя тли рода *Cinara* живут на ветвях), то естественно сделать вывод, что *Schizolachnus* связан не с родом *Eulachnus*, а с родом *Cinara*. Между прочим, это закреплено и генетически: у них почти крайний в семействе кариотип ($2n = 10$), который Р. Блекман (Blackman, 1990) считает примитивным, анцестральным. У *Eulachnus* $2n = 8$.

Бескрылые девственницы рода *Schizolachnus* отличаются от имаго рода *Cinara* только меньшими размерами тела, короткими, всего с одним рядом волосков трубочками, отсутствием вторичных ринарий на усиках, отсутствием вторичных субапикальных волосков на шпиге усиков. Это, как будет видно из дальнейшего

изложения, совсем не противоречит их близости и вполне оправдано. Между тем у *Schizolachnus* и *Eulachnus*, несмотря на почти неотличимые условия жизни на хвое, на удивление мало конвергенций. Это — короткий отчлененный кончик хоботка, а после работ по энзимо-гелево-электрофорезному анализу добавилась еще одна конвергенция, это — биохимическая общность (Lampel, Burgener, 1987), что авторы считают, наоборот, генетической общностью, т. е. родством. На мой взгляд, эта общность целиком зависит от того субстрата, которым тли питаются, и генетика тут ни при чем.

Приведенные морфологические признаки были реализованы таксономически (Мамонтова, 1972, 1975, 1980 а, б): *Schizolachnus* в качестве подтрибы включен ею в трибу Cinarini, а *Eulachnus* оставлен в трибе Eulachnini (рис. 1).

Однако эта система не была принята Дж. Соренсеном (Sorensen, 1990), который с помощью кладистического анализа вернул систему к исходному объединению *Schizolachnus* и *Eulachnus* в качестве подтриб в одной трибе Eulachnini. В подтверждение своей точки зрения Дж. Соренсен привел данные Г. Лампеля и Р. Бургенера (Lampel, Burgener, 1987) по энзимо-электрофорезному анализу. Его система, по сравнению с моей (Мамонтова, 1972), опущенная на ранг ниже, представлена на рисунке 2.

Род *Schizolachnus* примитивен, с чем согласен и Дж. Соренсен, а подсемейство Eulachninae, по словам самого Дж. Соренсена, самая продвинутая группа ляхнид. Из системы Соренсена, таким образом, следует, что примитивный род *Schizolachnus* происходит от далеко продвинутого подсемейства Eulachninae, что противоречит закономерностям эволюционного процесса и в природе не бывает.

Основную причину в получении столь отличных результатов автор настоящей статьи видит в методических или методологических причинах. Автор исповедует традиционные принципы «эволюционной систематики» (по терминологии А. П. Расницына — «Филистика»), Дж. Соренсен является принципиальным сторонником «филогенетической систематики» кладистики Хеннига.

Вернемся к некоторым исходным положениям. Дж. Соренсен и его сторонники определяют родство не по связям с анцестральной предковой формой, а по синапоморфиям исследуемых групп, т. е. по общим продвинутым, а не примитивным признакам. Для выяснения филогенеза подбираются «подходящие» син-

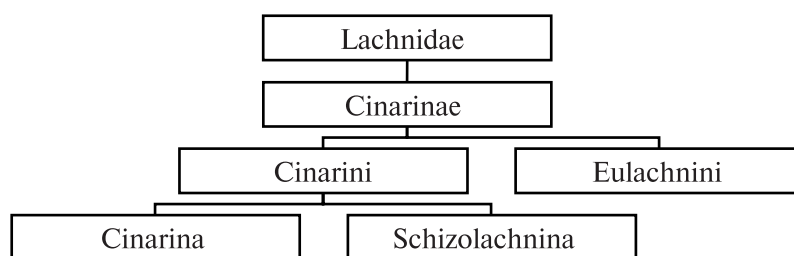


Рис. 1. Система спорных групп по В. А. Мамонтовой (1972).

Fig. 1. Classification of disputable groupings, after Mamontova (1972).

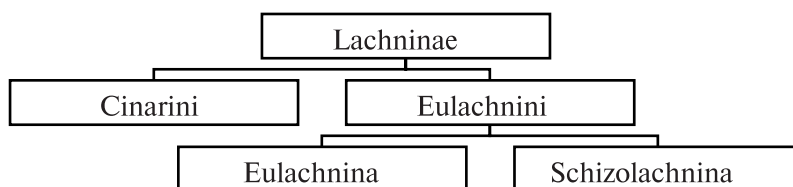


Рис. 2. Система спорных групп по Дж. Соренсену (Sorensen, 1990).

Fig. 2. Classification of disputable groupings, after Sorensen (1990).

апоморфии, проводится их ранжировка по значимости, без учета того, что среди них возможны конвергенции или случаи эволюционного параллелизма. Составляется матрица, она запускается в программу компьютера, которая выдает кладограмму. Она символизирует собой родословное древо. К сожалению, кладистам-афидологам каким-то непостижимым образом удается игнорировать тот неоспоримый факт, что для выяснения филогенеза любой группы прежде всего необходимо выяснить исходные моменты — направление эволюционного пути группы. Рассмотрим, чем конкретно, кроме абстрактных рассуждений, Дж. Соренсен обосновывает свою точку зрения. Для кладистического анализа он отобрал 19 морфологических структур:

Во-первых «из использованных В. А. Мамонтовой (1972)», исключив из них 4 структуры, как неподходящие, из-за «сомнительной выразительности». Такими Дж. Соренсен считает: соотношение длины 1-го членика задней лапки ко 2-му; строение крыльев; количество волосков на 4-м членике лапок личинок I возраста и место откладки яиц амфигонными самками. Длинную лапку эуляхнин Дж. Соренсен считает «конвергенцией, зависящей от растений». Резонный вопрос: почему же тогда конвергенцией не затронута также и лапка рода *Schizolachnus*, виды которого обитают на той же хвое, буквально рядом. В любой научной работе прежде всего необходимы логика и здравый смысл. Почему «сомнительны» три последних признака Дж. Соренсен не объясняет.

Во-вторых, к числу оставшихся признаков, заимствованных у В. А. Мамонтовой, добавлены структуры изученного им рода *Essigella* и близких ему родов, которые являются наиболее эволюционно продвинутыми. Кроме этого, Дж. Соренсен добавил несколько морфологических структур — «синапоморфий», связующих, по его мнению, *Schizolachnus* и *Eulachnus* близким родством: отсутствие вторичных субапикальных волосков на шпиге последнего членика усиков; удлиненная до овальной форма тела; наличие рудиментарных триомматидий; укороченный последний членик хоботка; редукция количества волосков на трубочках до одного ряда; отсутствие вторичных ринарий на усиках разбираемых групп тлей. Ринарии, изредка появляющиеся на усиках видов *Eulachnus*, Дж. Соренсен считает реверсией и заключает, что сходство разбираемых групп является не конвергенцией (homoplasy), а итогом общей филогении, т. е. общего происхождения; развитие двух групп: *Schizolachnus* с *Eulachnus* и *Cinarina* обязательно полифилетично.

Посмотрим сначала, насколько сомнительны и ненадежны морфологические структуры, выбранные В. А. Мамонтовой и отвергнутые Дж. Соренсеном, и насколько соответствуют синапоморфиям структуры, им добавленные. Правильное определение филогенетического значения признаков — их продвинутости или примитивности является ключевым условием (залогом) правильности последующих выводов о филогенезе тлей. В своих представлениях об этом автор настоящей статьи основывается на работе А. К. Мордвилко (Mordvilko, 1934), где эволюция морфологических структур тлей разбирается им на удивление согласованно с выводами о «Морфологических закономерностях эволюции» А. Н. Северцова, опубликованных после смерти А. К. Мордвилко. Учтены также взгляды на этот счет Г. Х. Шапошникова, К. Бёрнера, В. Пашека и свои собственные соображения, основанные на учении А. Н. Северцова.

Итак: 1. Длина члеников задних лапок и их соотношение — одно из наиболее важных в филогенетическом отношении, что давно признано перечисленными выше афидологами. Исходным типом является длинный первый членик лапок задних ног, как у рода *Cinarella* и всех родов эуляхнин, что очень близко к строению ног других Homoptera, как-то Cicadoidea и Heteroptera (Pašek, 1954), и до сих пор никем из афидологов не оспаривалось, за исключением Дж. Соренсена. У *Eulachnus* сохранилась очень длинная задняя лапка, — признак релик-

товый, древний, даже патристический (древних предков). Этим Eulachninae резко отличаются от других ляхнид. Будучи в этом семействе самой продвинутой группой, они в то же время сохранили самое примитивное строение ног. Благодаря этому они отличаются от *Shizolachnus* еще и поведением — способностью быстро бегать по хвое. Подробнее об этом будет сказано ниже.

2. Строение и длина крыльев не менее важны. Никто не станет отрицать, что появление крыльев в эволюции насекомых имело для них огромное значение, а вот у Соренсена эта структура «сомнительной выразительности». Детальный анализ эволюции крыльев тлей приводится А. К. Мордвилко (Mordvilko, 1934) в монографии «Эволюция тлей»; равной по значению работы еще не издано до сих пор. В ней подробно разобрана эволюция крыльев и их жилкования и, в связи с этим, эволюция тлей. Исключительно по крыльям (других палеонтологических остатков не сохранилось) определены предполагаемые предки тлей — пермские Archescytinidae. По крыльям А. К. Мордвилко устанавливает свой взгляд на родство внутри семейства тлей, который не устарел в основном до сих пор.

3. Значение для филогенеза **количества волосков на 1-м членике лапок личинок тлей I возраста** отлично обосновал в свое время К. Бёрнер (Börner, 1930, 1952), считая это одним из важнейших для построения системы и не зря. По словам А. Н. Северцова (1949: 373): «Сам Чарльз Дарвин в своем «Происхождении видов» уже понимает, что **сходство в строении зародышей** таких животных, которые во взрослом состоянии резко отличаются друг от друга, **указывает на общность их происхождения**» (подчеркнуто А. Н. Северцовым). Ч. Дарвин и А. Н. Северцов понимали значение признаков зародышей, как показателей родства. Для Дж. Соренсена они оказались сомнительными.

4. Место откладки яиц — просто факт, тут нечего доказывать. Примечательны два обстоятельства: во-первых, отвергнуты структуры, являющиеся на самом деле главными в шкале филогенетического значения признаков; во-вторых, эти признаки свидетельствуют о резких различиях между группами, которые Дж. Соренсен, наоборот, пытается объединить близким родством. Видимо, именно в этом и кроется причина их неприятия Дж. Соренсеном.

А теперь, на мой взгляд, о самом главном, об эволюционном пути рассматриваемых групп. Добавленные Дж. Соренсеном структуры, отсутствующие в анализе В. А. Мамонтовой (1972), которые он считает синапоморфиями, связывающими эти две группы, на самом деле таковыми не являются. Укороченный хоботок — явная конвергенция — результат перехода этих групп с коры ветвей на тонкую кожу хвой. А. К. Мордвилко (1901) более ста лет тому назад установил, что длина хоботка тлей зависит от той поверхности, на которой тли питаются, и это вполне логично, даже из соображений здравого смысла. А вот то, что у *Schizolachnus* и *Eulachnus* они при этом различного строения, свидетельствует против их родства, и это тоже логично. Все остальные структуры, которые Дж. Соренсен считает синапоморфиями, результатом эволюционной продвинутой, апоморфными являются только у Eulachninae. У *Schizolachnus* эти морфологические структуры не результат редукции, как у *Eulachnus*, а следствие **личиночной недоразвитости**. Они полностью соответствуют строению личинок IV возраста тлей рода *Cinara* и демонстрируют явление **неотении**. Личинки IV возраста перешли к партеногенетическому размножению, что называется **педогенезом**.

Таким образом, переход предковой формы тлей рода *Schizolachnus* в новую экологическую нишу — на хвою сосен — привел к неотении, т. е. к эволюционному пути, который у насекомых, по У. Гарстангу, называется **педоморфозом**. У позвоночных животных эволюционные преобразования зародышей называются, по Э. Геккелю, **ценогенезом** (Северцов, 1949: 233). С одной стороны, эти два направления эволюции резко различаются конечным результатом: при ценогенезе эволюционные

преобразования зародышей у взрослых форм исчезают; при педоморфозе исчезает взрослая фаза, к размножению (как у *Schizolachnus*) переходит личинка IV возраста. Это сопровождается полезной для организма **фетализацией** – вместе со взрослой фазой исчезают и признаки специализации взрослых форм, которые могут оказаться невыгодными в новых условиях существования.

С другой стороны, между этими двумя направлениями существует и очень значимая общность – отсутствие существенных преобразований организма, что наглядно демонстрируют тли рода *Schizolachnus* удивительным морфологическим подобием своим вероятным предкам – личинкам IV возраста тлей рода *Cinara*: небольшое, почти овальной формы тело, недоразвитые с одним рядом волосков трубочки, отсутствие вторичных ринарий на усиках и вторичных субапикальных волосков на шпиге 6-го членика усиков. Как показал В. Пашек (Pašek, 1954), эти волоски появляются только у взрослых.

Неотения не столь уж редкое явление у тлей, (хотя еще недостаточно изученное), судя по сообщению Ф. В. Кведнау (Quednau, 1999) о многочисленных случаях неотении у тлей дрепаносифоидного комплекса. Полная неотения характерна для тлей амфигонного поколения двух семейств – Pemphigidae и Aposciidae; при ней только половая система достигает уровня развития, характерного для взрослого организма, а все остальные органы сохраняют личиночное состояние. Амфигонное поколение не питается. В семействе ляхнид (Lachnidae) в роде *Stomaphis* Walker личиночны только самцы, редуцированы и их хоботки (Мамонтова, 1972; Petrovič, 1998). Они тоже не питаются. Таким образом, к указанным различиям между *Schizolachnus* и Eulachninae добавляется еще одно, весьма существенное – различие в направлении их эволюции после перехода предков на хвою сосен.

Поскольку предполагаемые предки тлей – Archescytinidae известны с перми, тлям пришлось претерпеть все пертурбации, произошедшие на Земле в конце палеозоя и на протяжении всего мезозоя; это – смена климата и, особенно, смена мезофитной растительности на кайнофитную во время мелового биоценотического кризиса в конце раннего мела. Голосеменная растительность сменялась покрытосеменной, что не могло не сказаться на эволюции тлей, тесно связанных с растениями. Поэтому все семейства современных тлей сформировались окончательно, видимо, в конце раннего мела. В семействе ляхнид таковыми были подсемейства Lachninae и Traminae, связанные с покрытосеменными растениями. Разбираемые в настоящей статье группы связаны с хвойными, в частности с сосной (*Pinus*), развитие которой по данным А. Н. Криштофовича (1957) предшествовало появлению покрытосеменных. Виды современных *Pinus* известны с юры. Поэтому Eulachninae и род *Cinara* могли сформироваться раньше, возможно также в юре (как, например, семейство Chermesidae, связанное с елью, известной тоже с юры).

Судя по тому насколько далеко зашла эволюционная продвинутость Eulachninae и насколько глубокой перестройке подверглась вся структура этих тлей, особенно рода *Essigella* и близких ей родов, не распространенных в Старом Свете, анцестральная форма Eulachninae переходила не в новую экологическую нишу, как род *Schizolachnus*, а в новую адаптивную зону, что чревато ароморфозом и образованием таксонов высшего ранга. В данном случае сформировалось, по всей видимости, подсемейство. И переход на хвою сосен произошел не с коры сосны (*Pinus*), а, судя по глубине эволюционных преобразований, возможно, с вымершего в мезозое хвойного. И произошло это намного раньше перехода на хвою сосен предка рода *Schizolachnus*, возможно в юре, уже тогда, когда на земле появился современный род *Pinus*.

Развиваясь в направлении ароморфоза, Eulachninae почти не сохранили связующих их с Cinarinae примитивных признаков, кроме не слитых мускульных

пластинок и очень длинного, древнего, реликтового 1-го членика лапки задних ног. Сохранилась длинная лапка, видимо, в связи с возможностью быстро бегать по хвое, убегая от врагов и прячась на нижней поверхности хвои от прямых солнечных лучей. Поскольку тли чрезвычайно чувствительны к потере влаги через тонкую кутикулу тела, это оказалось очень полезным в новых условиях жизни на хвое. Поэтому реликтовая лапка и не подверглась конвергенции, сохранив **стабильность**.

Древнее происхождение Eulachninae подтверждается также их далеко зашедшей продвинутой эволюцией. При этом, эволюция осуществлялась в двух направлениях: первое – развитие апоморфий путем специализации: это сильная склеротизация 8-го тергита брюшка, также предохраняющая от сильного испарения влаги; значительное усложнение и дифференциация формы волосяного покрова; срастание (у *Essigella*) головы с переднегрудью. Второе – в направлении редукции: волосяного покрова тела и усиков, в том числе исчезли и вторичные субапикальные волоски на шпиге усиков; редукция количества члеников усиков до пяти в роде *Pgeudessigella*; вторичных ринарий на усиках, триомматидий, трубочек. По Г. Х. Шапошникову (1976), это эволюция в направлении «паразитической специализации».

Наименее продвинутым является род *Eulachnus*: у видов рода 6-члениковые усики, голова не срослась с переднегрудью, слабее склеротизация тела и 8-го тергита. У некоторых видов еще появляются вторичные ринарии на усиках, что Дж. Соренсен безосновательно называет реверсиями. Реверсии вообще возможны только в виде атавизмов; все остальные отвергаются законом необратимости эволюции (Dollo, 1895; Шмальгаузен, 1968). Eulachninae настолько далеко продвинулись в эволюционном отношении, что вполне заслуживают (учитывая также своеобразие их кариотипов ($2n = 8$)), выделения их в отдельное подсемейство. С этим вполне согласуется та мощная перестройка организма, которую они демонстрируют. В недавнее время группа афидологов (Nieto Nafria et al., 1997) сочла необходимым, согласуясь с правилами приоритета, заменить наименование Cinarinae на Eulachninae. Однако, это совершенно «не валидно» систематически: Cinarinae намного примитивнее, чем Eulachninae и поэтому не может быть ответвлением от продвинутого подсемейства. В связи с этим, Cinarinae должно остаться в системе на одном таксономическом уровне с Eulachninae, в ранге подсемейства (рис. 3). Или, если придерживаться системы Ж. Ремодьера (Remaudière, Remaudière, 1997), опущенной на ранг ниже, на уровне двух триб.

Предок *Schizolachnus* перешел на хвою, без сомнения, значительно позже, уже после того, как полностью сформировался на коре ветвей род *Cinara*. Можно даже представить, что вылупившаяся из яйца личинка рода *Cinara* не поползла на кору ветвей, как это обычно происходит у представителей этого рода, а по неизвестным сейчас причинам, осталась на хвое. С этого и могло начаться

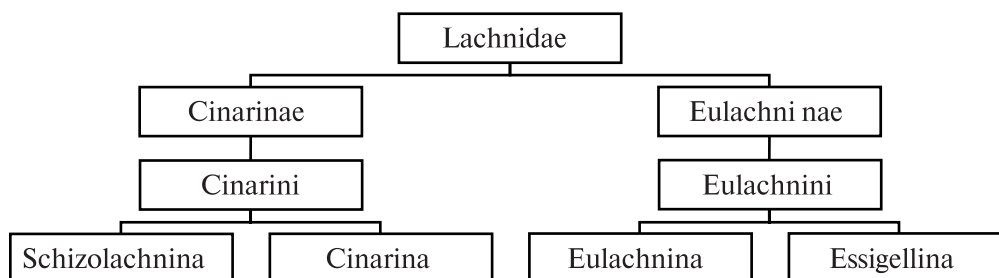


Рис. 3. Система рассматриваемых групп по В. А. Мамонтовой.

Fig. 3. Classification of the analyzed groupings, after Mamontova (this paper).

Таблица 1. Морфологические особенности тлей родов *Schizolachnus*, *Eulachnus*, *Cinara*
 Table 1. Morphological features of aphids of the genera *Schizolachnus*, *Eulachnus*, *Cinara*

Морфологические характеристики	<i>Schizolachnus</i>	<i>Eulachnus</i>	<i>Cinara</i>
Форма тела	Яйцевидно-эллипсоидная	Сильно вытянутая, палочковидная	Яйцевидно-эллипсоидная
Опыленность тела	Густой длинный пушок	Слабая или отсутствует	Как правило, опылены
Волосистой покров	Густой, волоски щетинковидные	Редкий, волоски палочковидные	Густой, волоски щетинковидные
Эпикраниальный шов	Явственный	Отсутствует или короткий	Явственный
Триоматидий	Явственный	Развит слабо	Явственный
Первичные ринарии на усиках	С хитиновым валиком	Без хитинового валика	С хитиновым валиком
Побочные ринарии	Размещены группой, сбоку от постоянной	Размещены ниже и на расстоянии от постоянной	Размещены группой, сбоку от постоянной
Вторичные ринарии бескрылых	Отсутствуют	Отсутствуют или 1-2	Всегда имеются
Дополнительные волоски на IV членике хоботка	Имеются	Отсутствуют	Имеются
Отчлененный кончик хоботка	Суживается постепенно, по бокам без выпуклостей	Суживается резко, по бокам с выпуклостями	Суживается постепенно, по бокам без выпуклостей
1-ый членик задней лапки	Короткий, без спинальных волосков	Длинный, с двумя спинальными волосками	Короткий, без спинальных волосков
2-ой членик задней лапки	Короткий	Длинный	Короткий
Трубочки	Конусовидные с волосками	Редуцированные, цилиндрические, без волосков	Конусовидные с волосками
Передние крылья	В 1,4 раза длиннее тела	В 1,07 раза длиннее тела	В 1,4 раза длиннее тела
Яйца зимуют	На хвое	На коре ветвей	На хвое
Кариотип	2n = 10	2n = 8	2n = 10

эволюционное развитие рода *Schizolachnus*, но уже совсем иным путем, чем шла эволюция группы *Eulachninae* — путем педоморфоза. Приобретались адаптации, совершенно не сходные с адаптациями еулахнин и при этом сохранились основные примитивные структуры, связующие его с родом *Cinara* до сих пор. В том числе и малоподвижный образ жизни. В связи с этим, адаптация к солнечной радиации на открытой хвое сосен и к защите от нападения врагов осуществилась в виде приобретения густого воскового покрова, закрывающего весь тергум тела высокой шапкой. Сохранились почти все морфологические структуры личинок IV возраста цинар, что как раз и объясняется эволюцией в сторону педоморфоза, и прекрасно согласуется с постулатом Северцова о ценогенезе: «Тем и отличается истинная наука от псевдонаучных завихрений, что в ней все прекрасно согласуется, и каждый новый обнаруженный кирпичик прекрасно укладывается в предыдущее построение... При ценогенезах полезные приспособления развиваются только у зародыша и личинок <...> Эти ценогенезы были настолько выгодны, что благодаря им не требовалось больших изменений формы и строения организмов для выживания. Общая организация особей изменяется сравнительно мало в течение геологических периодов» (Северцов, 1949: 263—264). Этим и объясняется удивительное морфологическое подобие родов *Schizolachnus* и *Cinara* (за исключением небольших, вполне естественных адаптаций и конвергенций у *Schizolachnus*). Возникновение в эволюции этой группы неотении исключило, таким образом, необходимость в серьезных морфологических пере-

стройках организма при его переходе в новую экологическую нишу и адаптации к новым условиям.

Возникает резонный вопрос: почему у двух групп тлей, обитающих в совершенно идентичных условиях — на хвое сосен, что, как правило, должно было стимулировать у них бурную конвергенцию, т. е. развитие сходных адаптаций, в данном случае не сработало: конвергенций на удивление мало: всего лишь укороченные последние членики хоботков и общий энзимный, т. е. биохимический показатель. Почему после перехода на хвою сосен и обитание в дальнейшем буквально рядом, их эволюция осуществлялась столь различными путями: эуляхин — в направлении специализации, т. е. эволюционного продвижения (апоморфизм) и одновременно сильной редукции, а тли рода *Schizolachnus* — в направлении неотении и педогенеза. Такой якобы парадокс может объясняться только тем, что обе группы перешли в совершенно сходные новые условия жизни с совершенно несходными **преадаптациями**, которые и предопределили возможности их дальнейших эволюционных путей. «Направление, в котором пойдет эволюция изменяющегося вида в данную эпоху, определяется не только характером изменяющейся среды, но также и строением и функциями изменяющегося организма <...> Мы видим, насколько велико значение организации животных в тот период, когда у него наступают изменения для всей последующей эволюции» (Северцов, 1949: 259—260).

Трофические адаптации к обитанию на хвое возникли, безусловно, в разное время. Предок Eulachninae перешел на хвою сосен, намного раньше, возможно, как упоминалось выше, еще в юре. Предок *Schizolachnus* перешел на хвою намного позже, когда уже сформировался род *Cinara* с укороченным первым члеником задней лапки, и поэтому виды ведут почти неподвижный образ жизни и адаптации к испарению влаги у них другие.

Хотелось бы предостеречь от безоговорочного использования «филогенетической систематики» с ее компьютерными программами. Среди опытных систематиков в последнее время наблюдается некое разочарование в кладистике (см. Труды ЗИН, Т. 118, 1974; Т. 206, 1989 и др.). Это разочарование достаточно убедительно демонстрирует известный российский палеонтолог А. П. Расницын. Если в конце восьмидесятых годов XX века он называет учение Хеннига «Новым подъемом филогенеза» и «идеальной схемой того, как филогенетическая задача могла бы теоретически быть решена самым прямым и экономным путем» (Расницын, Длусский, 1988: 5), то без малого двадцать лет спустя, он характеризует компьютерную кладистику уже несколько иначе: «Тем не менее, кладизм — это доминирующая система взглядов на Западе, и у нас дело, кажется, идет к тому же. Так проще. Четкая методика, меньше места для интуитивных оценочных функций, вроде оценки уровня сходств и различий, нет отдельных задач построения системы и филогенеза, Особенно велики эти преимущества у компьютерного (экономного) кладизма. Здесь сохраняется единственный этап, на котором еще нужно думать: это выделение группы для анализа, поиск и отбор признаков для расчета кладограммы. Впрочем, кладисты не утруждают себя анализом методологии этой важнейшей части работы. А дальше просто составляем матрицу, вставляем ее в сложную, но детально описанную и поэтому вполне доступную для пользователя компьютерную программу, запускаем мощный компьютер и ждем окончания расчетов <...>. Если кладограмма не понравилась, можно изменить параметры расчета, пусть компьютер посчитает еще. В конце концов, он выдаст приемлемый результат, хотя бы минимально согласующийся со здравым смыслом (т. е. априорными ожиданиями).

В общем, на мой взгляд, все-таки лучше заниматься традиционной систематикой, но при этом четко понимать ее основания, критерии и цели, сформули-

рованные филистикой, и использовать методы кладизма и фенетики везде, где они могут помочь.» (Расницын, 2002: 83—84). Вот такой итог.

Естественно, возникает вопрос: чем же может помочь систематику подобная методология? Ответ, на мой взгляд, может быть только один: чтобы кладистический анализ не закончился «путешествием в хаос», следует четко разобраться в эволюции изучаемых групп, без чего невозможно выяснение филогенеза, т. е. истории группы; следует также четко представлять себе **морфологические закономерности эволюции** группы, без чего невозможна правильная оценка филогенетического значения признаков, их плезио- и апоморфности, дабы не называть синапоморфиями конвергенции, а конвергенциями признаки явного родства. Да и родство определять не по синапоморфиям, среди которых нередки конвергенции и случаи эволюционного параллелизма, а по предковым примитивным формам. Необходимо также доскональное знание биологии изучаемых групп, а у тлей она очень сложна: партеногенез, гетерогония, гетереции, неотения, педогенез, и, особенно, полиморфизм (до 14 морф в году!). При соблюдении перечисленного, компьютер, возможно, и может быть полезным. Но что же тогда остается от кладистики?

- Криштофович А. Н.* Палеоботаника — Л. : Гостоптехиздат, 1957. — 650 с.
- Мамонтова В. А.* Попелици — ляхниды. — К. : Наук. думка, 1972. — 229 с. — (Фауна України; Т. 20, вип. 7).
- Мамонтова В. А.* Тли-ляхниды фауны Советского Союза : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Киев : Наук. думка, 1975. — 49 с.
- Мамонтова В. А.* Эволюция, филогенез и система тлей семества ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщение 1 // Вестн. зоологии. — 1980 а. — № 1. — С. 3—12.
- Мамонтова В. А.* Эволюция, филогенез и система тлей семейства ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщение 2 // Вестн. зоологии. — 1980 б. — № 3. — С. 25—35.
- Мордвилко А. К.* К биологии и морфологии тлей. Ч. I // Тр. Рус. энтомол. об-ва. — 1901. — 33. — 940 с.
- Мордвилко А. К.* Подотряд тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. : Сельхозгиз, 1948. — С. 191—205.
- Расницын А. П.* Процесс эволюции и методология систематики // Тр. РЭО. — 2002. — 73. — С. 1—108.
- Расницын А. П., Длусский Г. М.* Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценолитический кризис и эволюция насекомых — М. : Наука, 1988. — С. 5—15.
- Родендорф Б. Б.* Основы систематики и филологии насекомых // Палеозойские насекомые кузнецкого бассейна : Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1961. — 85. — С. 41—53.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции — М. : Изд-во АН СССР, 1949. — Собр. соч., т. 5 — 518 с.
- Шапошников Г. Х.* Подотряд Aphidinea — тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 1. — С. 489—616.
- Шапошников Г. Х.* Паразитическая специализация и филогения тлей // Проблемы зоологии — Л. : Наука, 1976. — С. 87—89.
- Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора — М. : Наука, 1968. — 451 с.
- Vaker A. C.* The generic classification of the Hemipterous Famili Aphididae // Bull. U. S. Dep. Agric. — 1920 — 33. — P. 93—96.
- Blackman R. L.* The chromosomes of Lachnidae // Acta Phytopathologica Hungarica. — 1990. — 25, N 1—4. — P. 273—282.
- Börner C.* Beiträge zur einem neuen System der Blttlaus // Arch. Classif. Phylog. Ent. — 1930. — 1 (2). — P. 115—126.
- Börner C.* Europae centralis Aphides // Mitt. Thüring. bot. Ges. — 1952. — 4 (3). — 269 s.
- Czylok A.* Phylogenetic concept of Trimini (Homoptera, Lachnidae) // Prace Nauk. Univ. Slask. w Katowice. — 1990. — N 1130 — 64 p.
- Dollo L.* Sur la philogenie des Dipneuster // Bull. Soc. belge geol. paleontol. et hydrobiol. — 1895. — P. 79—128.
- Hennig W.* Phylogenetic Systematics // Urbana. — 1966. — 263 p.
- Lampel G., Burgener R.* The henetic relationships between Lachnid taxa as establish by enzymegel-electrophoresis // Proc. Int. Symp. (Smolenice Czech., Sept. 9—14,1985). — Acad. Publ., The Hague — 1987. — P. 71—95.
- Mordvilko A. K.* On the evolution of aphids // Arch. Naturg. — 1934. — 3, N 1. — 60 p.
- Nieto Nafria J. M., Mier Durante M. P., Remaudière G.* Les noms des taxa du groupe chez les Aphididae // Revue Fr. Ent. (N. S.) — 1997. — 19, N 3—4. — P. 77—92.
- Pašek V.* Prispevek ke klasifikaci středoevroskych Lachnidu // Čes. Zool. Spol. — 1953. — 27. — P. 149—177.

- Pašek V.* Vošky našich lesnych dřevin (Homoptera – Aphidoidea). – Bratislava : Vyd-vo Slov. Akad. Vied., 1954. – 323 S.
- Petrovič O.* A new species of *Stomaphis* Walker (Aphididae) from Serbia // Aphids in natural and managed ecosystems / Eds J. M. Nieto Nafria, A. F. G. Dixon. – Proc. 5th Intern. Sympos. on Aphids (15–19 Sept., 1997). – Leon (Spain) : Universidad de Leon, 1998. – P. 423–429.
- Quednau F. W.* Atlas of the drepanosiphine aphids of the world. Part 1: Panaphidini Oestlund, 1922 – Myzocallidina Börner, 1942 (1930) (Hemiptera: Aphididae: Calaphidinae) // Contributions of the American Entomological Institute. – 1999. – **31** (1) – 281 p.
- Remaudière G., Remaudière M.* Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae) – Paris : INRA, 1997. – 473 p.
- Shelegiewicz H.* Przegląd systematyczny mszyc Polski // Zesz. probl. Post. Nauk. Rol. – 1978. – **208**. – 40 p.
- Sorensen J. T.* Taxonomic partitioning of discrete-state phylogenies: relationships of the aphid subtribes Eulachnina and Schizolachnina (Homoptera: Aphididae: Lachninae) // Ann. Entomol. Soc. of America. – 1990. – **83** (3). – P. 394–408.