

КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ
И БИОЛОГИИ

Кафедра зоологии и общей биологии

Зелеев Р.М.

**Разнообразие и эволюция
форм локомоции насекомых**

Казань – 2025

УДК 595.7:573.6:007
ББК 28.691.58
348

*Печатается по решению Учебно-методической комиссии
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ*

Научный редактор
доктор биологических наук,
профессор кафедры зоологии и общей биологии КФУ
Анатолий Иванович Голубев

Рецензенты:
доктор биологических наук,
профессор кафедры зоологии и общей биологии КФУ, **В.Р. Саитов**
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории биомониторинга Института проблем
экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан,
Р.А. Суходольская

Зелеев Р.М.
348 Разнообразие и эволюция форм локомоции насекомых. Казань: КФУ,
2025. — 141 с.

Предлагаемая монография посвящена анализу особенностей строения, функционирования и исторических этапов формирования локомоторных структур насекомых. Акцент сделан на возможности использования описываемых «изобретений природы» в технических устройствах, а также на попытке обоснования алгоритмов эволюции, альтернативных общепринятым. Работа рассчитана на специалистов как биологического, так и технического профиля, а также всех интересующихся этой проблематикой.

УДК 595.7:573.6:007
ББК 28.691.58

© Зелеев Р.М., 2025
© Казанский федеральный университет, 2025

Введение

Способность к локомоции – один из наиболее характерных признаков, свойственных представителям царства животных. Принято считать, что чем сложнее и разнообразнее локомоция животного, тем выше оно организовано. В этой связи особого внимания заслуживают насекомые. Этот класс животных демонстрирует максимально возможный набор способов локомоции, сочетая их, порой, в самых невероятных комбинациях. Насекомые в ходе жизнедеятельности могут бегать, прыгать, рыть, плавать, совмещая это со способностью к полёту. Они используют при этом самые разные приспособления и конструктивные решения, в которых задействована не только сила мышц, но и гидравлика, упругие механические свойства скелета и другие механизмы. Благодаря таким адаптациям насекомые освоили все возможные среды обитания, достигнув во многих из них абсолютного доминирования.

С познавательной точки зрения представляет определённый интерес процесс формирования разнообразия вариантов локомоции, а также становления структур, их обеспечивающих – как в онтогенезе, так и в ходе их исторического становления. В этой связи полезно проанализировать формы локомоции у других групп животных, особенно если они реализуются сходным образом, но благодаря иным структурам и механизмам. Такой интерес связан с известными возможностями имитации этих «изобретений природы» в технических аналогах, которые могут иметь чрезвычайно широкий спектр применения в самых разных отраслях человеческой деятельности.

Наиболее интересной и актуальной представляется сфера применения принципов, заложенных в природных аналогах - для создания летательных аппаратов. Среди летающих организмов, с точки зрения аэродинамики, лучше всего изучены птицы и крылатые насекомые. Не менее важны и другие летающие организмы, например, летучие рыбы, летучие мыши, вымершие птерозавры, и даже ряд водных обитателей: отдельные виды коловраток, моллюсков и некоторые другие группы животных, способных в ходе локомоции совершать машущие движения благодаря порождению вихрей и управлению своим движением с их помощью. Столь широкая распространённость в природе полёта как способа локомоции говорит о некоторых общих эволюционных закономерностях и отсутствии жёсткой привязки «изобретений природы» к конкретным группам предков. Самым интригующим в этой проблеме является осознание того факта, что все известные и до сих пор, и увы, пока непревзойдённые техникой «инженерные

решения» живой природы неоднократно возникали на разной материальной основе, в силу действия сложившегося исторического сценария развития Земли. При анализе закономерностей развития способов локомоции мы будем исходить из общей тенденции роста разнообразия и эффективности движений: от наиболее примитивных вариантов у низших членистоногих - вплоть до виртуозных примеров полёта у высших форм перепончатокрылых и двукрылых насекомых.

В начале изложения, для большей наглядности, уместны краткие сведения об особенностях насекомых (разнообразие, строение, отдельные черты биологии), затем - о геохронологии и специфике периодов земной истории, в которых возникли отдельные группы подвижных (в том числе – активно летающих насекомых) организмов. Следует также остановиться на ключевых событиях в ходе формирования этих групп животных и особенностях их морфологии, с попытками их трактовки в рамках закономерностей известных эволюционных концепций. Это позволит лучше воспринимать специфические структуры разных групп организмов, освоивших локомоцию в сплошных подвижных средах без опоры на субстрат, благодаря созданию аэродинамических вихрей - как закономерный результат адаптации к особенностям вмещающих ландшафтов. В идеале, возможно было бы, по одной лишь форме животного, или его двигательной части, установление специфики воздушных или водных потоков, возникающих в ходе локомоции. Но существующее состояние биологии в целом не позволяет пока это сделать сколь-нибудь уверенно, особенно в сравнении с точными и техническими науками, сам стиль изложения которых отличается пока недостижимой для биологов аксиоматичностью, однозначностью и точностью. Предлагаемая работа является посильной попыткой преодоления указанных проблем.

Первые две главы книги – подготовительные, они ориентированы на читателя, в меньшей степени знакомого с особенностями строения и функционирования насекомых (включая их летательный аппарат). Чтобы сделать изложение более увлекательным, в эти главы внесён ряд дискуссионных аспектов, имеющих отношение к традиционной трактовке рассматриваемых вопросов, и подчёркивающих возможность неоднократного и независимого происхождения наиболее значимых прогрессивных признаков насекомых. Посильный анализ этих аспектов с точки зрения альтернативных эволюционных концепций рассмотрен в следующих двух главах. В тексте *курсивом* выделены специальные термины, значение которых приведено в конце работы в кратком глоссарии, либо это латинские названия животных, приведённых в качестве примеров, иллюстрирующих описываемые закономерности.

1. Принципы организации насекомых

Организация тела насекомого, особенно в сравнении с другими группами животных, имеет ряд признаков, свойственных робототехническим устройствам: блочный принцип организации, распространённость механических, в том числе - рычажных передач при осуществлении локомоции, и др. В силу этого обстоятельства, такие преимущества насекомых способствуют их использованию в качестве прообразов при конструировании технических устройств. Соответственно, знание тонких деталей строения и функционирования тела насекомого актуально для пытливых умов с техническим складом мышления. Данная глава раскрывает некоторые детали строения и функционирования насекомых, необходимые для их возможной имитации в технических устройствах.

1.1. Насекомые и их место в животном царстве

Насекомые (Insecta) – самый разнообразный, многочисленный и широко распространённый на Земле класс живых существ (рис. 1.1). Такие позиции ими были достигнуты в силу трёх ведущих принципов: предельная простота организации, узкая жизненная специализация и необычайная плодовитость [1]. Точную цифру, отражающую реальное число видов, не знает никто: по наиболее распространённым оценкам, - их от 1,5 до 3 миллионов. Максимальные величины разнообразия насекомых приведены на основе анализа публикаций систематиком К. Гастоном (Британский музей): сегодня описано около 10 % видов, то есть на Земле существует 5, 10, а возможно и 30 миллионов видов насекомых. Последняя цифра, по-видимому, завышена, так как она получена экстраполяцией биоразнообразия под пологом тропического леса [2]. По другим оценкам насекомых насчитывается около 10 млн. видов [3]. Подобные расчёты по числу видов только одного (хотя и самого многочисленного) отряда – жуков (Coleoptera) допускают существование в настоящее время 8,8 миллионов видов [4], однако к 2013 году описано лишь 392415 видов [5].

Таким образом, несмотря на существенные различия в оценке числа видов насекомых, с учётом колоссального обилия многих видов, очевидна ведущая роль этих животных в совокупном биоразнообразии Биосферы и, соответственно, их ключевая роль в её функционировании. Без преувеличения можно сказать, что Земля – планета насекомых. Насекомые населяют почти всю сушу, кроме Антарктиды, Гренландии и некоторых арктических островов, а также

практически все пресноводные водоёмы. В Гималаях они встречаются до высоты 6 км, на Памире - вплоть до 4,5 км. В морях лишь единичные виды насекомых обитают в прибойной зоне, и клопы-водомерки рода *Halobates* встречены на поверхности тропических морей [6].

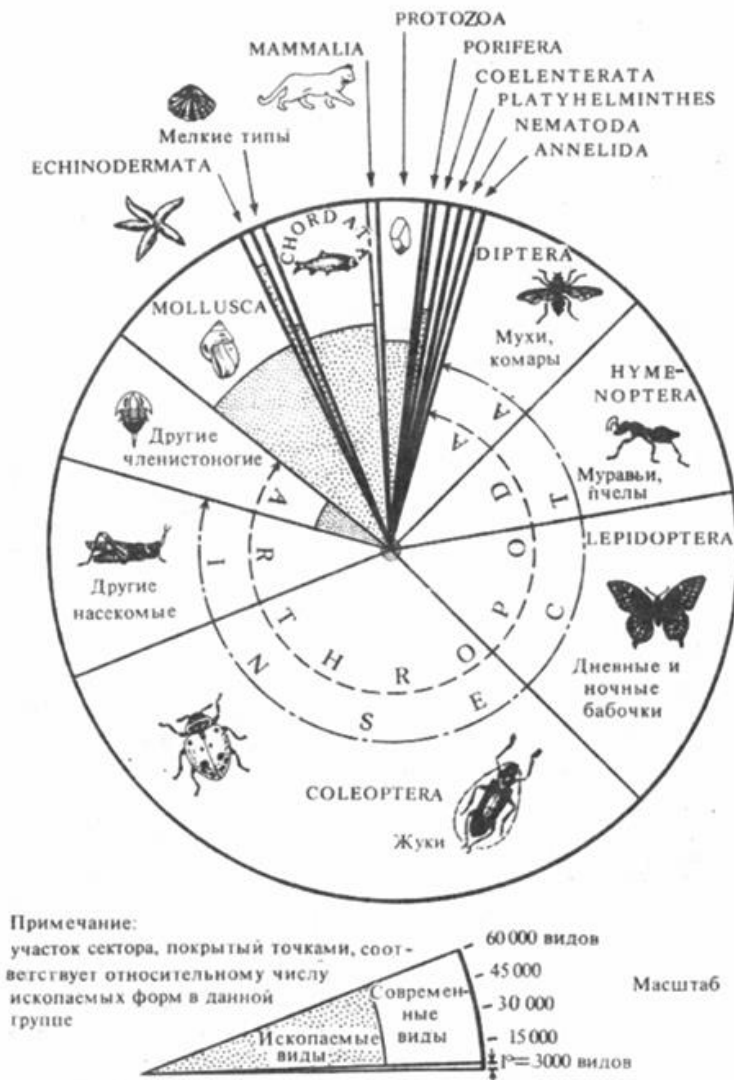


Рис. 1.1. Доля насекомых в разнообразии животных [7]

Со времён Карла Линнея, систему организмов, в том числе насекомых, строят на иерархическом принципе, основанном на соподчинении отдельных рангов: от царств - до видов. Так, царство животных включает сегодня не один десяток типов. Типы, в свою очередь, делят на классы, далее, на отряды, которые в свою очередь подразделяют на семейства, а их, соответственно, – на рода и виды. Класс насекомых относят к типу *членистоногих* (Arthropoda), в который также входят (как правило, в ранге классов) ракообразные, паукообразные, многоножки, а кроме того, вымершие трилобиты и некоторые другие, менее извест-

ные - как вымершие, так и современные группы. Многие черты строения насекомых, в том числе, обуславливающие возможность полёта (например, наличие *паранотумов* - предполагаемых предшественников крыльев), присутствуют в разной степени у представителей отдельных групп членистоногих, поэтому для дальнейшего изложения полезна краткая характеристика признаков типа в целом.

1.2. Общие признаки типа Членистоногих

Название типа членистоногих отражает главную отличительную черту его представителей: членистые конечности,двигающиеся шарнирно благодаря мышцам, находящимся внутри них [8]. Таким образом, опорный скелет у членистоногих наружный. Его наличие определяет многие особенности внутреннего строения и физиологии, в том числе – обеспечивает освоение наземной среды благодаря относительной защищённости от высыхания и возможности преодоления гравитации, значительно более существенной, чем в водной среде. С другой стороны, наружный скелет создаёт трудности с ростом размеров в процессе индивидуального развития. Отсюда - необходимость в линьках, дающих такую возможность до затвердевания покровов. После выхода из линочной шкурки – *экзувия* новые эластичные покровы растягиваются, после чего вскоре окончательно затвердевают. Таким образом, рост членистоногих происходит скачками. Регулярность линек обеспечивают гормоны эндокринных желёз (тесно связанных с нервной системой), регулируемых, в свою очередь, сезонными изменениями условий внешней среды.

Основу материала покровов составляет, наряду с белками, полимер *хитин* – азотсодержащее производное целлюлозы, дополнительно упроченное связями хиноновыми мостиками. Включение азота в состав хитина решает несколько задач. Одна из них - экскреция (азот – главный компонент подлежащих удалению из организма ядовитых шлаков – продуктов белкового обмена). Важно также повышение механической и химической устойчивости (в том числе – противодействие микробному и грибковому разрушению) и некоторые особые свойства, например, хитин и хитозан, входящие в состав кутикулы членистоногих - уникальные природные радиопротекторы [9].

У разных экологических групп членистоногих в покровах присутствуют и другие компоненты. Углекислая известь входит в их состав у водных членистоногих (в большинстве - ракообразных), а задубленные белки, уменьшающие вес,

- у наземных групп (паукообразные, большинство групп многоножек и насекомые). У большей части наземных членистоногих (в том числе – у насекомых) поверхностный слой покровов включает гидрофобные воскоподобные вещества, уменьшающие потерю воды, особенно опасную при очень мелких размерах организмов (менее миллиметра) [10]. Кроме того, для дополнительного повышения прочности покровы челюстей содержат соли металлов [7].

Большое значение в жизни членистоногих имеет набор пигментов покровов, обеспечивающих разнообразные функции. Ряд пигментов представляет собой метаболиты, подлежащие удалению в ходе линьки. В основном они имеют значение для внутривидовой визуальной коммуникации (поскольку рисунок покровов, как правило, видоспецифичен) или для камуфляжа, мимикрии и других приёмов избегания опасности. Наконец, у насекомых предполагается энергетическая функция чёрного пигмента *меланина*. Известно в частности, что центральные элементы рисунка переднеспинки — это проекция мест прикрепления мышц [11, 12], а роль меланиновых пятен сводится к улавливанию дополнительной энергии для работы мышц [13, 14]. Это делает меланин функционально сходным с хлорофиллом зелёных растений, а нам позволяет оценивать энергетические возможности как отдельных особей, так и популяций в целом по выраженности меланиновых пятен. Это может иметь практическое значение для оценки опасности вредителей, с точки зрения их размножения и расселения.

Особо следует отметить включение в состав покровов насекомых белка *резилина*, обеспечивающего уникальную упругость и эластичность элементам скелета крылового аппарата и резонансный характер его работы с высокой частотой сокращений [15, 16, 17]. Это позволяет насекомым использовать скелет в качестве аккумулятора механической энергии для прыжков, полёта и других вариантов движения. В частности, при полёте, благодаря резину, расположенному в основании крыльев, стенках груди и других элементах скелета, возникает упругая деформация, препятствующая потере кинетической энергии крыльев в момент их торможения при изменении в направлении их движения.

В ходе линьки происходит растворение покровов, особенно вдоль заранее сформированных зон, по которым происходит её разрыв, обеспечивающий освобождение организма от экзuvia. Растворённый материал практически полностью используется для создания новых покровов. У ряда членистоногих сброшенный в ходе линьки экзувий, к тому же, съедается [7], и утилизация старой кутикулы становится практически полной. Таким образом, покровы членистоногих представляют собой сложно организованный в химическом и структурном отношении композитный материал, способный выдержать разнообразные нагрузки, и

пригодный для механической и химической защиты, энергообеспечения, а также для повторной утилизации.

Тело членистоногих исходно построено из ряда последовательно расположенных структурных модулей - *сегментов*, покрытых хитинизированным панцирем и имеющих по сторонам исходно по паре членистых конечностей. Толщина панциря в пределах сегмента различна: выделяют более толстые и твёрдые элементы – *склериты*, а между ними - относительно тонкие и эластичные мембраны. Такое строение сегмента обеспечивает сочетание механической защищённости и подвижности отдельных его элементов. Типичный сегмент членистоногих включает следующие склериты: спинной – *тергит*, брюшной – *стернит* и два боковых – *плевриты* - место крепления конечностей (у большинства насекомых на границе тергитов и плевритов второго и третьего грудных сегментов крепятся крылья – исходно две пары). Взаимное движение сегментов и элементов конечностей обеспечивается благодаря специализированным мышцам, прикрепляемым к отдельным утолщенным и, как правило, продолженным в полость тела участкам склеритов – *аподемам*. У современных членистоногих все мышцы являются исключительно поперечнополосатыми, наиболее «сильными и быстрыми», что отличает их от многих других животных. Например, у позвоночных животных мышцы имеют поперечнополосатую структуру только в опорно-двигательной системе, а большая часть внутренних мышц имеет гладкие (менее «сильные и быстрые») волокна [16, 17].

Расположенные посегментно парные конечности членистоногих исходно склонны образовывать ветвящиеся структуры, членистые элементы которых часто сохраняют подвижность. Форма конечности изменяется в широких пределах в зависимости от выполняемой функции. Максимально ветвистой она остаётся у водных членистоногих (например, у ракообразных) в роли жабры, что важно для газообмена. У наиболее специализированных форм, например, насекомых, двигательная конечность становится одноветвистой, а черты прежних форм могут присутствовать частично в ротовом аппарате и усиках. Большинство остальных признаков опорно-двигательной системы членистоногих встречается в различных сочетаниях у представителей отдельных классов. В первую очередь, различия связаны с разными направлениями и уровнем специализации отдельных сегментов.

Общая для всех членистоногих тенденция – слияние сегментов в группы – *тагмы* в соответствии с выполняемыми ими функциями. Так, у большинства членистоногих присутствует тагма *голова*, в состав которой у представителей разных классов входит разное число сегментов. На голове располагается ротовой аппарат, который у современных членистоногих представлен видоизменёнными

конечностями головных сегментов. Считается, что у членистоногих исходным является грызущий тип ротового аппарата, а его основной элемент - две верхних челюсти (мандибулы), снабжённые острыми режущими кромками. Различные варианты колющих, лижущих и других типов возникали из него вторично и неоднократно путём специфичных для отдельных групп членистоногих вариантов редукции или специализации отдельных элементов этого исходного типа.

Другие тагмы тела – *грудь* и *брюшко* у насекомых, или *головогрудь* с разным числом сегментов у ракообразных и паукообразных, в сочетании с брюшком, либо *туловище* у различных классов многоножек и т.д. также содержат конечности, но их судьба на отдельных тагмах разных классов членистоногих различна.

Головные сегменты, помимо ротовых органов, включают конечности, приобретающие признаки различных органов чувств, и лишь на стадии личинки у водных групп выполняют локомоторную функцию [18]. Далее, в пределах груди, головогруды или туловища, конечности в разном числе пар у разных классов членистоногих превращаются в двигательные конечности. У первичноводных, более примитивных форм, здесь же, как правило, сосредоточена функция газообмена (жабры) и репродуктивная (половые придатки). У наземных групп членистоногих две последние функции выполняются видоизменёнными конечностями разных частей тела в зависимости от систематической принадлежности. Так, у насекомых половая функция привязана исходно к видоизменённым конечностям сегментов, расположенных на конце брюшка, а дыхательная – вообще с конечностями не связана. В то же время, например, у пауков видоизменённые конечности у выходов половых органов расположены в передней части брюшка, то есть практически в середине тела, что создаёт функциональные трудности, поэтому самцы для оплодотворения используют видоизменённые придатки второй пары конечностей (педипальпы). Дыхательную функцию у них выполняют видоизменённые брюшные конечности, превращённые в лёгочные мешки (ушедшие вглубь тела жабры).

Ряд признаков членистоногих также тесно связан со структурой опорно-двигательной системы. Так, упомянутый выше газообмен у большинства видов членистоногих, в связи с утратой покровами проницаемости для кислорода (за исключением самых мелких форм), выполняется различными специализированными органами: у первичноводных форм - жабрами, у наземных – лёгкими (паукообразные) и трахеями (пауки, многоножки, насекомые). Таким образом, черты внешнего строения членистоногих, помимо универсальных признаков, характерных для всего типа, отражают комбинаторный характер в расположении функциональных блоков: органов размножения, дыхания, движения и др., поэтому

они у разных групп членистоногих, скорее всего, не *гомологичны* друг другу, и вероятно, также возникли независимо в отдельных группах членистоногих. Их сходство может быть результатом не генеалогической преемственности, а сходных вариантов изменчивости в сходных условиях.

Структура нервной системы, как один из основных элементов *архетипа* животных, у членистоногих, в общих чертах, также универсальна. Она представлена посегментно расположенными парными нервными узлами, соединёнными с помощью продольных нервных стволов с гомологичными узлами соседних сегментов, таким образом, её общий вид приобретает сходство с лестницей. В ней нервные узлы соседних сегментов связаны нервными волокнами - коннективами, образующими упомянутые два продольных нервных ствола, а два узла в пределах одного сегмента соединены поперечной связью – *комиссурой*. Подобный лестничный план строения нервной системы и сегментированный характер тела выражен также у представителей типа кольчатых червей, которых некоторое время назад рассматривали с членистоногими в рамках единой группы *членистых животных*. Такое сходство усугубляется присутствием у одной из групп кольцецов - многощетинковых червей - примитивных конечностей (*параподий*), попарно расположенных на каждом сегменте. Они хоть и не членистые, но так же, как у ракообразных и трилобитов, разделены на две функциональные части: верхнюю – дыхательную, и нижнюю – локомоторную. Сегодня принято считать, что членистое строение тела может проявляться неоднократно и независимо в разных группах. У членистоногих членистость тела кажется наложенной на тело членистостью покровов и не несёт признаков внутреннего характера, как у кольчатых червей [19]. Нервная система у членистоногих прогрессивнее, чем у кольцецов, что выражается в сближении и слиянии продольных нервных стволов (превращение нервной лестницы в нервную цепочку благодаря укорочению комиссур), смещении нервных узлов отдельных сегментов к голове с образованием единого сложного мозга (*цефализация*) и в общем погружении её вглубь тела [20, 21]. В зависимости от характера деления тела разных групп членистоногих на тагмы, происходит слияние нервных узлов в более крупные скопления, обслуживающие функции этих тагм - имеет место функциональная специализация отдельных участков. Так, принято считать гомологичными отдельные части головного мозга у разных групп членистоногих. В их мозге выделяют три структурных и функциональных блока. Передний мозг (протоцеребрум) обслуживает глаза и считается наиболее древней частью. Средний мозг (дейтоцеребрум) относят ко

второму сегменту головы, он иннервирует антенны (усики). Задний мозг (трито-церебрум) является нервным центром первого послеротового сегмента и иннервирует у ракообразных вторую пару антенн.

Все перечисленные особенности позволяют говорить, как о единстве плана строения (архетипе) членистоногих, следовательно, о возможности существования в прошлом единого предка, так и о принципиальном сходстве форм изменчивости в разных группах членистоногих. Представления о гомологии отдельных сегментов у разных групп членистоногих и о степени их взаимного родства до сих пор окончательно не устоялись.

1.3. Взаимоотношения признаков разных групп членистоногих

Единство плана строения (архетипа) членистоногих - основание для распространённости представлений о едином предке и происхождении от него всех известных групп, в том числе – насекомых путём последовательных *дивергенций*. Но степень родства между отдельными группами членистоногих до сих пор является предметом непрекращающихся дискуссий. Так, анализ сходств и различий между насекомыми и четырьмя группами многоножек, традиционно признававшимися в качестве их наиболее вероятных предковых форм, так же, как и насекомые, рассматриваемыми в ранге классов, указывает на возможность существования альтернативных систем родства между ними [22, 23, 24]. Предложенные разными авторами схемы родственных отношений, основанные на использовании разных признаков, исчерпывают всё мыслимое разнообразие комбинаций соотнесения родства у рассматриваемых таксонов - в структурах более высоких систематических рангов [25].

Общие представления о пути, проделанном предками насекомых до нынешнего состояния (рис. 1.2), мало изменились, хотя существенно дополнились деталями. Сегодня речь может идти не о родстве насекомых с кольчатыми червями, а о прохождении их исторического развития через сходные *жизненные формы*. Такова и связь насекомых с многоножками: современные представители этих классов не родственны насекомым, но *конвергентно* сходны с их предками. В связи со спецификой иерархического подхода, различия между этими альтернативными системами связаны лишь с выбором признака, имеющего ключевое значение, поэтому принятие той или иной системы – показатель не столько её объективности, сколько результат соглашения и научной традиции.

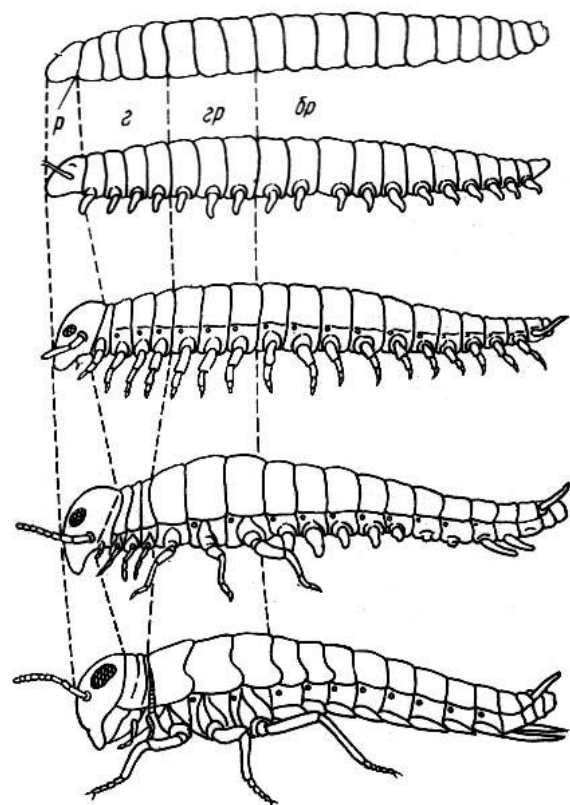


Рис. 1.2. Этапы формирования облика насекомых из червеобразного предка по Снодграссу [7]

Так, по данным сравнительной эмбриологии, ни одна из современных групп членистоногих не может быть выведена из другой иначе, чем от общего предка [26], поэтому возникновение сходных структур, явно отсутствовавших в исходном архетипе, предполагает их независимое происхождение в разных группах потомков. Тем не менее, сложившаяся в современной систематике традиция тяготеет к поиску минимально непротиворечивого сценария происхождения одного известного таксона из другого, несмотря на явно комбинативный характер сочетания их признаков.

Наиболее примитивные формы членистоногих известны среди представителей первичноводных подтипов: жабродышащих (класс ракообразные) и вымерших трилобитообразных. У этих групп имеется ряд исходных первичных признаков, свойственных архетипу членистоногих в целом, но они резко отличаются друг от друга степенью и спецификой развития этих признаков. Сходство, связанное с примитивностью их строения, выражается в *гомономности* сегментации большей части тела и в относительно слабой выраженности тагм. Конечности, как правило, имеют две ветви, одна из которых (спинная) обычно выполняет дыхательные функции (как

у ранее упомянутых параподий многощетинковых червей), однако оценки гомологичности отдельных члеников конечностей этих групп животных у разных авторов существенно расходятся [18, 20, 23, 27, 28].

Из различий между этими двумя группами примитивных членистоногих можно упомянуть также число пар усиков (у ракообразных – две пары, у трилобитов – одна) и особенности общей конституции тела. У раков выражена дифференциация сегментов вдоль оси тела: голова, грудь, брюшко.

Трилобитообразные (по-гречески «tri» – три, и «lobos» – лопасть, доля) – получили своё название из-за деления тела на три части поперёк всех сегментов: боковые уплощённые *плевры* и центральную выпуклую глабеллу (см. рис. 6). Это были исключительно морские формы, жившие в течение всего палеозоя, но вымершие к концу пермского периода, около 230 млн. лет назад. Возникнув в кембрии (около 550 млн. лет назад), они достигли максимального разнообразия в ордовике (490-435 млн. лет назад), после чего их разнообразие стало снижаться вплоть до полного исчезновения в пермском периоде палеозоя. Предполагается, что трилобиты освоили все существовавшие тогда экологические ниши: ряд видов жил в планктоне, другие обитали в толще ила, питаясь разлагающимся органическим материалом (детритом) на дне, другие были хищниками [3]. Им принадлежало более половины обитавших в то время скелетов животных [29], что говорит о ведущей роли трилобитов в морях кембрия. По-видимому, причины столь бурного роста и последующего полного вымирания связаны с особенностями эволюции Биосферы. Сегодня принято считать, что трилобиты и ракообразные – две самостоятельные ветви, очень рано отделившиеся от каких-то общих предков [3].

Ветвь членистоногих, тесно связанная с ракообразными – подтип трахейнодышащие, куда относят и класс насекомых. Они, несмотря на наземный образ жизни, имеют с ракообразными много общих черт строения. В обеих группах специализация головных конечностей, в сущности, едина. Трахейнодышащие, впрочем, не имеют второй пары усиков – антенн, но принято считать, что они утратили их вторично. Известны примеры утраты одной (первой) пары антенн и среди ракообразных [22, 23]. Свидетельства общности происхождения подтипов жабродышащих и трахейнодышащих дали основание для объединения их в группу жвалоносных (или челюстных), членистоногих в противовес другой группе – хелицеровым, потребляющим пищу, прокалывая покровы и высасывая полужидкое содержимое внутренней среды жертвы.

Хелицеровых, включающих скорпионов, паукообразных, клещей, а также реликтовых мечехвостов, и вымерших в палеозое ракоскорпионов, выводят из

гипотетических трилобитообразных предков. В отличие от трилобитов, собиравших, в основном, пищу мелкого размера, предки хелицеровых перешли к активному роющему поиску более крупной добычи в верхнем слое донного грунта. Поэтому они утратили усики (антенны), мешавшие рытью передним краем головного щита (как это делают нынешние реликтовые морские хелицеровые - мечехвосты) и приспособили для захвата пищи переднюю пару конечностей – хелицеры (в переводе на русский - клешневого). По тем же причинам у них и слабее развито зрение. Следующая за хелицерами пара конечностей, утратив локомоторную и, частично, хватательную функцию, превратилась в педипальпы (ногочупальцы) и тем самым восполнила потерю усиков. У хелицеровых, в отличие от трилобитов, яйца обогащены желтком, благодаря чему личиночные стадии, соответствующие свободноплавающим планктонным стадиям трилобитов, проходят в яйце в сокращённом виде, в ходе индивидуального развития. Из яйца хелицеровых выходит особь, уже похожая на взрослую. Это явление, распространённое в прогрессивных группах животных, называется *эмбрионизацией* развития [20, 27, 28].

Две указанные группы членистоногих отличаются и особенностями структуры головного мозга. Из рис. 1.3 следует, что у хелицеровых отсутствует дейтоцеребрум, иннервирующий антенны.

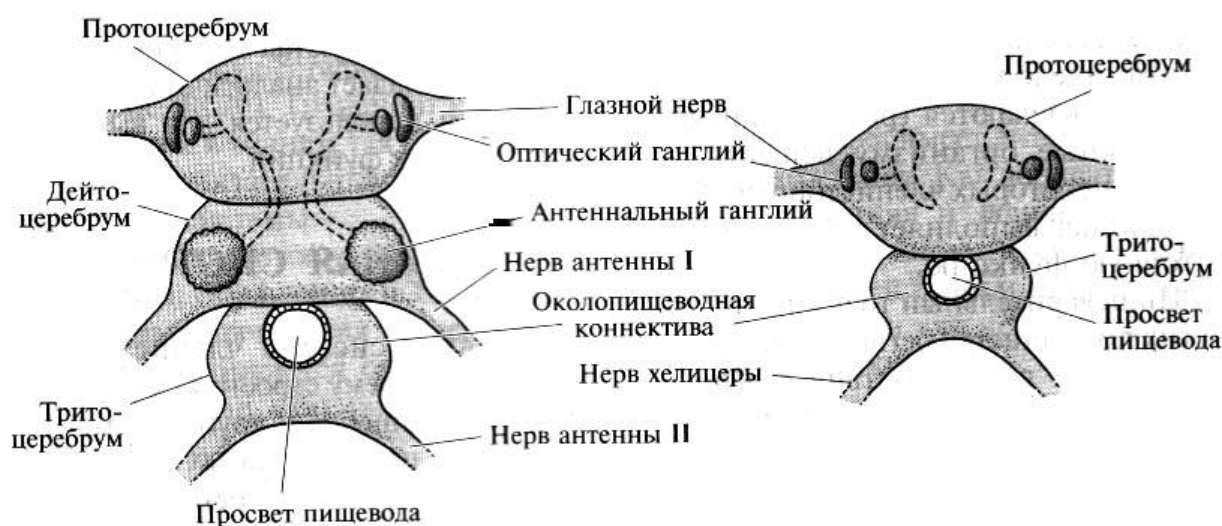


Рис. 1.3. Мозг членистоногих: слева – ракообразные, справа – хелицеровые [3]

Предполагается, что это произошло в силу исчезновения последних. Таким образом, первую пару конечностей – хелицеры - иннервирует тритоцеребрум, комиссура которого проходит позади ротового отверстия. На этом основании

принято считать, что хелицеры гомологичны вторым антеннам ракообразных (отсутствующим у насекомых). Между тем у трахейнодышащих (насекомых и многоножек), предположительно потомков ракообразных, отсутствие второй пары антенн не вызвало соответствующего исчезновения тритоцеребрума, а лишь поменяло зону иннервации. Если придерживаться принципа гомологий, следует признать возможность сохранения даже иннервируемой тритоцеребрумом конечности, превращённой в верхнюю губу и прилегающие к ней области головы.

На фоне постоянных дискуссий сторонников альтернативных мнений, в специальной литературе отсутствуют какие-либо внятные и однозначные доказательства гомологии передних сегментов тела хелицеровых таковым у остальных членистоногих. В частности, непонятно, почему именно, принято считать, что дейтоцеребрум, идущий к первой паре антенн, у хелицеровых полностью исчез. Скорее всего, такой вывод основан исключительно на презумпции единого предка и стремлении все структуры известных форм членистоногих свести к единой универсальной схеме.

Более правдоподобным кажется другое предположение: исходная последовательность сегментов у хелицеровых сохранилась, но их функции изменились в связи с указанным выше роющим образом жизни. Упомянутая ранее тенденция цефализации нервной системы членистоногих позволяет предположить возможность перемещения комиссур соответствующих сегментов вперёд относительно ротового отверстия [23, с. 84]. Эту возможность подтверждает фактически многокомпонентный характер протоцеребрума насекомых, где иннервация фасетчатых глаз и теменных глазков происходит в морфологически разных его частях [23, с. 189], по-видимому, бывших когда-то ганглиями отдельных сегментов. Есть также указания на существование у зародышей ряда членистоногих (в том числе насекомых) и предантеннальных придатков со своими ганглиями, и на первоначальное расположение дейтоцеребрума у них за ротовым отверстием [20]. Судя по характеру *гомеозисных* мутаций у дрозофилы и других изученных насекомых, части ротового аппарата, усики и даже глаза [30, 31] являются производными конечностей сегментов, вошедших в состав головы, и способны к взаимным превращениям (рис. 1.4).

Функциональное сходство сегментов, в разное время вошедших в состав протоцеребрума, способствовало их интеграции в морфологически единую структуру. Очевидно, что при этом комиссуры этих нервных узлов последовательно исчезали за ротовым отверстием и восстанавливались перед ним, по-видимому, благодаря онтогенетическим механизмам [32]. Сказанное предполагает

отставание темпов цефализации хелицеровых, в сравнении с жвалоносными членистоногими: ракообразными и насекомыми. Соответственно, очевидно независимое развитие сходных структур у отдельных групп членистоногих и отсутствие генеалогической преемственности между этими организмами. Классические сравнительно-анатомические данные не позволяют построить непротиворечивую систему родства между отдельными группами членистоногих и однозначно указать в них место крылатых насекомых. Следовательно, сложившаяся система типа членистоногих – в известной степени лишь дань традиции.

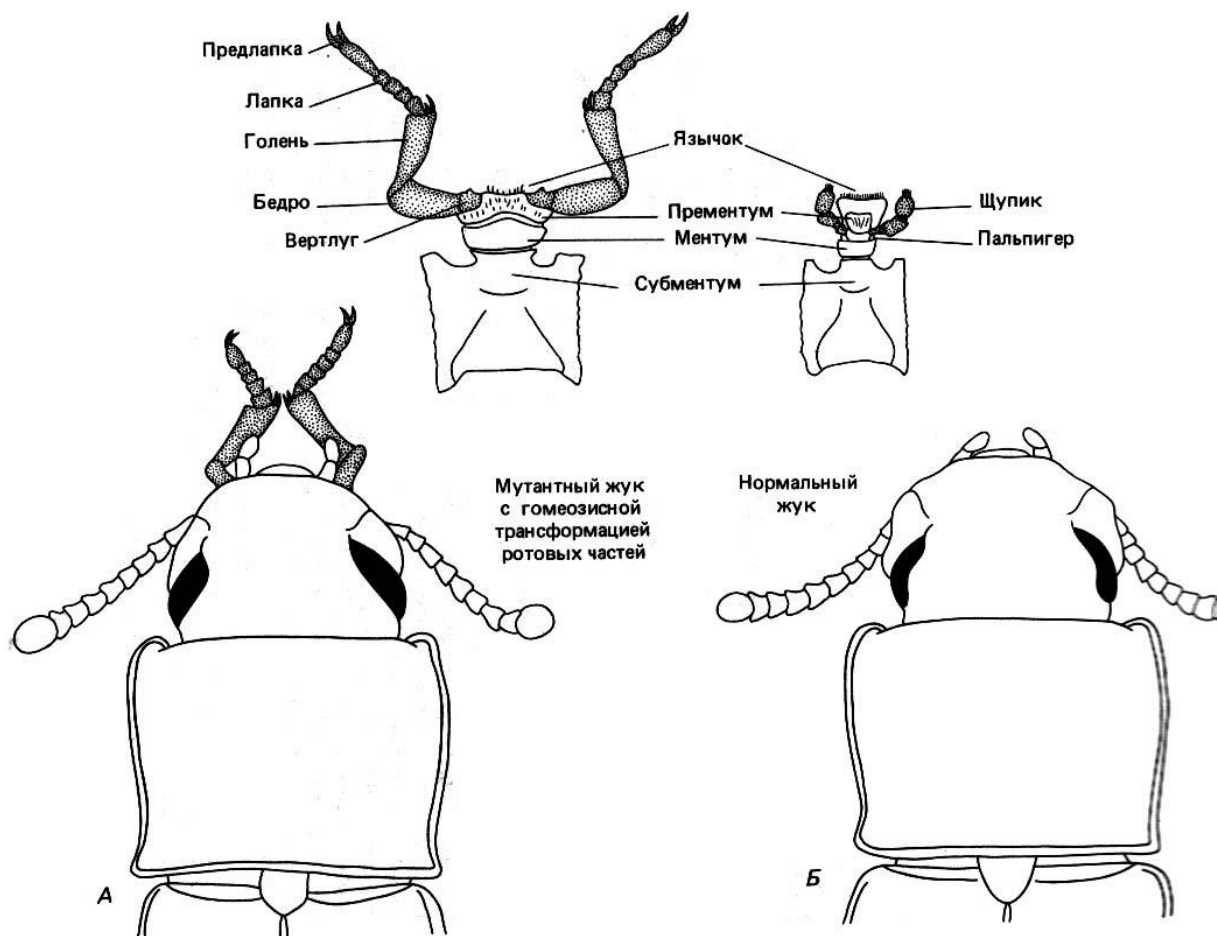


Рис. 1.4. Гомеозисные мутации на примере жуков: формирование конечностей вместо ротовых частей [31]

В настоящее время, в связи с активным использованием молекулярно-генетических критериев родства, основанных, в том числе, на изучении последовательностей нуклеотидов малой субъединицы рибосом, привычные системы членистоногих приобрели кардинальные изменения. Главная особенность – неожиданное, в сравнении с традиционной сравнительно-морфологической точ-

кой зрения, родство членистоногих с нематодами и сходными с ними некоторыми червеобразными беспозвоночными на основе единого признака – способности к линьке. Этот признак дал основание для выделения нового крупного подразделения в ранге выше типа, получившего название линияющие животные – *экдизозои* и принимаемого сегодня широким кругом авторов [3, 33, 34, 35].

С другой стороны, существуют вполне понятные сомнения в надёжности и достаточности только молекулярно-генетических методов для выяснения степени родства. Они, как любые другие, имеют специфические недостатки и рамки применимости. Так, по ядерным белкам у членистоногих больше сходств не с нематодами, а с хордовыми, в число которых входят позвоночные животные [3, 34]. Анализ корректности выделения этой группы, и в целом – необходимости использования такого критерия, заслуживает отдельного рассмотрения [19, 36, 37, 38], но это выходит за рамки нашей темы, поэтому ограничимся рассмотрением изменений в представлениях об отношениях групп внутри типа членистоногих.

В рамках самого типа членистоногих также появились серьёзные изменения. Насекомые, по целому комплексу признаков, становятся ближе к ракообразным, чем каждая из этих двух групп к любой из четырёх групп многоножек. Примечательно, что родство насекомых с ракообразными подтверждается и анатомическим сходством органов зрения – тонкой структурой омматидиев - элементов фасеточных глаз [23]. В то же время у представителей всех классов многоножек, а также - большинства первичнобескрылых насекомых (которых в настоящее время исключают из класса насекомых) органы зрения никогда не имеют подобную структуру и не склонны образовывать фасеточные глаза. К тому же расположение мозга у них относительно пищевода также резко отличает их от насекомых [25], а сходство шестиногой личинки некоторых многоножек с насекомыми (рис. 1.5) может быть истолковано и как возможность происхождения многоножек от шестиногих предков [39]. Молекулярно-генетические признаки также указывают на близость насекомых с ракообразными, но не многоножками [24].

Таким образом, снова вероятнее оказывается независимое формирование признаков сходства насекомых и многоножек, в том числе – ключевой признак традиционной системы трахейнодышащих - утрата второй пары антенн. Независимое происхождение другого систематически важного признака - трахей у насекомых и многоножек ещё более очевидно, поскольку трахеи имеются также у паукообразных, не состоящих с этими группами в тесном родстве, и, кроме того, ещё и у некоторых других групп членистых животных.

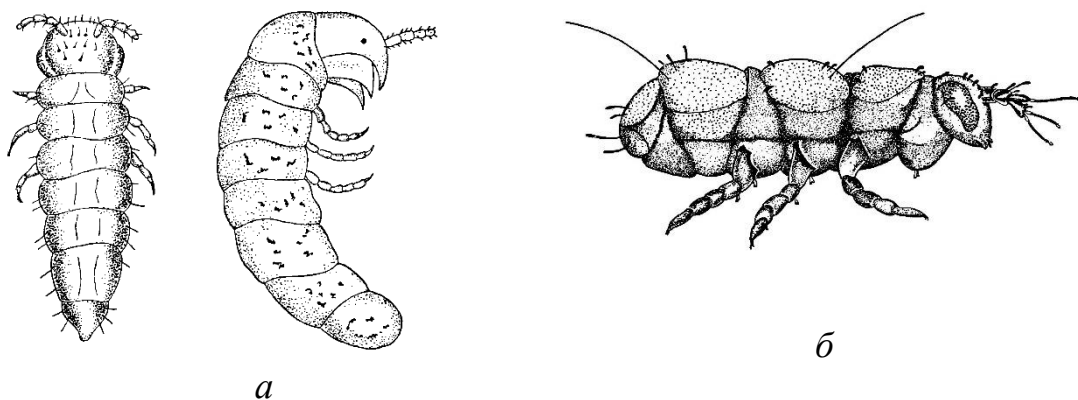


Рис. 1.5. Шестиногие личинки многоножек [23]:

а - диплоподы; *б* – пауроподы

В целом ключевые отличия групп членистоногих могут иметь палеоэкологическую природу (в качестве примера – причины утраты антенн предками хелицеровых и компенсация их функции последующими парами конечностей). Специфика распределения признаков у отдельных групп, особенно с учётом менее известных, вымерших и проблематичных групп такова, что не позволяет построить непротиворечивую систему членистоногих на иерархических принципах и даёт основание для использования альтернативных (не иерархических) подходов организмов [40, 41, 42]. Ряд признаков, характеризующих отдельные группы членистоногих, по всей видимости, возникал неоднократно и независимо у разных классов организмов [22, 23]. Но признаки, используемые в построении системы членистоногих в целом и насекомых – в частности (например, образование крыльев), принципиально ничем, от указанных выше, не отличаются, и поэтому также могут возникать неоднократно и независимо. Однако в соответствии с идеей единого предка, в современной систематике, по умолчанию, принимается положение об одноразовости их появления и, как следствие, - гомологии всех элементов летательного аппарата.

1.4. Признаки насекомых, унаследованных от членистоногих предков

Итак, класс насекомых характеризуется определённым набором признаков, значительная часть которых повторяет характеристики типа членистоногих в целом. Это – сегментный состав тела и конечностей, а также сходные варианты их трансформации: разделение на тагмы и цефализация, имеющие особенности

в наборе и специализации сегментов. Описание разнообразных сходств насекомых с членистоногими в целом по всем известным признакам заняло бы излишне много места и не соответствует нашим задачам. Поэтому ограничимся указанием признаков, имеющих отношение к локомоции и в том числе – к формированию крылового аппарата.

Сегодня известно множество гипотез, связывающих насекомых с их возможными предками [24]. По сравнению с исходным архетипом, структурно близким к строению представителей класса ракообразных, у насекомых происходит уменьшение числа и сложности предротовых и внеголовных придатков, имеющих изначально две ветви: спинную (дыхательную жабру) и брюшную (ходильные ноги). Указывается, в частности [33], что такой важный в традиционной систематике признак, характерный для насекомых и многоножек – неразветвлённость (одноветвистость) ног, связан со сравнительно простым генетическим механизмом – отсутствием активности одного из генов в спинной части *имагинального диска* грудной конечности. Это, фактически, означает возможность независимого возникновения этого признака у насекомых и многоножек благодаря одному и тому же специфическому нарушению развития гомологичного участка сходной или единой генетической программы. Важно, что это новообразование является результатом формирования не абсолютно новой структуры, а одним из вариантов редукции исходного, более сложного органа, то есть имеет место развитие как деградация. Такой характер изменений может быть иллюстрирован, помимо вышеупомянутого превращения исходной двуветвистой конечности в одноветвистую, и другими примерами. Так, у пауков, также обладающих одноветвистыми конечностями, вариант ветвистости обратный: двигательная функция характерна для спинной ветви, а от брюшной части остаётся лишь небольшой жевательный выступ. Кстати, у тех же пауков механизм движения конечностей включает использование гидравлики с нагнетанием *гемолимфы* при их распрямлении, что является компенсацией утраченного мускульного способа, сохранившегося у других членистоногих, в том числе у ряда групп других паукообразных (например, у скорпионов), а также у насекомых. Примечательно, что у некоторых представителей низших насекомых (ногохвостки) есть производные конечностей брюшных сегментов, в функционировании которых также используется гидравлический механизм [23], а у личинок стрекоз специфическая часть ротового аппарата – маска, как и хоботок бабочек – также распрямляются гидравлически [43]. Эти примеры использования гидравлики в локомоции, очевидно, возникли также независимо.

С другой стороны, относительно первичности двуветвистой конечности существуют альтернативные взгляды некоторых палеонтологов, считающих, что исходно членистоногие приобрели одноветвистые конечности, а двуветвистыми они стали в результате попарного слияния первичных сегментов [3]. Подобная тенденция считается одной из главных среди многоножек, где у двупарноногих она достигает логического завершения (присутствия на каждом сегменте туловища двух пар ног), но сходная тенденция возможна и у насекомых. Высказано предположение, что в состав груди насекомых вошло не 3, а 6 исходных сегментов, следы чего проявляются в характере расположения дыхалец, специфических швов и в других рудиментарных образованиях [23, с. 159]. В таком случае можно допустить у насекомых продолжение тенденции слияния изначально отдельных структур, выражающаяся в том, что конечности насекомых могут быть либо результатом полного попарного (в переднезаднем направлении) слияния прежних 6 пар конечностей (при этом верхней ветвью становится одна из последовательно расположенных конечностей), либо это лишь уцелевшие части двигательного аппарата в результате редукции половины исходных ног. Возможно и превращение части двуветвистых конечностей в структуры, давшие, впоследствии, крылья, что предполагает преемственность двигательной функции органа, породившего крыло [18, 44].

Иной вариант слияния - между левой и правой конечностями одного сегмента можно увидеть в челюстной части головы насекомых. Известно, что в исходный ротовой аппарат грызущего типа входят 2 пары двуветвистых конечностей (рис. 1.6) в разной степени слияния – нижние челюсти и нижняя губа [20,21, 43].

Каждая из указанных конечностей имеет отчетливо выраженную вторую ветвь – соответственно нижнечелюстной и нижнегубной щупик, а также менее выраженное дополнительное разделение одной из ветвей: галеа и лацинию на нижней челюсти и глоссу и параглоссу – на нижней губе (см. рис. 1.6).

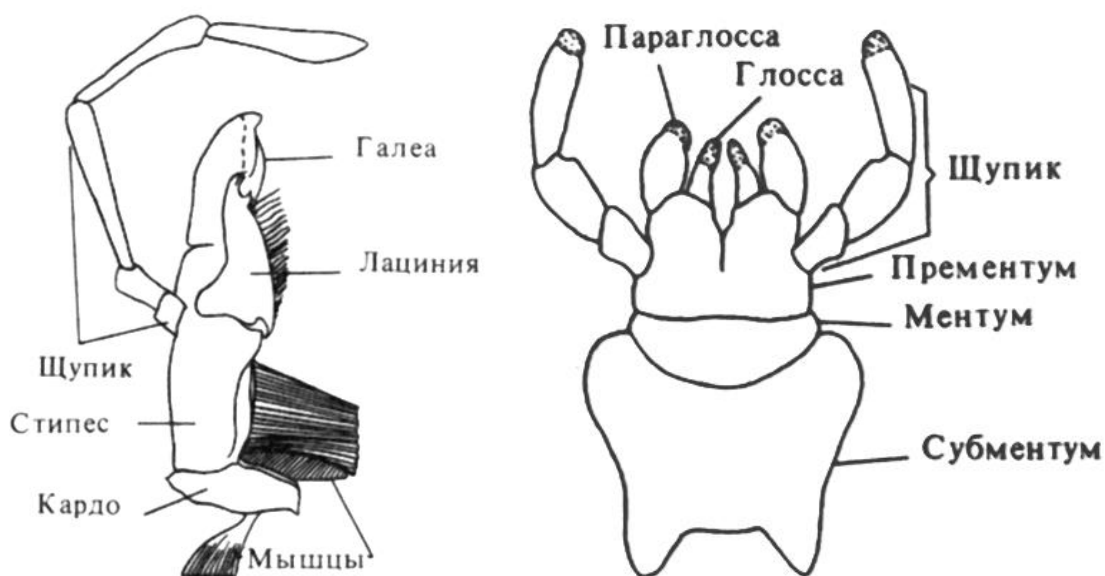


Рис. 1.6. Нижняя челюсть и нижняя губа грызущего ротового аппарата чёрного таракана [7]

Сходство насекомых с остальными членистоногими проявляется и в существовании у последних тенденции к образованию *паранотумов* – боковых выростов тела на границе тергита и плейритов. По мнению Э.Г. Беккера [45], паранотумы (рис. 1.7), называемые им также крыловидными выростами, необходимы для увеличения площади контакта мышц,двигающих конечности, со скелетом. Многие исследователи считают их гомологичными крыльям насекомых, тем более, у некоторых вымерших и ныне живущих членистоногих [46] - они подвижны.

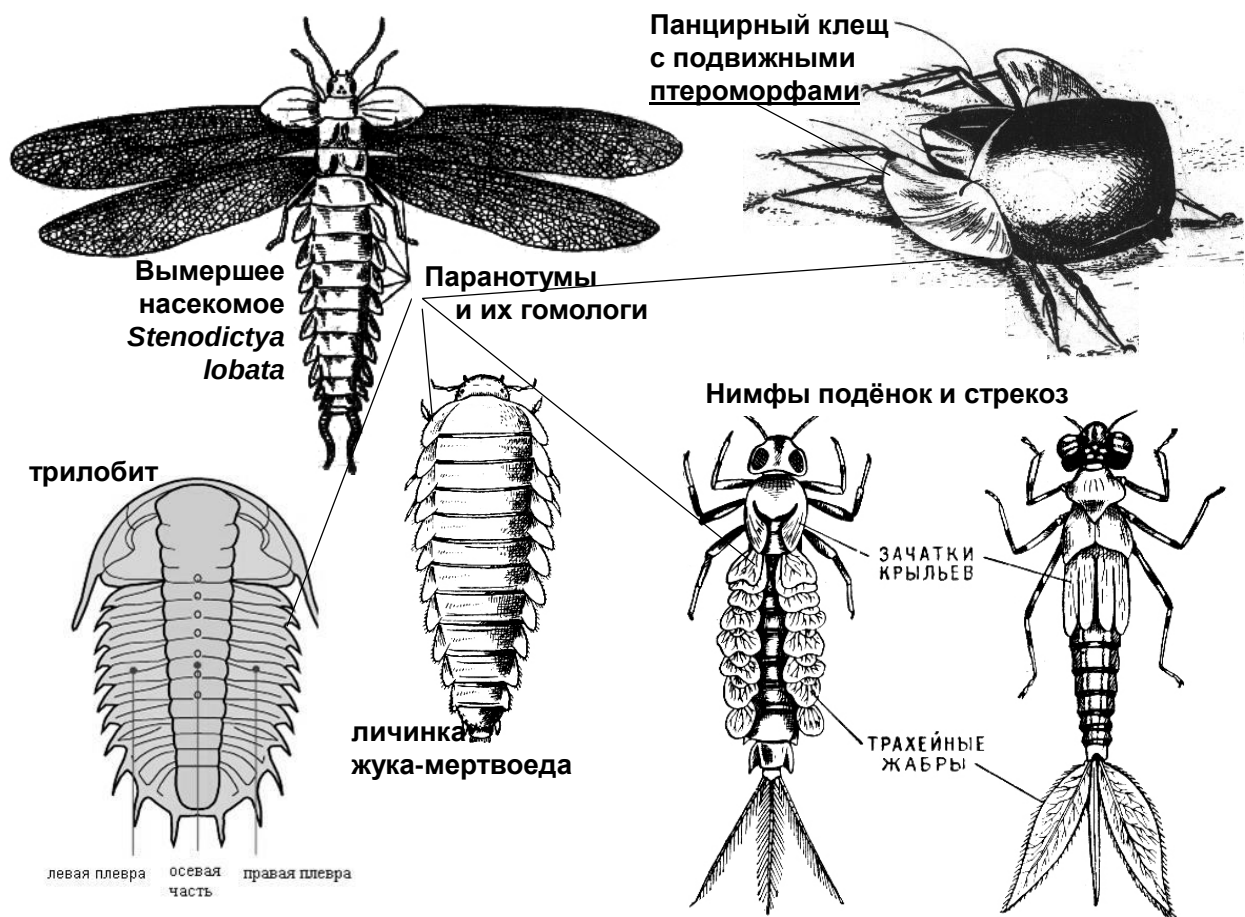


Рис. 1.7. Паранотумы и их гомологи у разных групп членистоногих (по разным источникам)

Таким образом, многие признаки, характеризующие насекомых, представляют собой изменённые варианты структур, обычных в целом для членистоногих, либо это продолжение тенденции их дальнейших изменений. Тем не менее, в целом для класса характерно специфическое сочетание – синдром признаков, каждый из которых в отдельности у конкретных представителей может по разным причинам отсутствовать.

1.5. Новоприобретённые признаки насекомых

Основные отличительные признаки насекомых проявляются в формировании специфического синдрома признаков и, в первую очередь, в членении тела на 3 тагмы с особым набором сегментов и выполняемых функций:

- голову, выполняющую функции коммуникации с внешней средой (простые и фасеточные глаза, одна пара усиков) и первичной переработки пищи (исходно грызущий тип ротового аппарата);

- грудь, состоящую из трёх сегментов и выполняющую двигательную функцию благодаря трём парам конечностей (по паре на каждый сегмент) и у большинства видов - двум парам крыльев, принадлежащим второму и третьему сегментам;

- брюшко, выполняющее большинство метаболических функций и имеющее на конце видоизменённые боковые придатки в форме пары чувствительных *церок* и частей полового аппарата [24, 47, 48].

По А.Б. Савинову [49]: «простейшую модель организации насекомого можно представить как цепь из трёх морфофункционально специфичных блоков (головной, грудной и брюшной отделы тела), каждый из которых есть, главным образом, комплекс собственных управляющих систем (ганглии головного, грудного и брюшного участков нервной цепочки) и топографически преобладающих исполнительных систем органов (в головной тагме – сенсорный и пищеприёмный аппараты, в грудной – локомоторная скелетно-мышечная система, в брюшной – пищеварительная, выделительная, дыхательная, кровеносная и половая системы). Гистологические и морфологические данные показывают, что эволюционная лабильность организации головного участка нервной цепочки ниже, чем грудного, а грудного ниже, чем брюшного».

Одним из ключевых признаков класса насекомых, безусловно, является наличие крыльев (исходно двух пар), придатков второго и третьего сегментов груди. Специализация этих сегментов настолько сильно изменила их морфологию, что привела к формированию на их основе цельного *птероторакса*, наиболее выраженного у насекомых, обладающих совершенным полётом. Варианты признака наличия крыльев, начиная с работ Карла Линнея, лежат в основе классификации насекомых на отдельные подчинённые группы. Крылья могут исходно или вторично отсутствовать, быть примерно равными в обеих парах, проявлять явное доминирование в полёте первой или второй пары, вплоть до полного исчезновения одной из пар крыльев (истинная двукрылость), либо механически объединяться в единую летательную пару (функциональная двукрылость).

Известны также палеонтологические свидетельства существования зачатков крыльев на переднегруди (см. рисунок вымершей *Stenodictya lobata* на рис. 7). Важно, что каждый из упомянутых вариантов развития крылового аппарата может возникать независимо в разных группах насекомых.

В классе насекомых некоторое время назад [43] выделяли подкласс первичнобескрылых, не имеющих каких-либо крыловых зачатков ни на одной стадии развития. Внутри него помещался инфракласс скрыточелюстных насекомых (отряды: бессяжковые, ногохвостки и двуххвостки), представители которых, несмотря на присутствие, как и у крылатых насекомых, трёх пар ног, в сегодняшней систематике выводят за пределы класса и рассматривают среди многоножкоподобных членистоногих. Название «скрыточелюстные» они получили благодаря необычному устройству ротовых аппаратов, погружённых в особые карманы, образованные складками головной капсулы. Таким образом, ротовой аппарат у них становится колюще-сосущим. Аналогичный колюще-сосущий аппарат у крылатых насекомых возникает исторически значительно позже, и независимо, причём в разных отрядах - со своей спецификой. Кроме того, в отличие от настоящих насекомых, указанные низшие группы наделены другими признаками, свойственными всем остальным многоножкоподобным членистоногим - отсутствием фасеточных глаз, характерных для ракообразных и насекомых, а также особенностью расположения мозга над пищеводом [25] и мускульными связками между всеми члениками усиков. У насекомых (в отличие от других классов членистоногих) мышцы имеются лишь в 2-х сегментах основания усиков, в то время как остальные членики усиков взаимно неподвижны. Эта черта дала основание для обозначения насекомых как «безмышечноусых». К ним, кроме крылатых насекомых, относят отряд щетинохвосток (*Thysanura*), представители которого отличаются от них лишь первичной бескрылостью, но обладают при этом паранотумами на всех члениках груди и брюшка. Обычным примером щетинохвосток является сахарная чешуйница, частый обитатель сырых помещений.

Некоторые другие признаки. Как было указано ранее, мышцы насекомых, как и у всех членистоногих, являются поперечнополосатыми – самыми сильными и выносливыми. Для мышц насекомых выделяют дополнительно другие структурные и функциональные категории. По их структуре выделяют трубчатые, пластинчатые, фибриллярные, микрофибриллярные мышцы, а по функциональным возможностям - три основные группы: медленные, быстрые и самые быстрые мышцы [50].

У медленных мышц ритм сокращений не превышает обычно нескольких циклов в секунду (реже нескольких десятков циклов). Они могут относиться к

трубчатым, или пластинчатым, мышцам и входят в состав конечностей многих насекомых. Они представлены также в крыловом аппарате плохих летунов (например, богомолы и тараканы) и во вспомогательных крыловых мышцах насекомых других отрядов [51]. Трубчатый тип строения крыловых мышц представлен также у стрекоз, обладающих быстрым и маневренным полётом. Высокая специализация этих мышц проявляется в очень большом содержании крупных митохондрий, занимающих до 40 % объёма мышечного волокна. Наличие трубчатых мышц здесь связано, вероятно, с относительно небольшой частотой сокращений. Показательно, что большие крылья стрекоз обеспечивают достаточную скорость передвижения и при значительно меньшем числе ударов крыльев в единицу времени, чем у других хорошо летающих насекомых [52].

Быстрые мышцы насекомых, частота сокращений которых достигает, как правило, нескольких десятков циклов в секунду, относятся к категории плотноупакованных, или микрофибриллярных мышц. Такой тип строения присущ мышцам крыловых аппаратов у высших прямокрылых и многих чешуекрылых (бабочек). Крупные митохондрии (особенно, в мышечных волокнах хороших летунов) расположены равномерно между фибриллами по всему волокну. Миофибриллы лежат очень плотно (межфибрилярное пространство занимает у саранчи лишь 7 % общей площади поперечного среза волокна) и на поперечных срезах имеют полигональный вид. Поверхностно расположенные трахеи в наиболее быстрых системах могут проникать и внутрь клеток [50, 53]. Существует также классификация мышц, основанная на выполняемой ими функции, например, мышцы конечностей, летательные прямого и непрямого действия и др. [54, 55, 56, 57].

Мышечная система у крылатых насекомых позволяет, в сочетании с упругими свойствами кутикулы, создавать эффект сверхвысокой частоты сокращений и, соответственно, обеспечивать уникальные лётные качества. В некоторых участках упругость кутикулы выполняет функции мышцы-антагониста для обеспечения обратного хода конечности [45] или, например, для прыжка у блох. Одной из особенностей физиологии (энергетики) насекомых является использование трегалозы в качестве основного источника метаболически-оперативной формы получения энергии [58]. Для большинства животных таким веществом является глюкоза.

Таким образом, единственным известным морфологическим признаком, общим для истинных насекомых (включая первичнобескрылых щетинохвосток), является «безмышечность», которая является результатом регрессивной эволюции признака, свойственного членистоногим исходно, и поэтому способная в

принципе возникать неоднократно и независимо, как это имело место с «неполноусостью» (одна пара усов из двух возможных), или формированием трахейной системы дыхания. Данное обстоятельство делает необходимым при диагнозе класса насекомых использовать не единичный признак, а синдром признаков, что не позволяет простроить классическую генеалогию насекомых с указанием предков, обладавших набором черт, сближающих их с какой-либо одной известной группой членистоногих.

2. Разнообразие насекомых и их крыловых аппаратов

Всё, что нам сегодня известно относительно конструктивных особенностей крыловых аппаратов насекомых и вошло в учебники, становилось достоянием науки в течение длительного времени. Особенности строения крыльев известны достаточно давно, они использовались ещё Карлом Линнеем для создания системы насекомых. Номенклатура жилок крыла сложилась позже, к началу - середине прошлого века, хотя до сих пор встречаются разночтения в названиях и соподчинении жилок, отнесении их к разным стволам и структурам основания крыла. Особенности внутреннего строения крылового аппарата изучались на разных уровнях – от анатомического до молекулярно-физиологического – в течение всего прошедшего века. Только со второй половины XX века начали изучать вихревые процессы, порождаемые крылом насекомого в полёте, а в самом конце века сформировались относительно цельные представления об основных этапах формирования класса насекомых и их крыловых аппаратов.

Относительно происхождения крылового аппарата, нет единства взглядов до сих пор, хотя есть доминирующая теория. Указанные направления продолжают развиваться, поскольку даже наиболее изученные вопросы приходится пересматривать в связи с расширением объектов исследования (например, открытие нового отряда насекомых - «гладиаторов» в начале текущего века) или с появлением новых методов исследования. Продвижение во многих аспектах темы связано с решением ряда проблем, которые выходят за рамки этого вопроса, будучи общебиологическими проблемами.

В следующем разделе речь пойдёт лишь о крылатых насекомых, поэтому вначале даётся общая характеристика крыла. Несмотря на существенные различия в морфологии крыла у насекомых отдельных отрядов, можно говорить о его наиболее универсальных признаках, архетипе, который известен как «генерализованное крыло насекомого».

2.1. Общая характеристика крыла

Конструктивно крыло представляет собой продолжение полости тела, в котором расположены дыхательные трахеи, нервные волокна и кровеносные сосуды, в конечном результате, образующие систему жилок. Пространство между ограничивающими поверхностями зачатка крыла в ходе его формирования по-

степенно сокращается, а внутренние поверхности покровов смыкаются, за исключением сети жилок, выступающих за пределы плоскости крыла вверх или вниз. Промежутки между жилками оказываются затянутыми хитинизированной мембраной.

Плоскости крыльев сочленяются с крыловыми выступами грудных сегментов системой особых *аксиллярных пластинок* (рис. 2.1), формирующих множественное шарнирное соединение. Это соединение обеспечивает разнообразие степеней свободы при движении крыла (вверх-вниз, вперёд - назад, скручивание вокруг продольной оси и др.). В целом каркас крыла образуют указанные выше трубчатые образования – жилки, которые в той или иной степени веерообразно расходятся от основания крыла.

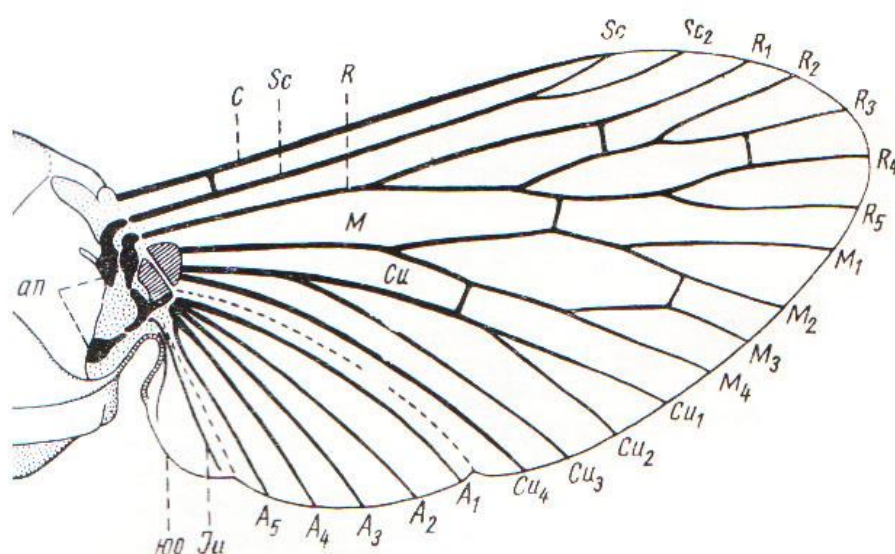


Рис. 2.1. Жилкование генерализованного крыла насекомого по Веберу [43]:

ап – аксиллярные пластинки; *юо* - югальная область, Жилки:

C - костальная, *Sc* - субкостальная, *R* - радиальные, *M* - медиальные,

Cu - кубитальные, *A* – анальные, *Ju* – югальная

Исходя из представления о едином предке насекомых, типология жилок у насекомых принимается также единой для всех групп. Основные жилки, принятые в большинстве отечественных руководств, следующие (по порядку от переднего края назад): костальная, субкостальная, радиальная, медиальная, кубитальная и анальная. Существуют и другие системы жилок, например, номенклатура жилкования крыла по Гамильтону [Росс, 1985], где выделяют, наряду с упомянутыми, также сериальные жилки (соответствующие задней ветви радиальной жилки), пликальную и эмпузальную, расположенные между кубитальными и анальными жилками (рис. 2.2).

Наряду с продольными жилками, у представителей отдельных отрядов выделяют также поперечные, интеркалярные (вставочные), дополнительные, ложные и др. жилки, возникающие в разных группах крылатых насекомых явно независимо [23, с. 213]. Наличие указанных жилок структурно придаёт крылу ячеистое строение [59], а функционально – увеличивает механическую прочность.

У большинства насекомых крыло имеет ярко выраженный асимметричный характер относительно своей продольной оси. Передняя, более узкая часть снабжена более толстыми и ближе расположенными жилками. Они обеспечивают механическую прочность, необходимую для создания нужных аэродинамических характеристик в полёте. В тыльной, более широкой стороне крыла жилки значительно тоньше и расположены реже. К основанию крыло значительно сужается, у некоторых форм переходя в стеблевидную часть, важную для возможности вращения крыла вокруг продольной оси, что необходимо для совершения крылом летательной траектории в полёте.

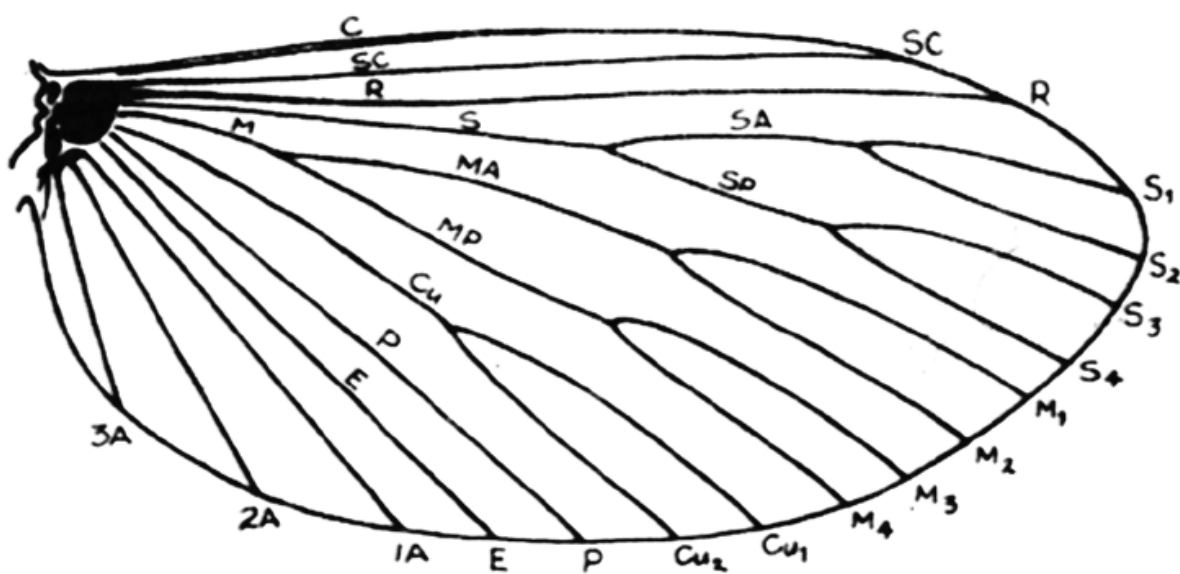


Рис. 2.2. Номенклатура жилок по Гамильтону [7]:

С – костальная, Sc – субкостальная, R – радиальная, S – сериальные, М – медиальные, Cu – кубитальные, Р – пликальная, Е – эмпузальная, А - анальные

Считается, что строение исходного крыла предков крылатых насекомых имело ярко выраженный сетчатый характер, поскольку он характерен для представителей наиболее архаичных отрядов ныне живущих насекомых: подёнок, сетчатокрылых и др. Такое строение крыла получило название *архедиктий*. Он

сохраняется, по большей части, в задней половине крыла, поскольку в передней интенсивней происходят изменения, связанные с аэродинамикой.

Варианты строения крыла, кроме того, включают разные степени редукции или слияния жилок как в норме у представителей отдельных отрядов, так и в результате мутаций (рис. 2.3), различные уровни склеротизации (полная – у надкрылий жуков, прямокрылых и таракановых, частичная – у передней пары крыльев клопов), вплоть до полного исчезновения одной или обеих пар. Возможно также формирование *птеростигм* и некоторые другие трансформации, однако для большинства вариантов крыла свойственна указанная переднее-задняя асимметрия. Важно отметить, что сходные изменения крыла часто происходят у весьма неродственных видов.

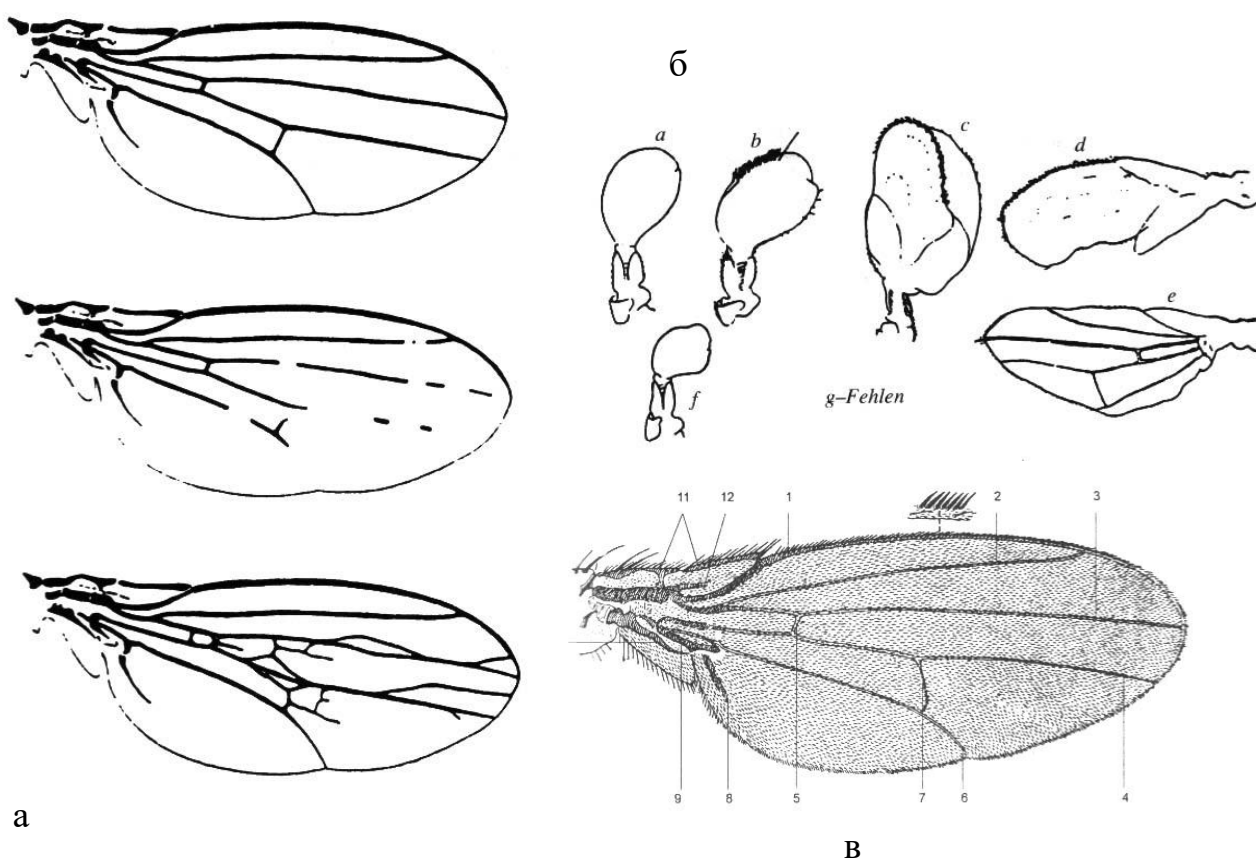


Рис. 2.3. Мутации жилкования (а) и варианты редукции крыла (б) у дрозофилы (а, б – по [60]; в – крыло дрозофилы в норме по [59])

Характер жилкования крыльев в отдельных отрядах также имеет свои особенности, поэтому существуют отдельные номенклатуры жилок и функциональных частей крыла для жуков, двукрылых и других насекомых. Тем не менее, в их жилках видят результаты специфического слияния или редукции жилок генерализованного крыла предполагаемого общего предка.

2.2. Критерии классификации крылатых насекомых

Насекомых принято делить на подчинённые группы в основном в зависимости от наличия и характера крылового аппарата. Выделяют два неравных по численности подкласса – первичнобескрылых (упомянутых в предыдущем разделе щетинохвосток) и крылатых насекомых. Крылатых насекомых – большинство видов, хотя среди них есть множество вторичнобескрылых форм, неродственных друг другу (например, отряды вшей, пухоедов, блох, гриллоблаттид, а также бескрылые представители из отрядов клопов, жуков, тараканов, прямокрылых, эмбий, палочников и др.). Для многих неродственных видов характерен *половой диморфизм* по этому признаку (чаще всего, у самцов крылья имеются, а у самок отсутствуют) или полиморфизм с выделением каст или рас, лишённых крыльев.

Крылатых насекомых, в свою очередь, подразделяют на отделы *древнекрылых*, исходно неспособных складывать крылья вдоль тела, и *новокрылых*, складывающих различными способами крылья вдоль тела на спинной стороне. Принято считать, что способность складывать крылья – прогрессивный признак, отсюда – древнекрылость принимают за исходное состояние. Известный специалист по систематике и палеонтологии насекомых А.П. Расницын [48] пишет: «... долгое время считалось, что складывание крыльев в покое на брюшке – это общее новоприобретение ... так называемых новокрылых насекомых – всех современных насекомых, кроме стрекоз и подёнок, а распростёртые крылья у последних – это примитивное ... состояние признака. Позже оказалось, что у некоторых из вымерших представителей древнекрылых – крылья были способны складываться и что они складывались уже у самых древних из известных насекомых. Был сделан вывод, что способность складывать крылья первична ... и что стрекозы, подёнки и другие древнекрылые вторично утратили эту способность». В продолжение этой мысли следует вспомнить, что и среди явно новокрылых насекомых – высших бабочек – эта способность также вторично была утрачена (общеизвестно, что они в состоянии покоя удерживают крылья вертикально, как это делают древнекрылые – подёнки и некоторые стрекозы), поэтому возможность такого сценария вполне допустима. С другой стороны, есть указания [61] на признаки развития способности к складыванию крыльев у равнокрылых стрекоз, что делает состояния древне- и новокрылости крайними вариантами непрерывного ряда переходов, осуществимых в обоих направлениях.

Сам механизм складывания крыла новокрылых связывают с развитием особой югальной области крыла (см. рис. 1.7). Благодаря её присутствию крыло

приобретает способность формировать в сечении z-образный контур, в котором анальная область подворачивается под переднюю часть крыла, что и обеспечивает сокращение общей ширины крыла при его складывании вдоль тела, при этом участвуют специальные склериты в основании крыла. Однако существуют серьёзные различия в механизмах складывания крыльев у представителей разных отрядов. Так, у тараканов анальная область лётного заднего крыла практически исчезает, а югальная область складывается веером [62]. У складчатокрылых ос передние крылья складываются продольной складкой, а у жуков задние крылья складываются вдоль и поперёк сложным шарниром из вторично изменённых жилок [43]. Варианты складывания крыльев достаточно разнообразны не только у представителей разных отрядов, но и в пределах отдельных отрядов. Так, для тараканов [59] указывается: «передние крылья превращены в явственные надкрылья, задние крылья складываются веерообразно или в семействе Polyphagidae подгибается только задняя их часть; нередко, особенно у самок, надкрылья и крылья в различной степени укорочены или полностью отсутствуют». Поэтому очевидно, что у древнекрылых это происходило иначе, чем у какой-либо из групп новокрылых насекомых. В целом, способ складывания крыла – признак, легче понимаемый, как независимо происходящий у разных групп и также независимо утрачиваемый. Соответственно, если допустить возможность независимого происхождения крыла у разных групп насекомых, обсуждаемый вопрос теряет принципиальное значение. Следовательно, попытки построения генеалогии между различными известными вариантами использования крыла также являются данью традиции, доминирующей в сегодняшней биологии. Таким образом, структурные особенности крыла могут изменяться существенно в пределах даже одного отряда, что делает этот признак не всегда пригодным для филогенетических реконструкций и предполагает возможность взаимно противоположных направлений изменений и неоднократного появления сходных признаков. В частности, отмечается, что у термитов сходство передней и задней пары крыльев имеет вторичный характер, тем самым очевидна регрессия более продвинутого гетерономного состояния, причём для каждой пары крыльев – в противоположных направлениях [63]. Сказанное означает возможность обратимости эволюции, поскольку очевидно, что исходная *гетерономность* крылового аппарата термитов могла возникнуть только из гомономного состояния этого признака их предков. Кроме того, данный пример подчёркивает необходимость надёжных критериев первичности в гомономности изучаемых структур.

Известны и другие признаки, используемые для деления насекомых на отдельные группы. Так, А.В. Мартынов [62], наряду с делением на древнекрылых (палеоптера) и новокрылых (неоптера), последних предложил разделить на группы, различающиеся по строению: ротового аппарата, рудиментов брюшных конечностей, особенностей внутреннего строения и т.д. Одна из таких групп – полинеоптера, куда вошли наиболее примитивные из новокрылых насекомых из отрядов прямокрылых, таракановых и близких к ним групп с грызущим ротовым аппаратом, выраженными церками и *грифельками*, большим числом *мальпигиевых сосудов* и некоторыми другими признаками. Другая группа – паранеоптера, представители которой – клопы, цикады, тли, вши и др. – отличаются колюще-сосущим ротовым аппаратом, отсутствием или не выраженностью церок и уменьшением числа мальпигиевых сосудов. Третья группа новокрылых – олигонеоптера (Holometabola) – насекомые с *полным превращением* (метаморфозом). В неё входят наиболее многочисленные и совершенные насекомые: жуки, перепончатокрылые, двукрылые, бабочки и некоторые другие отряды. Соответственно, поли- и паранеоптероидные насекомые, совершенно неродственные между собой, образуют группу насекомых с *неполным превращением* (Hemimetabola), у которых отсутствуют стадии личинки и куколки, а вместо них развивается нимфа – стадия без крыльев и половых органов.

Наконец, существует функциональное деление крылатых насекомых, которое предложил Б.Н. Шванвич [64]: на бимоторных, с двумя сходными парами независимо работающих крыльев (стрекозы, веснянки, сетчатокрылые, некоторые ручейники), передне- и заднемоторных, у которых основную роль играет соответственно переднее или заднее крыло. К переднемоторным относят бабочек, перепончатокрылых и некоторых подёнок, у них оба крыла работают как единая поверхность (функциональная двукрылость). Наиболее совершенными летунами принято считать двукрылых (мухи и комары), у которых задняя пара крыльев превращается в жужжальца. Но есть двукрылость – вершина специализации полёта и у других неродственных групп насекомых (см. рис. 20). Заднемоторными являются также неродственные друг другу жуки, прямокрылые, уховёртки и клопы. Во всех этих случаях очевидно независимое от родства формирование сходных вариантов крыловых аппаратов.

Несмотря на различия в способах деления насекомых на подчинённые группы, в большинстве случаев результаты разных классификаций сводятся лишь к различиям в оценке степени их родства между собой, но сами группы уверенно различимы, и их признаки, по-видимому, отражают естественные закономерности формообразования у насекомых.

2.3. Древнекрылые насекомые

Как было упомянуто ранее, главная, но не уникальная черта древнекрылых – неспособность складывать крылья на спине. Некоторые из вымерших представителей этой группы (см. раздел 3.2) обладали рядом особенностей, характерных для новокрылых насекомых, в том числе и способностью складывать крылья. Из ныне живущих насекомых к древнекрылым относят представителей лишь двух отрядов: подёнок и стрекоз. У последних – одних из наиболее эффективных летунов – есть ряд уникальных признаков строения, в том числе – касающихся крылового аппарата. С полётом у них связаны мышцы *прямого действия* (рис. 2.4), прикрепленные к сильно увеличенным и наклоненным назад плейритам и непосредственно связанные с крыловой пластинкой.

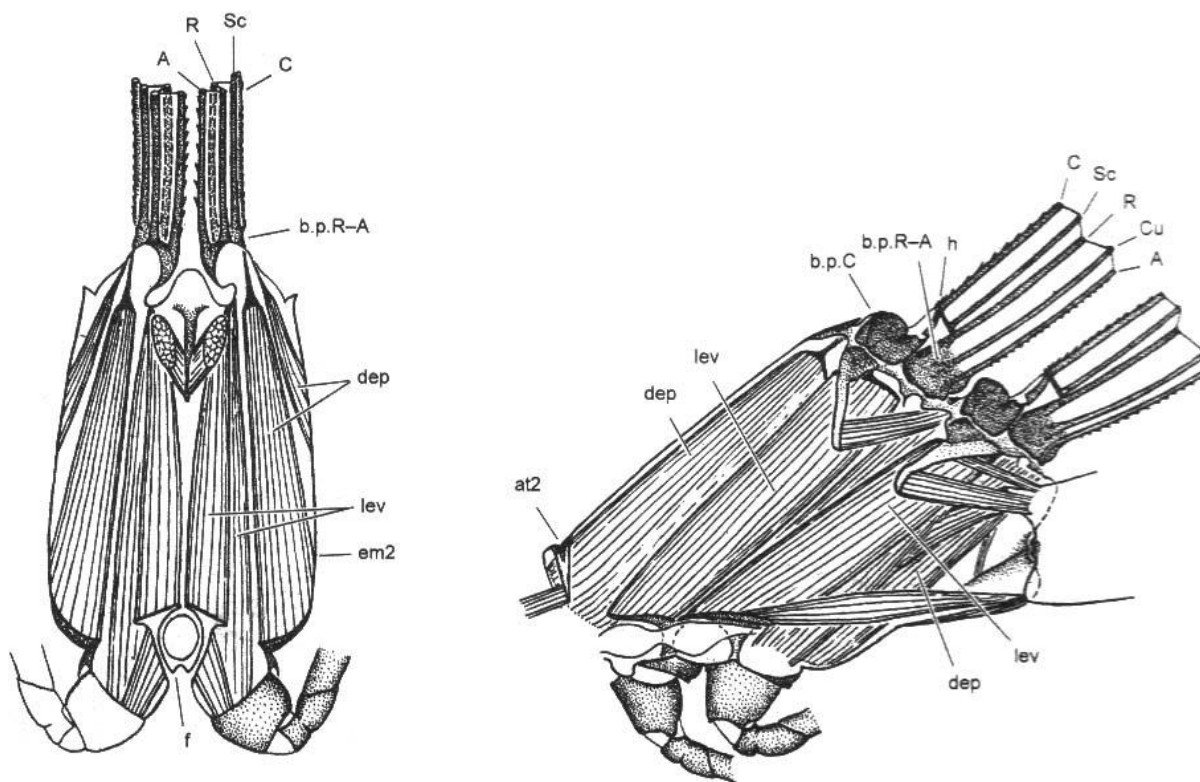


Рис. 2.4. Мышцы прямого действия стрекозы: dep - мышцы, опускающие крыло, lev - мышцы, поднимающие крыло [23, с. 262]

Гомологом этих мышц считаются кольцевые мышечные волокна червеобразных животных, залегающие непосредственно под покровами. У членистоногих они распадаются на отдельные пучки с приобретением твёрдого скелета взамен его гидравлического предшественника, характерного для червеобразных

предков [45]. Особенность крылового аппарата стрекоз – отсутствие аксиллярных пластинок [23, с. 258], хотя по другим данным [54, с. 46] они имеются (см. рис. 65).

У новокрылых мышцы прямого действия также имеются, но, как считается, используются лишь для изменения наклона плоскости крыла в его продольной оси. Мышцы непрямого действия новокрылых насекомых непосредственно с крыльями не связаны (рис. 2.5), и воздействуют на крылья благодаря изменению геометрии птероторакса. Одним из элементов этой системы являются дорзовентральные (спинно-брюшные) мышцы, соответствующие одноимённым мышцам червеобразных животных, уплощающим их тело.

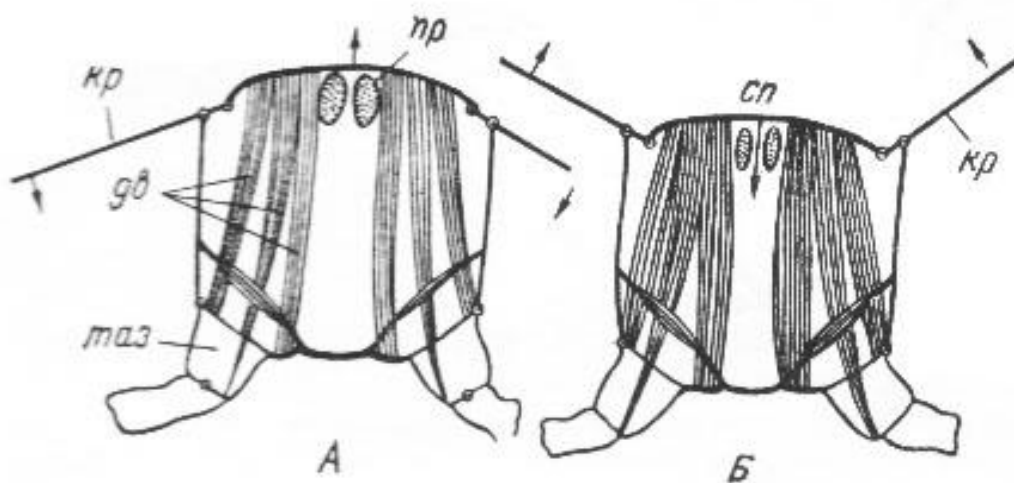


Рис. 2.5. Мышцы непрямого действия при опущенных (А) и поднятых (Б) крыльях: *дв* – дорзовентральные, *пр* – продольные, *кр* – крыло, *таз* – тазики ног, *сп* – спинка [43]

У новокрылых насекомых при их сокращении сближается тергит и стернит, грудной отдел, соответственно, уплощается. Функционально – это мышцы, поднимающие крыло (леваторы). Они состоят из шести отдельных мышц, идущих от тергита либо к стерниту, либо к частям ноги. Первая называется тергостеральной. У хорошо летающих форм она достигает громадных размеров, её единственная функция состоит в притягивании тергита к стерниту, т. е. опускании основания крыла и в поднимании его гребной части. Вторая лежит близко от первой и имеет те же прикрепительные поверхности и функции, но считается происходящей от передней спинной мышцы *коксоподита*. То же самое происхождение имеют третья и четвёртая мышцы. Две дорзовентральные мышцы являются чисто крыловыми. Остальные мышцы служат частично для работы ног, либо для работы крыла. Непосредственного соединения с ним эти мышцы не

имеют, поэтому вместе со спинными продольными их называют крыловыми мышцами непрямого действия, вызывающими поднятие крыльев за счёт изменения напряжения скелета птероторакса. Эта группа мышц обеспечивает сложные движения крыльев при маневрировании и поворотах насекомых во время полёта, а также принимает участие в движении конечностей [16, 17, 50].

Их антагонистами являются продольные мышцы, укорачивающие грудь в длину и опускающие крылья вниз. Эти мышцы считаются спинными фрагментами цельной продольной мускулатуры, подстилающей у червеобразных животных находящиеся снаружи кольцевые волокна. Они образованы двумя мышцами. Одна лежит по центру, чрезвычайно развита у хорошо летающих форм и является важнейшим опускателем (депрессором) крыла: при сокращении она сближает передний и задний концы тергита, выгибая его вверх. Основание крыла поднимается, а гребная часть опускается. В переднегруди её передний конец приводит в движение голову. Другая продольная спинная мышца лежит сбоку от первой. Она меньше размерами и служит вспомогательным опускателем крыла. Сокращаются продольные крыловые мышцы с частотой, соответствующей числу потенциалов, приходящих по двигательному нерву [50, 65]. Таким образом, мышцы непрямого действия новокрылых и подёнок располагаются в птеротораксе перекрёстно (см. рис. 2.5, 2.8, 2.12), а мышцы прямого действия древнекрылых насекомых такого перекрёста не образуют (см. рис. 2.4).

У стрекоз, в отличие от остальных крылатых насекомых, продольные спинные мышцы слабо развиты. В целом птероторакс и его мускулатура у них модифицированы настолько сильно, что гомология многих мышц и склеритов у стрекоз и прочих крылатых насекомых - неясна. Жилкование крыла у стрекоз также уникально, что вызывает у разных авторов разночтения в гомологизации их жилок таковым остальных насекомых [23, с. 258].

В индивидуальном развитии стрекоз также есть особенности: зачатки их крыльев располагаются нижней стороной вверх, так что их костальные (передние) края соприкасаются по средней линии спины (рис. 2.6). Таким образом, в сравнении с другими насекомыми, крылья оказываются перевёрнутыми.

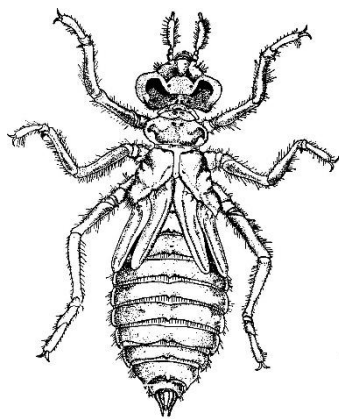


Рис. 2.6. Положение крыльев у нимфы разнокрылой стрекозы [23]

Для стрекоз отмечена особенность биологии - копуляция в полёте. Самцы располагают особыми вторичными половыми органами, расположенными на стернитах передней части брюшка и не имеющими аналогов у других членистоногих. Самец помещает в них семенную капсулу подгибая брюшко, в конце которого расположены наружные отверстия половых желёз. Там же, на конце брюшка, находятся особые хватательные придатки, которыми самец при обнаружении самки в полёте удерживает её за голову или переднеспинку (рис. 2.7) и принуждает, таким образом, к захвату порции семени, которую самка забирает, совмещая расположенные на конце брюшка гениталии с семенной капсулой самца [23].

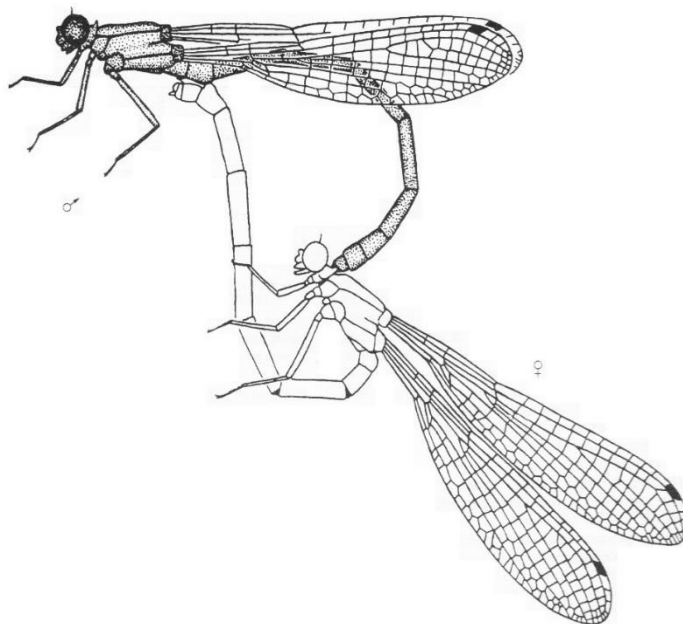


Рис. 2.7. Копуляция стрекоз в полёте, самец (показан более тёмным) - сверху [23, с. 263]

У подёнок мышцы непрямого действия, характерные для новокрылых, имеются (рис. 2.8), но относительно их роли в полёте данные литературы расходятся [23, 45, 54, 55]. Есть мнение [45, с. 194], что они у подёнок используются не для полёта, а для дыхания, обеспечивая вентиляцию трахей. Летательными же, как и у стрекоз, являются плейральные мышцы прямого действия, хотя их гомология с таковыми стрекоз не очевидна [23]. Судя по расположению мышечных пучков на рис. 2.8, у подёнок действительно имеются летательные мышцы как прямого (S.LPNm – леватор, SA.Sm – депрессор), так и непрямого (S.ESm и MTm2 – соответственно) действия. В таком случае подёнки имеют двойной набор летательной мускулатуры.

Какие из этих групп мышц, в каких случаях используются, по-видимому, можно установить лишь с помощью специально поставленных натурных наблюдений. Важно подчеркнуть, что столь сложно организованная в сравнении со стрекозами система мышц птероторакса подёнок никак не способствовала совершенству их полёта, обеспечивающему лишь недолгое порхание при роении *имаго*.

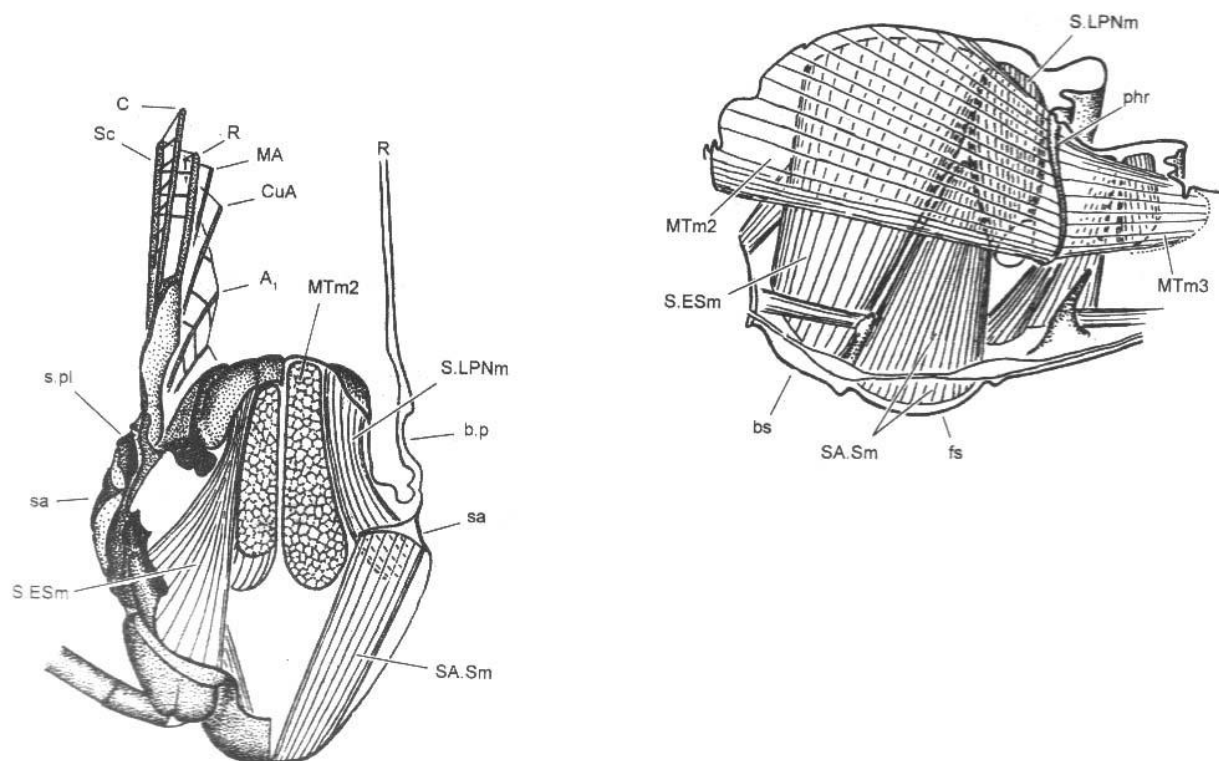


Рис. 2.8. Мышцы среднегруди поденки:

S.LPNm – скуто-латеро-постнотальная; SA.Sm – субалярно-стернальная; S.ESm скуто-эпистернальная; MTm2 – продольно-спинная [23, с. 229]

Копуляция у подёнок также своеобразна. Она происходит, как и у стрекоз, в воздухе во время роения (рис. 2.9), однако совершенно иначе. У самцов передние конечности сильно вытянуты и с помощью особого шарнира способны сгибаться вверх для удержания самки (в остальное время они изогнуты, как у остальных насекомых - вниз). Таким образом, брачный полёт характерен для наиболее примитивных насекомых, что справедливо и для других отрядов, например, двукрылых: роение есть у комаров, но нет у мух.

Подёнкам свойственна ещё одна уникальная среди всех известных насекомых черта – дополнительная крылатая стадия развития между взрослой и личиночной формой – *субимаго*. Она после линьки превращается в половозрелое насекомое, при этом линьке подвергается и поверхность крыльев. Для подёнок характерно жилкование крыла, сближающее их со стрекозами, заключающееся в «триадном принципе» [23]. Он заключается в правильном чередовании выпуклых и вогнутых жилок, образующих гофр крыла (рис. 2.10). Сохранение такого порядка жилок в условиях их радиального расхождения по ходу их распространения вдоль оси крыла обеспечивается их раздвоением в сочетании с закладкой в образуемой вилке жилки с противоположным знаком (например, закладка вогнутой жилки между вилкой из двух выпуклых, или наоборот).

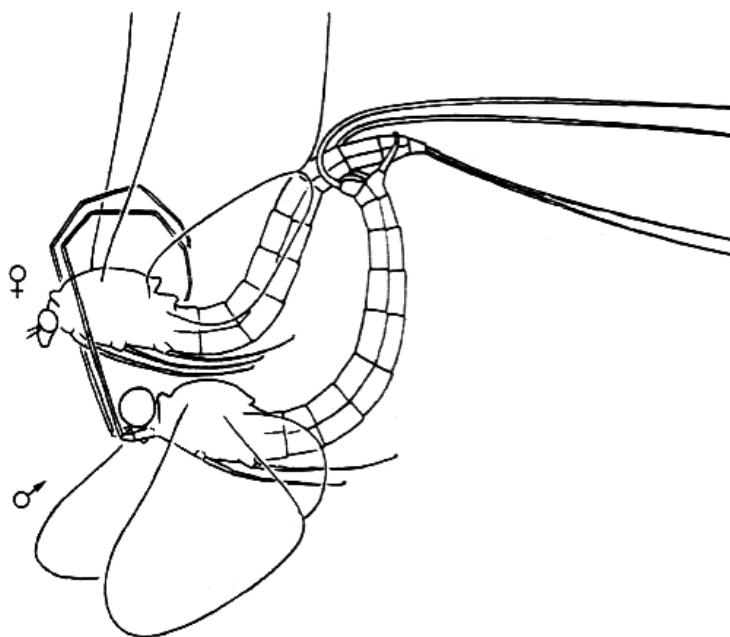


Рис. 2.9. Копуляция подёнок в полёте, самка сверху [23, с. 230]

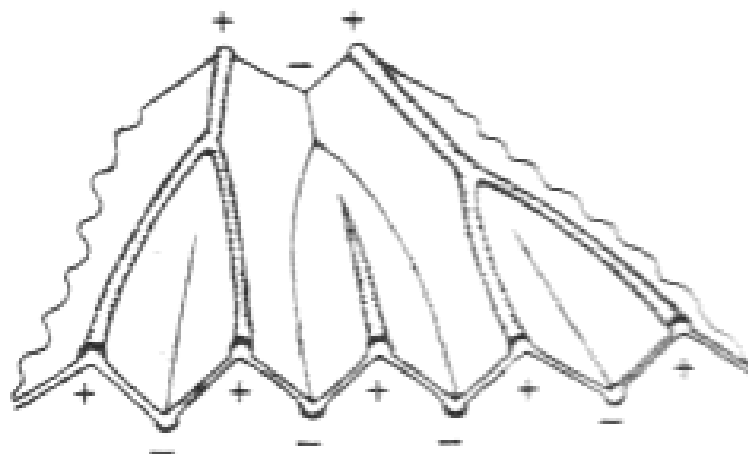


Рис. 2.10. Схема триадного принципа жилкования крыла [23]

В целом степень родства между собой стрекоз, подёнок и новокрылых установить однозначно не удаётся из-за уникальных комбинаций их признаков (например, отсутствие ротовых органов у взрослых подёнок). Доступные сведения об особенностях организации вымерших представителей группы, куда входят подёнки, ещё больше запутывают этот вопрос, поскольку комбинации известных признаков у них ещё более неожиданны. В частности, варианты жилкования у них совершенно иные и не образуют характерного триадного принципа. Определённую трудность, с точки зрения идеи об одноразовости появления крыльев у насекомых, представляет характер расположения трахей в зачатке крыла у подёнок и других насекомых. У первичнобескрылых щетинохвосток в каждый паранотум, а у большинства крылатых насекомых в зачаток крыла врастает по две ветви трахей, а у подёнок – только одна (рис. 2.11). Здесь снова проявляется особый генеалогический статус подёнок. Таким образом, сохранившиеся представители древнекрылых демонстрируют сочетание признаков, каждый из которых может быть истолкован как результат и единого, и независимого их происхождения.

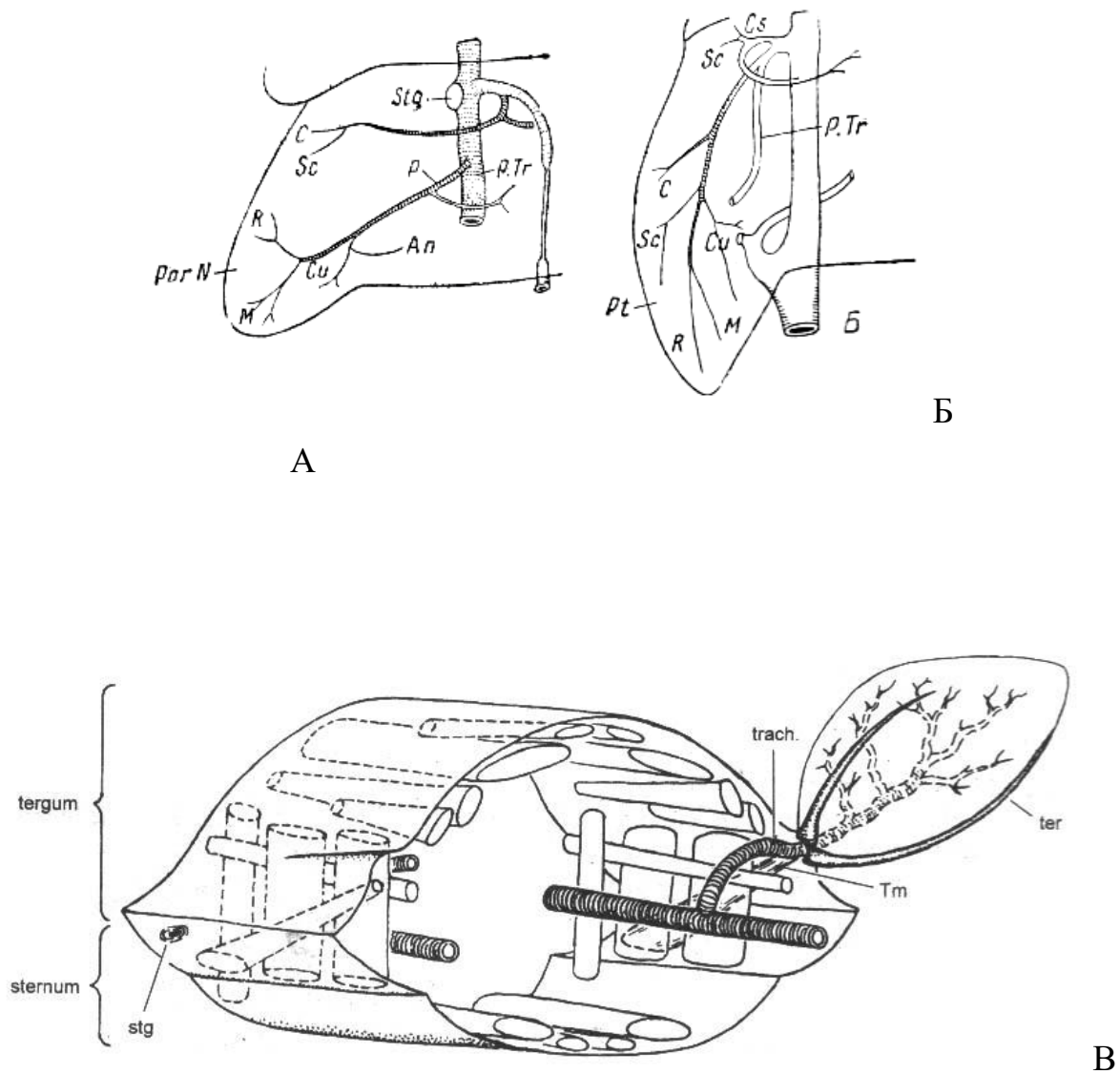


Рис. 2.11. Характер врастания двух трахей у щетинохвостки (первичнобескры-
 лое насекомое) в паранотум – А; и в типичный зачаток крыла насекомого – Б
 [67]; В - зачаток крыла подёнки с единственным трахейным стволом (trach) [23]

2.4. Отдельные группы новокрылых насекомых

Ключевой признак новокрылых насекомых – способность складывать крылья на спинной стороне тела, сопряжён с особенностями структуры и функционирования их мышечного аппарата, хотя выраженность отдельных групп мышц у отдельных групп может существенно различаться. Так, у таракановых и прямокрылых депрессорами крыла являются косые спинные мышцы (непрямого действия). Продольные мышцы, типичные для большинства новокрылых, обладающих благодаря этому характерным перекрёстом мышц (рис. 2.12), выражены у них слабо. Для тараканов в целом характерно большое число так называемых «мышц положения» (обеспечивающих жёсткость связи разрозненных мембранами склеритов), трудно гомологизируемых с мышцами других насекомых [66].

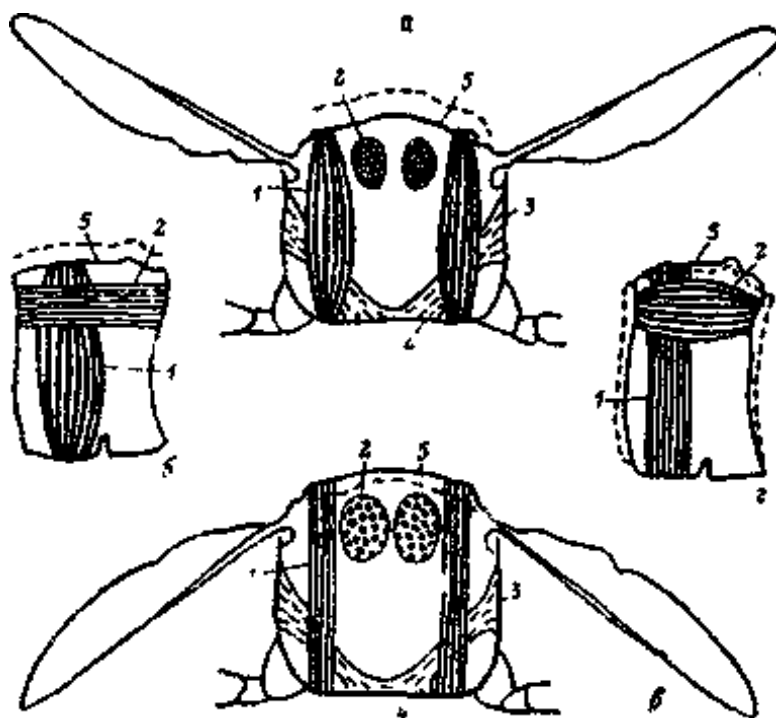


Рис. 2.12. Работа мышц непрямого действия [64]:

а, в - поперечные разрезы грудного сегмента;
б, г - продольные разрезы (виден перекрёст мышц);
мышцы: 1 – дорзовентральная, 2 – продольная спинная; 3 – плейрит; 4 – стернит; 5 – тергит; прерывистые линии - границы сегментов перед данным положением или следующие за ним

Новокрылых, как было указано ранее, делят на насекомых с неполным и с полным превращением (у последних имеются стадии личинки и куколки вместо стадии нимфы у насекомых с неполным превращением). Насекомые с неполным превращением разделяют на две неродственные группы: ортоптероидов (они же – полинеоптера по классификации Мартынова) с грызущим ротовым аппаратом и гемиптероидов (соответственно - паранеоптера) с колюще-сосущим. Из первых наиболее известны, распространены и практически значимы прямокрылые (кузнечики, сверчки, саранча и др.) и тараканообразные. Представителями другого надотряда являются клопы, вши, равнокрылые (тли, цикады и др.) и некоторые другие менее известные отряды.

Насекомых с полным превращением (олигонеоптера), в свою очередь, подразделяют на надотряды: колеоптероиды (включающие жесткокрылых - самый крупный отряд среди животных), считающиеся наиболее близкие к ним нейроптероиды (наиболее известны сетчатокрылые - златоглазка и муравьиный лев) и мекоптероиды, включающие наиболее совершенных насекомых из отрядов чешуекрылых (бабочки), двукрылых и других отрядов. Некоторые авторы [43] к мекоптероидам относят и перепончатокрылых – пчёл, муравьёв, ос. Если для колеоптероидов и нейроптероидов свойственны ротовые аппараты исключительно грызущего типа, то у мекоптероидов, как и у гемиптероидов, наблюдается переход к различным производным аппаратам (лижущим, лакающим, колюще-сосущим), причём в каждом отряде по-своему, на основе различных изменений исходного грызущего ротового аппарата.

У каждой из указанных групп есть отдельные признаки, в том числе связанные с крыловым аппаратом, но не используемые в построении системы насекомых. Как указывалось ранее, Шванвич [64] предложил систему деления крылатых насекомых на группы в зависимости от того, какая из пар крыльев задействована в полёте. Насекомые, использующие в основном переднюю пару крыльев, отнесены к переднемоторным. Задняя пара крыльев у них обычно крепится к передней специальными зацепками (в каждом из отрядов независимо) и приводящие её мышцы развиты значительно слабее – это чешуекрылые, перепончатокрылые, полужесткокрылые. В крайнем варианте, у двукрылых вторая пара крыльев редуцируется до едва заметных жужжалец, выполняющих в полёте регуляторные функции. Подёнки из группы древнекрылых также являются переднемоторными, поскольку у них, как у перепончатокрылых и бабочек оба крыла образуют единый крыловой контур, хотя зацепок нет, а крылья лишь налегают одно на другое. У всех переднемоторных насекомых передний край заднего крыла повторяет форму заднего края переднего крыла, на котором выражен относительно

резкий угол – *торнус* [23]. Анализ имеющихся в литературе данных позволяет утверждать, что возникновение двукрылости происходило в разных группах насекомых независимо. Например, известны двукрылые виды, помимо мух и комаров, также и среди подёнок, кокцид и других насекомых (рис. 2.13).

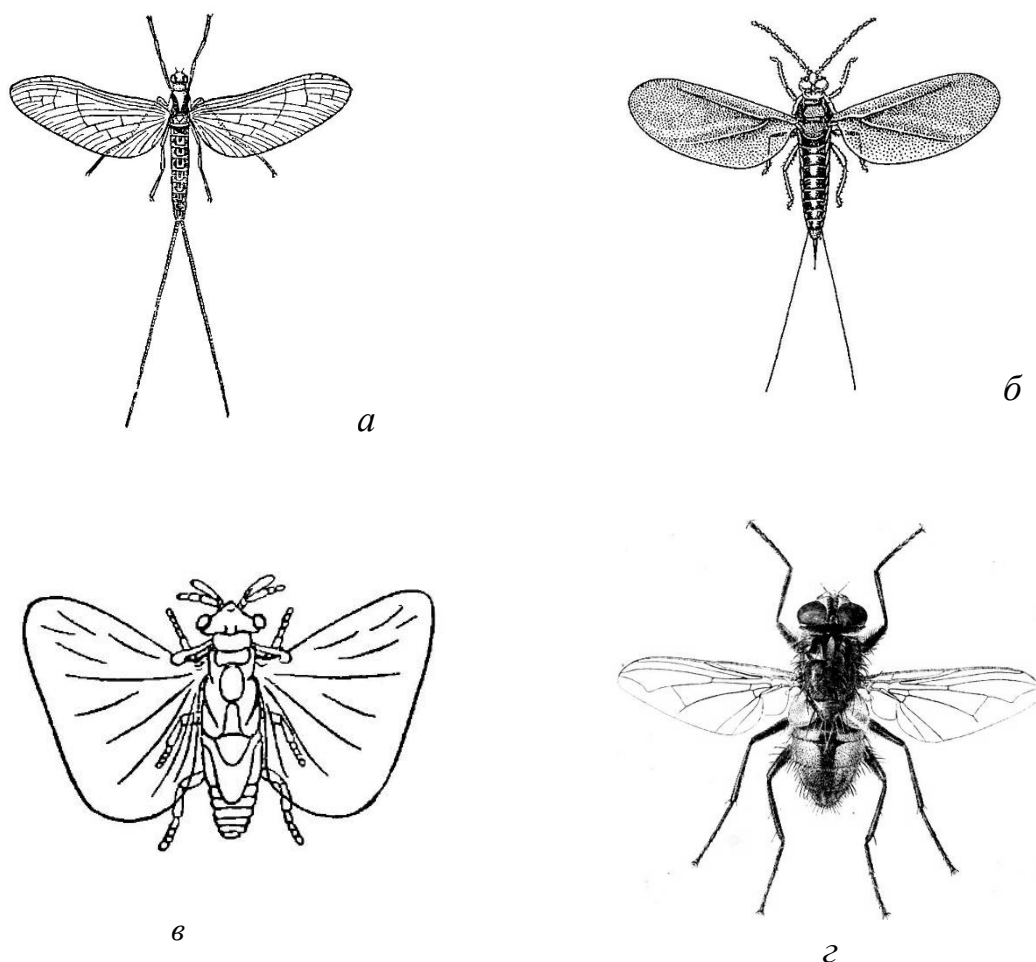


Рис. 2.13. Насекомые разных отрядов, выработавшие двукрылость независимо (из разных источников):

а – подёнка (древнекрылое), *б* – кокцида (паранеоптера),
в – веекрылое (олигонептера), *г* – комнатная муха (отряд двукрылые)

У заднемоторных насекомых лётной является вторая пара крыльев (жуки, таракановые, прямокрылые и др.), а в крайнем варианте здесь также происходит редукция до состояния жужжалец – но первой пары крыльев – у самцов (самки бескрылые) веекрылых (рис. 2.13. *в*).

Бимоторными считаются насекомые, у которых в равной степени развиты обе пары, часто работающие независимо. К ним традиционно относят стрекоз и

ряд относительно примитивных древних групп: сетчатокрылые, верблюдки, скорпионовы мухи и некоторые другие. Форма передних крыльев выдает истинную бимоторность, поскольку торнус у них никогда не выражен.

Таким образом, можно считать очевидным, что эволюция крылового аппарата насекомых от исходной бимоторности в направлении передне- и заднемоторности протекает у разных групп насекомых независимо, и ни у кого не возникает попыток построить генеалогическое древо по этому признаку. Единственная очевидная эволюционная тенденция у крылатых насекомых – *диптеризация* (развитие двукрылости), как крайнего состояния в каждом из вариантов «моторности», что представляет собой естественный процесс необратимой редукции, упрощения исходного структурного состояния. Эта эволюционная тенденция получила название принцип Родендорфа-Шванвича. Однако более детальное знакомство с литературой заставляет с осторожностью относиться к бимоторности, как исходному состоянию. В частности, термиты, обе пары крыльев которых выглядят очень сходно, черты гомогенности крылового аппарата, как указывалось ранее, приобрели вторично [63].

Другим вариантом диптеризации является использование обеих пар крыльев как единой пары (функциональная двукрылость), причём способы фиксации переднего и заднего крыльев, как ранее отмечено, возникают независимо у разных групп. Примечательно, что с появлением новых сведений о возможностях эволюционных трансформаций расширяется разнообразие вариантов построенных генетической преемственности отдельных групп насекомых. Так, упомянутый выше отряд веерокрылых, традиционно рассматривавшийся в качестве сестринского отряду жестkokрылых, был сближен с двукрылыми. Это произошло в силу того, что появилась возможность рассматривать данный вариант родства, как результат инверсии положения генов, определяющих порядок закладки зачатков, несущих крылья и жужжальца [38]. Соответственно, и в дальнейшем, с расширением спектра исследовательских подходов, нельзя исключать появление новых признаков, которые могут привести к очередному и непрогнозируемому варианту изменения родства этой группы насекомых. По-видимому, порочен сам иерархический принцип построения системы и лежащие в его основании постулаты. Что касается конкретно упомянутого примера, родство двукрылых с веерокрылыми маловероятно, поскольку у последних выражен грызущий тип ротового аппарата, никогда у двукрылых не встречающийся, есть и другие признаки, исключющие эту версию [40, 42].

В классификациях насекомых разными авторами используются признаки, связанные не только с крыльями, но и другими структурами, имеющими отношение к локомоции, метаболизму и размножению. Так, А.П. Расницын [48] предложил деление насекомых на две группы по половому аппарату, в зависимости от того, используются или не используются для фиксации самки во время копуляции подвижные придатки. В результате привычные группы крылатых насекомых образовали новые комбинации родства. Группа полинеоптера была выделена как «гриллоновые» насекомые, у которых при копуляции придатки брюшка (церки и грифельки) не используются, в противовес остальным насекомым, у которых эти придатки вошли в состав совокупительных органов или как-либо участвуют в копуляции. Они у данного автора получили название «скарабеоновые». Этимология использованных терминов восходит к латинским названиям типовых родов, соответственно, *Gryllus* – сверчок (представитель отряда прямокрылых) и *Scarabaeus* – скарабей (представитель отряда жесткокрылых). К последней, наиболее обширной группе насекомых примыкают и современные древнекрылые, поскольку даже у стрекоз с их вторичными гениталиями концевые придатки брюшка (см. рис. 2.7) используются самцами для удержания самок во время копуляции.

Изучение эмбрионального развития показывает иной характер сходств между упомянутыми группами крылатых насекомых. Так, по способу образования зародышевых оболочек и способам *бластокинеза* гриллоновые (ортоптероидные, полинеоптера) насекомые сближаются с олигонеоптерами, а паранеоптеры (гемиптероиды) оказываются сходными с древнекрылыми, чему иногда придаётся генетический смысл [43]. Таким образом, использование разных классификационных признаков снова даёт разные схемы родства.

О неполноте наших представлений по этому вопросу, даже по современной фауне, говорит ещё один пример, относительно недавнее (2001 год) открытие совершенно нового отряда – Phasmatomanthodea, «гладиаторов», сочетающего в себе признаки нескольких отрядов полинеоптер: богомолов, палочников и, отчасти, - прямокрылых [68]. Если взять два относительно близких отряда насекомых: прямокрылые и тараканообразные, сочетания отличающих их между собой признаков группируются в иной комбинации у ещё одного из также относительно недавно описанных отрядов - гриллоблаттид (тараканосверчков). Таким образом, иерархический способ описания разнообразия оказывается совершенно непригодным для полинеоптер, демонстрирующих, даже без учёта вымерших форм, комбинативный характер сочетания признаков в отдельных отрядах.

2.5. Элементы крыловых аппаратов разных групп насекомых

Важная особенность устройства крыльев – характер расположения жилок относительно плоскости крыла. У большинства насекомых поперёк крыла происходит чередование выступающих и вогнутых жилок (рис. 2.14), что является одним из основных аргументов при их гомологизации у представителей разных систематических групп.

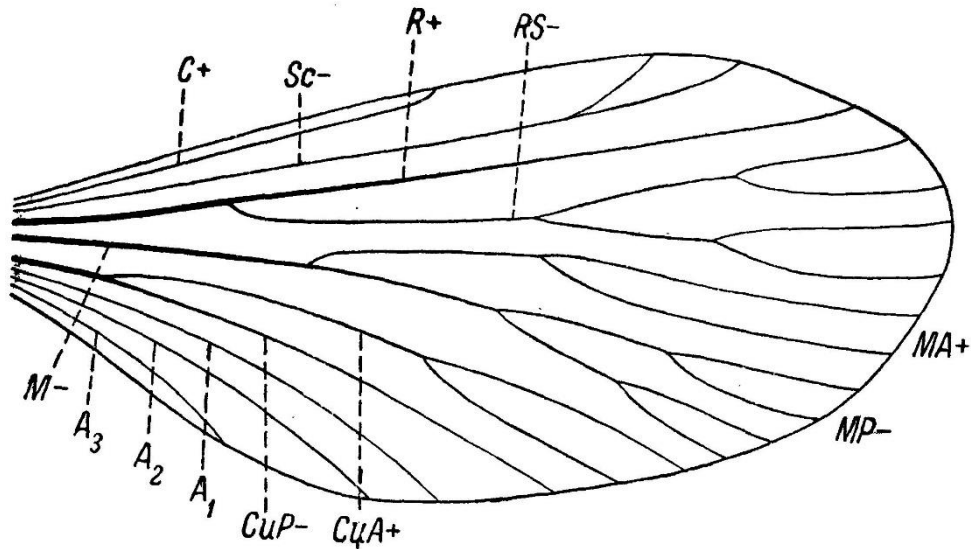


Рис. 2.14. Номенклатура жилок [7] с обозначением их расположения относительно плоскости крыла: выступающие (+), вогнутые (-). Обозначения жилок как на рис. 2.1 и 2.2

Наиболее последовательно эта закономерность проявляется у древнекрылых насекомых – стрекоз и подёнок, в то время как у новокрылых происходит существенное разглаживание такого гофра (рис. 2.15), вплоть до его полного исчезновения, например, у термитов [62] и некоторых других насекомых.

Воздушные массы при обтекании крыла образуют систему вихрей, также специфическую не только для разных видов, но и, по-видимому, при разных режимах полёта (например, у пчёл-фуражиров, или самок кровососущих комаров в голодном и нагруженном состоянии).

Таким образом, общая форма крыла и особенности его поверхности отражают специфику воздушных вихрей, возникающих при полёте. Например, наличие длинных хвостовых выростов задних крыльев у некоторых сетчатокрылых и бабочек является свидетельством устойчивого планирующего полёта у их обладателя [54].

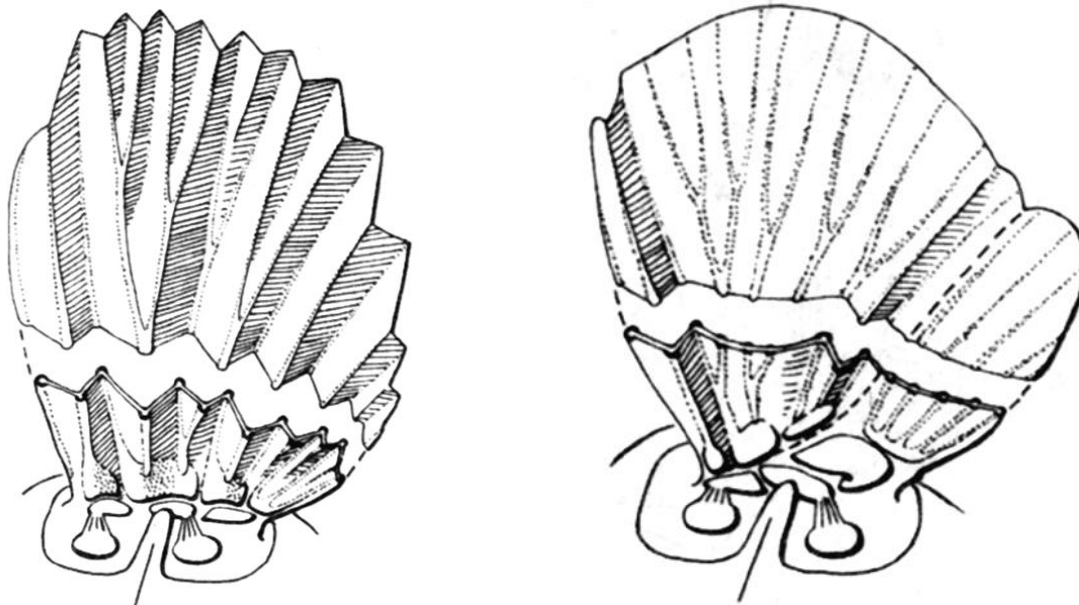


Рис. 2.15. Характер макроструктуры крыла древнекрылых (слева) и новокрылых (справа) насекомых [7]

Образуемые неровности поверхности крыла (рис. 2.16), помимо обеспечения механической прочности, выполняют важную локомоторную функцию – создают специфически направленные приповерхностные потоки воздуха, существенно меняющие аэродинамику полёта.



Рис. 2.16. Желобки на поверхности крыльев: слева – стрекоза и подёнка, справа – муха и шмель [69]

В целом разнообразие форм и других характеристик крыла, даже в пределах одного отряда, существенно выходит за рамки одного варианта. Существует

ряд особенностей фактуры поверхности и ряда вспомогательных структур и механизмов крылового аппарата. Работами О.М. Бочаровой-Месснер [69, 70] была продемонстрирована важность не только макро-, но и микроструктур крыла в создании его особых аэродинамических свойств. Поверхность крыльев насекомых покрыта специфическими для каждой родственной группы насекомых формами микроворсинок (рис. 2.17).

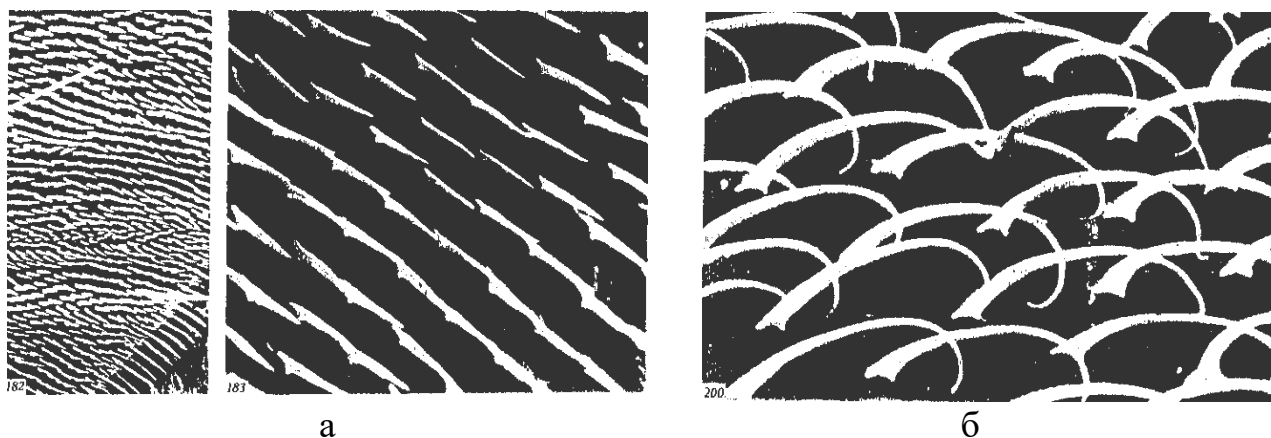


Рис. 2.17. Микроструктуры поверхности крыла:

- а - ориентация шипиков на гладкой мембране крыла жука;
- б - серповидные выросты на поверхности крыла комара [69]

Функционально их назначение подобно назначению протектора покрышки колеса автомобиля, улучшающего сцепление колёса с грунтом [71]. Знание этих закономерностей могло бы позволить осуществить визуализацию всей аэродинамики полёта по одной лишь форме крыла, однако недостаточная изученность этого вопроса относительно большей части насекомых делает эту задачу пока невыполнимой. Исходя из того, что по другим признакам крылового аппарата неоднократно было замечено большое разнообразие их проявления, причём независимо возникающего у неродственных организмов в сходных формах, можно ожидать нечто аналогичное и в данном случае.

Одним из наиболее важных элементов крылового аппарата являются также аксиллярные склериты и другие связанные с ними структуры крыла. В типичном случае у новокрылых насекомых аксиллярный аппарат (рис. 2.18) состоит из трёх склеритов, соединённых подвижно с участками основания крыла и выступами тергита птероторакса. Первый аксиллярный склерит связывает передние крыловые выступы тергита с основаниями жилок передней части крыла, а его задняя часть жёстко связана со вторым аксиллярным склеритом, имеющим подвижное

сочленение с третьим склеритом, в свою очередь, также подвижно сочленённым с задним крыловым выступом тергита птероторакса. Изгибание этого тергита под действием мышц непрямого действия у новокрылых передаётся на крыло через первый аксиллярный склерит, а третий склерит, переворачиваясь относительно выступающей вверх анальной складки, служит для складывания крыла в покое.

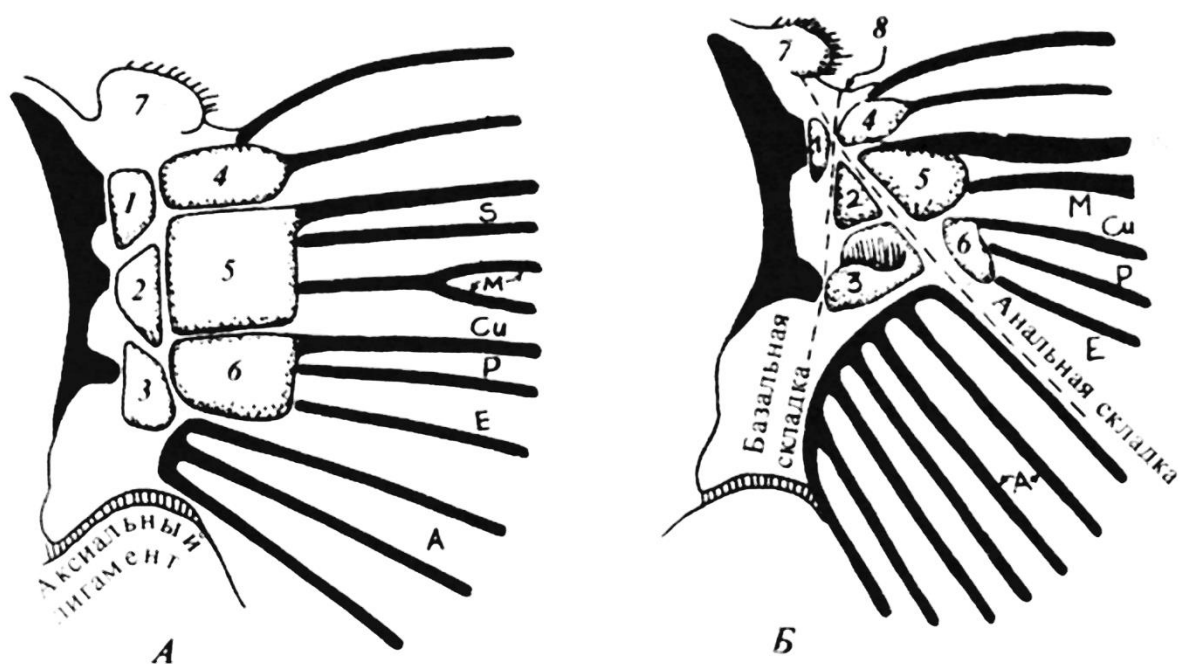


Рис. 2.18. Аксиллярные пластинки (1,2,3) и связанные с ними пластинки (4, 5, 6) в основании крыла [7]:

А – гипотетический предковый тип;

Б – генерализованный тип. 4 – плечевая пластинка; 5 – медиальная пластинка; 6 - кубитальная пластинка; 7 – тегула; 8 – костальная складка

Такова идеальная схема. Однако, даже среди новокрылых имеются существенные различия в способах складывания крыла, причём происхождение этих способов может иметь как первичный, так и вторичный характер. У ныне живущих древнекрылых характер сочленения крыла с птеротораксом принципиально иной: у подёнок движение с птероторакса на крыло обеспечивается не первым, а третьим аксиллярным склеритом (см. рис. 4.27) через задний крыловой выступ тергита, в тоже время у стрекоз (см. рис. 4.28) крылья приводятся в движение мышцами прямого действия без участия аксиллярного аппарата [55]. Недостаточная сохранность остатков вымерших древнекрылых не позволяет реконструировать особенности рассматриваемых деталей их крыловых аппаратов.

В целом строение особенностей аксиллярного аппарата разных групп насекомых изучено значительно слабее, чем других частей крылового аппарата, что проявляется в разночтениях гомологии его частей у разных насекомых. Исследователи связывают трудности изучения аксиллярного аппарата как с малыми размерами, так и самим его расположением на стыке спинки, плевральной области и самого крыла [7, 23, 43, 54, 56]. Как и в других подобных случаях, при рассмотрении данного явления используется обращение к «генерализованному» варианту аксиллярного аппарата (см. рис. 2.18), что изначально предполагает допущение единства его происхождения или сведение к универсальным структурам, лежащим в его основе. Затем рассматривают степень соответствия этому генерализованному варианту конкретных его проявлений у разных групп насекомых и на этом основании строят предполагаемый ход эволюции аксиллярного аппарата. Между тем, те же источники указывают на трудности гомологизации отдельных частей аксиллярных аппаратов у разных групп насекомых, выделяя несколько их типов. Таким образом, анализ особенностей строения аксиллярных аппаратов даже ныне живущих форм не позволяет их свести, без серьёзного насилия над материалом, к одному типу. По-видимому, с учётом неоднозначности вопроса об одноразовости появления крыла и полёта у насекомых разных групп, рассмотрение путей эволюции аксиллярных аппаратов насекомых из какого-либо одного исходного типа представляется преждевременным.

В основании крыла также имеются отдельные склериты, к которым прикрепляются крыловые мышцы прямого действия. Они соединяются с коротким плечом рычага крыла с помощью сочленовных пластинок. Среди этих мышц выделяют базальярные и субальярные, которые, будучи дополнительными депрессорами, играют важную роль во вращательных движениях крыльев, так же, как и аксиллярные мышцы, крепящиеся к одноимённым пластинкам. Базальярные и субальярные мышцы являются синергистами, и кроме депрессии крыла, обеспечивают его пронацию. Их антагонистами и, мышцами, контролирующими супинацию (вращение крыловой пластины относительно продольной оси, при котором передний край крыла идет вверх) крыльев, служат у саранчи аксиллярные мышцы [12]. У других насекомых данные по аналогичным структурам изучены слабее, что не позволяет говорить об их гомологии. По одной из популярных версий [44], аксиллярный аппарат исторически формируется из первого членика конечности - эпикоксы, вошедшей в боковую стенку крылоносного сегмента, так что верхняя часть эпикоксы стала основой для аксиллярных пластинок, а нижняя – для базальярной и субальярной пластинок.

Из других структур, обеспечивающих движение крылового аппарата, следует упомянуть и так называемый «механизм щелчка» [65], связанный с упругостью скелетных структур птероторакса, который описан на основе изучения особенностей полёта мух. Насколько данный механизм распространён у других насекомых, на основании сегодняшних знаний, сказать сложно. Можно предполагать и у них существование аналогичных образований, основанных на подобных принципах, однако говорить об эволюции этих структур и тем более об их возможных генеалогических связях также не представляется возможным.

3. Этапы эволюционного развития аэро- и гидробионтов

Сложность и целесообразность структур и функций живых организмов, в том числе – летающих животных, поражает воображение и требует рационального научного объяснения. В силу этого возникают представления об их эволюции, как естественном и постепенном изменении форм от наиболее простых, не имеющих интересующих нас свойств – к различным вариантам, описанным у ныне живущих или вымерших организмов. Биологи разных специальностей заняты поиском движущих сил, познанием направлений, темпов, конкретных механизмов, потенциального разнообразия, причинности конкретных воплощений эволюционных изменений и т.д., внося в «общую копилку» многое из того, что связано лишь с их частными объектами исследований. Поэтому понятие «эволюция», в нынешнем понимании, имеет много взаимно несводимых аспектов, различия между которыми не всегда в полной мере осознаются и самими исследователями. Целесообразнее начать изложение с аспектов, имеющих конкретное выражение и очевидные критерии.

3.1. Геохронология и развитие форм локомоции животных

В соответствии с принятыми сегодня представлениями (табл. 1), жизнь на Земле существует не менее 3,7 миллиардов лет, а сама планета – не на много больше – около 4,6 миллиарда, хотя есть определённый разброс в датировках, связанный, как правило, с техническими возможностями исследований. Значительная часть этого времени с точки зрения предмета нашего рассмотрения, не представляет интереса: первые 1,5 миллиарда лет своего существования жизнь на Земле была представлена исключительно *анаэробными прокариотами* – морфологически просто устроенными бактериями и сходными с ними организмами. В то же время, активные формы локомоции, включая полёт в воздушной среде, возможны начиная с некоторой минимальной сложности и энерговооружённости, доступной лишь высокоорганизованным многоклеточным животным.

Известны примеры локомоции, в том числе и полёта, даже среди растений, у которых семена–крылатки (сосны, ясени или клёны) способны к различным вариантам парения или пассивного полёта (см. рис. 3.8), но без какой-либо траты собственной энергии, и тем более, регуляции направления движения. Безусловно, движение в толще водной среды, аналогичное активному полёту, у животных также широко известно, и, казалось бы, могло возникнуть до освоения организмами воздухоплавания.

Таблица 1.

Фрагмент геохронологической таблицы (из разных источников)

разделы геологической шкалы			начало (млн. лет назад)	Основные события в направлении развития полёта аэробиионтов
эон	эра	период		
Фанеро- зой	Кайно- зой	Антропо- ген	2,6	Появление и развитие человека
		Неоген	23	Появление современных семейств и родов летающих насекомых
		Палеоген	66	Расцвет птиц, млекопитающих, по- явление рукокрылых
	Мезо- зой	Мел	145	Появление цветковых растений и современных групп насекомых
		Юра	201	Расцвет рептилий, появление птиц и птерозавров
		Триас	252	Появление млекопитающих и со- временных групп насекомых
	Палео- зой	Пермь	299	Появление рептилий и голосемен- ных растений
		Карбон	359	Расцвет лесов, разнообразие крыла- тых насекомых и амфибий
		Девон	419	Развитие бескрылых насекомых и рыбообразных позвоночных
		Силур	443	Первые наземные членистоногие
		Ордовик	485	Начало освоения суши
		Кембрий	541	Формирование скелетных организ- мов
Криптозой (докембрий)			3700	Возникновение жизни, развитие многоклеточности в водной среде
Архей			4600	Аккреция Земли

Но плотность воды, сопоставимая с плотностью самих животных, делает более выгодными и поэтому исторически вероятными - пассивное парение, в лучшем случае гребки или *ундуляцию*, как способы перемещения *гидробионтов*

в водной толще. Известные же примеры использования в воде типичных летательных (машущих) движений, в большинстве случаев, связаны с животными, вторично её освоившими, но первоначально сформировавшими эти свойства ещё в качестве *аэробиионтов*. Поэтому возникновение первых летающих форм связано именно с воздушной средой, в которой иные перечисленные способы перемещения невозможны в силу огромных различий плотности организма и вмещающей среды (это практически исключает парение в ней). В первую очередь, сказанное имеет отношение к насекомым, первым из высших организмов, освоивших воздушный полёт более 300 миллионов лет назад.

Рассмотрим основные этапы эволюции жизни в связи с развитием способности организмов к полёту и в контексте событий, происходивших в Биосфере. Наш обзор следует начать с времени появления многоклеточных форм жизни, которые в условиях первичного океана достигли возможности осуществлять направленные движения, что обеспечивало им благоприятные условия существования. Эффективность такого движения определялась содержанием в воде растворённого кислорода, дающего дышащим организмам неоспоримые энергетические преимущества. В свою очередь, поступление кислорода в атмосферу связано с произошедшим в предшествующие эпохи появлением фотосинтезирующих сине-зелёных водорослей, способных расщеплять молекулы воды с использованием водорода для синтеза сахаров, так что кислород, как побочный продукт выделялся во внешнюю среду и приводил к очень существенным её изменениям [72]. До этого события, случившегося, как считается около 3,5 млрд. лет назад, в раннем докембрии, уровень кислорода в первичной атмосфере планеты автоматически поддерживался на уровне примерно 0,1 % его современного содержания за счёт фотодиссоциации воды солнечным ультрафиолетом. Указанная концентрация кислорода является одной из важных пороговых величин в развитии жизни – это так называемая *точка Юри* [73], обеспечивающая существование лишь *анаэробов*. Упомянутые ранее активно перемещающиеся животные могли возникнуть не ранее времени достижения атмосферой следующей пороговой *точки Пастера* (1 % современного содержания кислорода), окончательно установившейся, по современным оценкам, около 1,7 млрд. лет назад. Переход атмосферы в аэробное состояние был очень длительным, и сопровождался многократными реверсиями, связанными с сезонными и суточными циклами фотосинтеза. Этот процесс отмечен эпохами железного рудообразования: большинство месторождений железа (в частности - Курская магнитная аномалия) образо-

валось в эти эпохи, и представляют собой так называемые полосчатые железорудные формации – чередование слоёв, содержащих и не содержащих окись железа (ржавчину).

Наиболее важной для развития аэробов принято считать третью критическую концентрацию – 10 % современного содержания кислорода, получившую название *точка Беркнера-Маршалла*. При такой концентрации кислорода в верхних слоях атмосферы формируется озоновый экран, позволяющий аэробам заселять самые приповерхностные, наиболее продуктивные слои водоёма, а также делать попытки освоения суши. До этого события, случившегося, как сегодня принято считать, в пределах ордовика-силура (480-410 млн. лет назад, см. табл. 1), пригодным для аэробной жизни мог быть лишь узкий слой воды от 10 до примерно 50 метров глубины: выше проникал губительный ультрафиолет, а ниже не был возможен фотосинтез и поэтому отсутствовал кислород [6].

Активное движение в водной среде осуществлялось одноклеточными и примитивными многоклеточными организмами – в небольшом наборе вариантов движителей: ресничном, мышечном, а на границах раздела сред – возможно, ещё и амебоидном. Сегодня прототипами организмов, совершавших такие варианты локомоции в толще воды, являются личиночные стадии большинства морских животных. Разнообразие стратегий локомоции у них несколько выше, чем разнообразие движителей. Ресничный движитель способен порождать устойчивое и прямолинейное движение в толще воды благодаря спиральному вращению тела, либо обеспечивать относительно медленное парение благодаря формированию стационарных гидродинамических вихрей. Примерами современных организмов, использующих такие формы движения, соответственно, являются личинки многощетинковых червей – трохофоры, и личинки иглокожих -диплеврулы. У первых имеется не менее 1-2 кольцевых ресничных лент, способных двигаться в разных комбинациях направлений, что обеспечивает либо прямолинейное движение с вращением, либо всевозможные развороты в пространстве, позволяющие настигать и захватывать глоткой добычу сопоставимого размера [74]. У диплеврул организация ресничного аппарата в виде опоясывающего всё тело шнура позволяет перемещаться относительно медленно, используя такое движение не только для перемещения в пространстве, но и для фильтрации мелкой пищевой взвеси и дыхания поверхностью тела. Дальнейшее изложение темы удобно с использованием терминологии, предложенной Ю.Г. Алеевым [75].

При мускульном движении возможно создание телом волны (*кимальный* движитель) с участием либо всего организма (например, у нематод), либо его боковых частей (у каракатиц, некоторых моллюсков, скатов и др.), включая

скомброидное движение, характерное для большинства рыбообразных существ. Другой вариант движения без опоры на субстрат – использование парных боковых выростов, работающих в режиме вёсел (*копеальный* движитель), что свойственно многим членистоногим, взрослым полихетам и ряду других гидробионтов. Наконец, для некоторых гидробионтов известно реактивное (*гидроэкболическое*) движение: медузы, оболочники, головоногие моллюски, личинки разнокрылых стрекоз – пригодное для перемещения только в толще жидкой среды, и возникающее независимо у разных групп животных на разной материальной основе [75]. Отдельные формы поступательного движения в толще воды, после образования небольшого свисающего вниз выступа в передней части тела, приводят к формированию латеральной и сагиттальной циркуляции водных потоков, обеспечивающих фильтрацию пищи, благодаря поступлению к ротовому отверстию по брюшной стороне тела порций взвешенного материала [18].

Локомоция с опорой на субстрат возникла у многоклеточных животных после осаднения на дно в ходе оксигенации водной толщи в результате деятельности фотосинтетиков и членистоногих-планктёров с их *пеллетным транспортом*. Такая оксигенация была наиболее выражена в эпохи оледенений, когда на полюсах, у кромки плавающего льда охлаждаемая вода, увеличивающая свою плотность и насыщенность кислородом, опускалась на дно. На дне, наряду с ресничным, амебоидным и мускульным *аксокимальным* движением, стали возможны дополнительные варианты локомоции: *аксоподиальное* (кишечнополостные, некоторые черви и др.) *эуподиальное* (членистоногие, кольчатые черви, и др.), *миоподиальное* (брюхоногие моллюски, полипы кишечнополостных и др.) и некоторые другие. При повторном освоении толщи воды более крупными животными стали возможны варианты движения, сходные с полётом (*птериальное* движение), например, у пингвинов и других ныряющих птиц [75]. Нечто сходное с летательными движениями выражено и у некоторых современных крылоногих моллюсков.

С ордовика-силура, после формирования полноценного озонового экрана появляются явные свидетельства попыток заселения организмами суши. Из животных наиболее приспособленными к этому оказались представители типа членистоногих: предки современных ракообразных, пауков, многоножек и насекомых. Хитин, содержащийся в их покровах — это не только основа наружного скелета, как опоры для мышц, к тому же способствующего удержанию внутритканевой воды от испарения, но и радиопротектор, защищающий ткани от жёсткого ультрафиолета [9, 76]. Из перечисленных групп членистоногих наиболее важными для нашего изложения являются, разумеется, насекомые.

В соответствии с сегодняшними представлениями об истории становления класса насекомых, время их возникновения точно не известно. Этому событию сопутствовала, по-видимому, длительная и, к сожалению, выстраиваемая часто лишь умозрительно, эволюция их предков в предшествующие эпохи. Для лучшего восприятия эволюционной логики этих событий, целесообразно проанализировать процессы, происходившие в ходе освоения живыми организмами суши, как принципиально иной среды обитания.

Сам по себе выход на пустынную в те времена сушу был неизбежным следствием «давления жизни» среди морских обитателей, причём ведущую роль в этом процессе вновь сыграли зелёные растения [6]. Они, благодаря приобретению способности вертикального роста, образовывали «щётку» прибрежной поросли, и укрепляя этим очень зыбкие и поэтому опасные (с точки зрения возможности их захоронения сносимыми с континента массами твёрдых селевидных осадков) прибрежные мелководья, перемещались ближе к источникам смываемых с континентов биогенных элементов, тем самым, формировали столь привычную сегодня береговую линию. Уже к *девону*, 419-358 млн. лет назад (см. табл. 1) на границе суши и моря, благодаря жизнедеятельности растений сформировались специфические местообитания в лагунообразных распреснённых и часто пересыхающих мелководьях, зараставших предками и дальними родственниками нынешних плаунов, хвощей и папоротников. По-видимому, именно в этих сообществах возникли первые насекомые, вынужденные перепрыгивать с вершин одного растения на другое (рис. 3.1) в ходе питания семязачатками и для спасения от различных многоножек, паукообразных и других наземных хищников [48]. Среди этих хищников следует упомянуть и позвоночных животных, также прошедших к концу девона ряд важных этапов в направлении выработки различных форм локомоции, которые привели к освоению суши, и в дальнейшем - к активному полёту. Изложение удобно начать с девона, который называют «веком рыб», поскольку в это время отмечено максимальное разнообразие рыбообразных существ.

Среди них выделяют [77] ряд бесчелюстных, хрящевых, кистепёрых, костных рыб, и некоторые другие их формы. Особого внимания заслуживают предполагаемые предки всех современных рыб – акантоды (рис. 3.2), обладавшие не двумя, как у всех современных позвоночных, а семью парными конечностями (плавниками). Следовательно, их гипотетические потомки могли бы быть не только 4-ногими, но и многоногими (до 7 пар ног!). Этого не произошло лишь потому, что эволюция акантод в водной среде, до выхода на сушу, привела к уменьшению числа конечностей до минимально необходимых для эффективного

плавания - 2-х пар [75]. Первые полуводные амфибии, потомки рыбообразных существ девонского периода, по-видимому, стали свидетелями появления крылатых насекомых, которые, вероятно, и составляли основу их рациона. Они двигались с помощью конечностей, изгибая тело в латеральной плоскости, что было унаследовано от рыбообразного движения их предков.

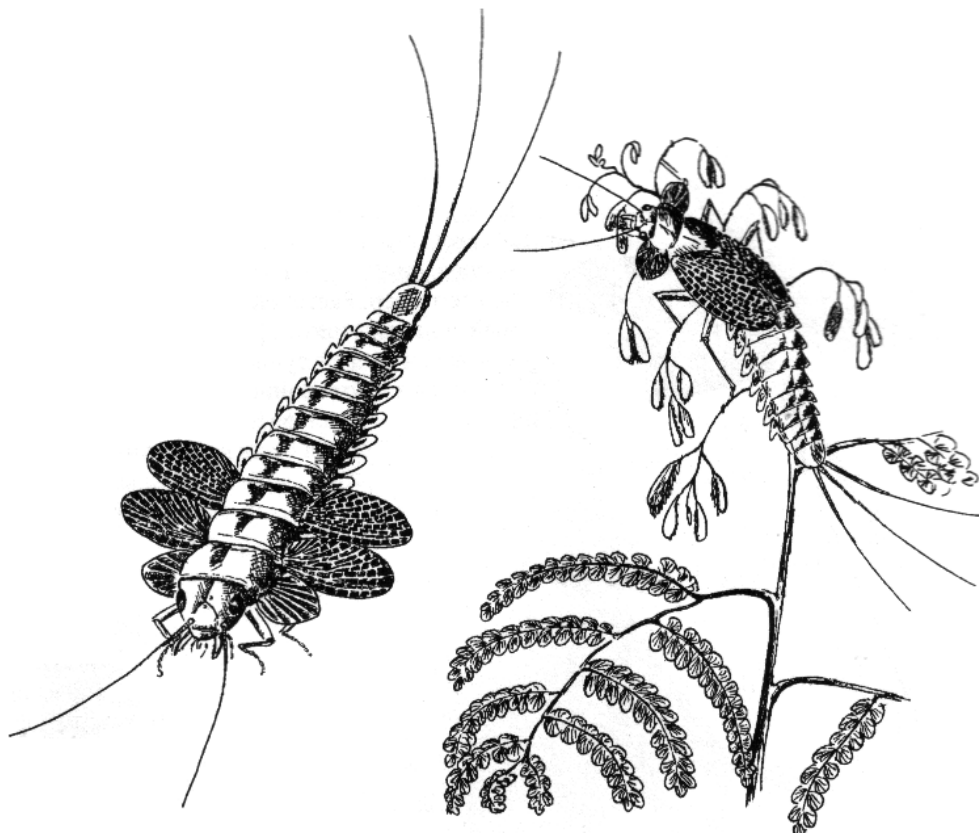


Рис. 3.1. Гипотетические предки первых крылатых насекомых [48]

Согласно данным палеонтологии, первые крылатые насекомые возникли не позднее раннего *карбона*, периода палеозойской эры, отстоящего от нашего времени примерно на 300-350 миллионов лет (см. табл. 1). Насекомые – первые из животных освоили активный полёт, чем обеспечили себе преимущества в расселении и освоении ресурсов суши. Данное обстоятельство кардинально изменило их морфофизиологические особенности и всю биологию. Принципиальной стороной крылового аппарата насекомых является то, что они, в отличие от крыльев гораздо позднее перешедших к полёту позвоночных: птерозавров, птиц, рукокрылых (см. раздел 3.4), не являются видоизменёнными конечностями, а в соответствии с наиболее распространённым мнением, происхождением с ними вообще не связаны. По словам известного специалиста в этой области [16], насекомые, в отличие от других летающих животных, приобрели способность к полёту,

не заплатив за это потерей своих ног. У позвоночных первые попытки полёта с помощью видоизменённых конечностей отмечены лишь спустя более, чем 150 млн. лет.

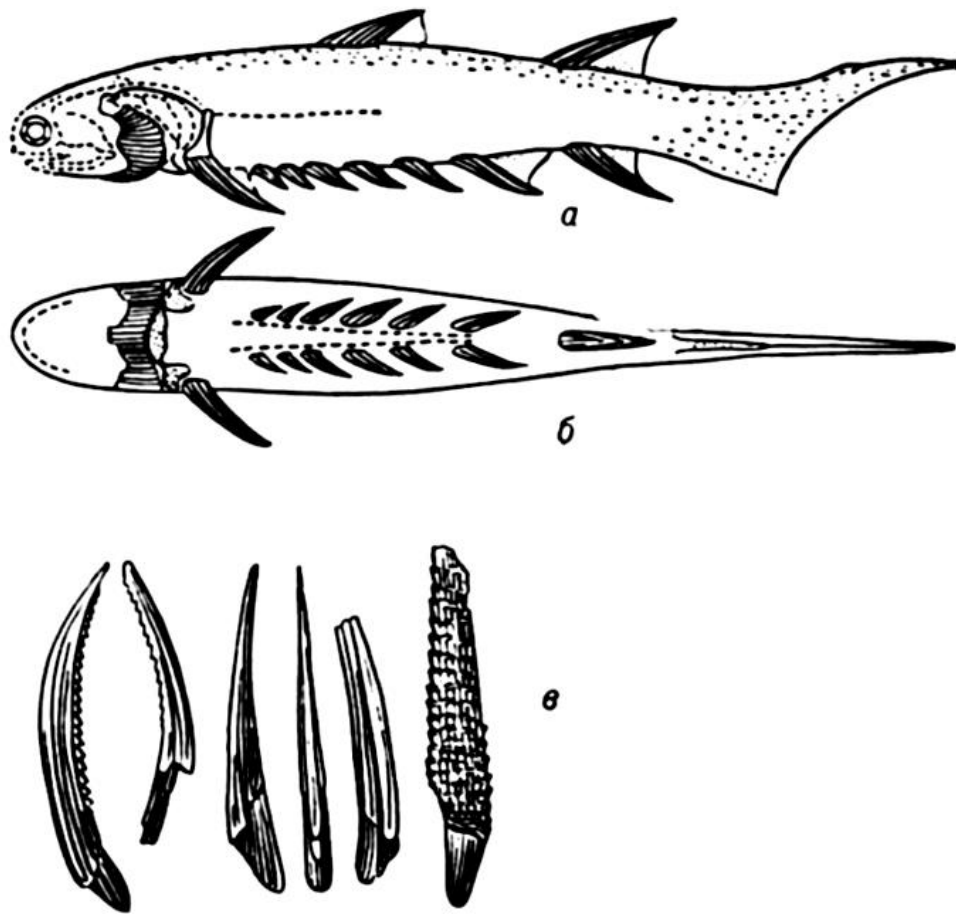


Рис.3.2. Акантода *Euthacanthus macnicolli* [78]

а – вид сбоку, б – снизу, в – лучи парных плавников

Развитие крыльев насекомых было обусловлено преимуществом особей, способных к дальнему и точному прыжку с контролем положения тела в воздухе [47, 48]. Зачатки крыльев из боковых пластинчатых выростов на грудных сегментах возникали именно у крупных насекомых, поскольку при малых размерах увеличение удельной поверхности тела не выгодно: длина прыжка, и особенно его точность уменьшается под действием ветра. Этому сценарию созвучна гравитационная гипотеза происхождения насекомых [79], которая делает упор на понимание причин формирования другого ключевого признака этого класса – их беговости. Автор подчёркивает важность механической устойчивости (особенно на вертикальных поверхностях) фигур, образуемых при хождении передней и задней конечностями одной стороны тела и средней конечностью – противопо-

ложной стороны, и представляющих собой два треножника, последовательно передвигаемых по субстрату. Такое число конечностей было необходимым и достаточным условием для заселения вертикальных поверхностей, образуемых первыми сосудистыми растениями раннего палеозоя. Само по себе уменьшение числа пар конечностей способствует росту скорости перемещения по субстрату: у современных многоножек наиболее подвижные формы имеют минимальное число пар ног. Однако именно 3 пары создают возможность для освоения вертикальных поверхностей и последующего появления крылового аппарата насекомых.

Обсуждаемая тема непосредственно связана с вопросом о ближайших родственниках насекомых. Традиционно считалось, что из членистоногих наиболее близки к ним по ряду морфологических, физиологических и экологических признаков – многоножки: они считались предковой группой, а насекомые – соответственно, потомками *неотенических* личинок многоножкообразных предков. Первые насекомые, по-видимому, скрывались на вертикальных поверхностях растений от своих старших и прожорливых многоногих собратьев благодаря своей 6-ногости. Примечательно, что аналогичный сценарий указывается для совершенно другой группы организмов: предполагается, что предки птиц ещё до приобретения ими способности к полёту, на стадии рептилий, также могли спасаться на ранних этапах индивидуального развития от своих старших сородичей на ветвях деревьев. Более того, подобное поведение указывается для детёнышей легендарного «дракона» острова Комодо, которые также предпочитают скрываться от своих более взрослых родственников-каннибалов на вершинах деревьев, которые для взрослых варанов недоступны [80].

Сейчас принято считать, что признаки, сближающие насекомых с многоножками, вероятно, возникали независимо и неоднократно, поскольку они – результат параллельного упрощения исходных структур, свойственных типу членистоногих в целом. Разброс мнений о потенциальных предках насекомых в специальной литературе, судя по одному из наиболее полных обзоров на эту тему [25], чрезвычайно разнообразен. Наиболее правдоподобными этот автор считает взгляды, связывающие происхождение насекомых с ракообразными, предположительно на основе гомеозисных мутаций. Это основывается на морфологическом сходстве и экологических сценариях, связанных с переходом на сушу в береговых выбросах волноприбойной зоны древних морей [81]. Отсюда и отсутствие материальных следов в палеонтологической летописи, поскольку в силу высокой механической подвижности зона прибоя не способствует фоссилизации остатков организмов. Некоторые из современных ракообразных могут быть моделями для понимания процессов, происходивших с предками насекомых. Но

упоминаемые в этом обзоре гипотезы связывают происхождение насекомых с разными неродственными группами ракообразных, что не согласуется с идеей единого предка, лежащей в основе нынешних филогенетических построений. Относительно же родства с многоножками, при всей противоречивости данных молекулярных методов, последние закономерно сближают многоножек с другими группами членистоногих, а родство с насекомыми оказывается наименее вероятным [82].

В целом приведённые здесь построения носят, в основном, умозрительный характер и порой имеют некоторые логические нестыковки. Так, возможность прыжковой локомоции, как необходимый этап перехода к полёту, согласно устному мнению А.К. Бродского, маловероятна, поскольку требуемых для этого конечностей прыгательного типа у древнейших насекомых не было обнаружено. Таким образом, этот вопрос далёк от окончательного разрешения и, по-видимому, не имеет однозначного ответа, в рамках принятых в современной систематике иерархических подходов. В рассмотренных случаях, поиск предков насекомых сводится к созданию относительно непротиворечивого, но умозрительного экологического сценария, позволявшего сформировать комплекс признаков, характерных для известных групп насекомых. Прямой же ответ на поставленный вопрос призвана дать лишь палеонтология.

3.2. Палеонтологические свидетельства эволюции насекомых

В современной фауне насекомые являются самой разнообразной группой живых существ, и палеонтология призвана составить общее представление о ходе формирования этого разнообразия. Между тем, существуют объективные трудности в реконструкции фаун минувших эпох. Они заключаются в том, что, во-первых, палеонтологическая летопись никогда не бывает полной [83], во-вторых, комплексы ископаемых остатков, как правило, комбинируют элементы разных исходных сообществ [84], и, в-третьих, определение возраста находок связано с техническими проблемами датировки многих местонахождений, особенно не морского происхождения [6].

Насекомые, сугубо наземная группа членистоногих, исходно возникли из морских членистоногих предков, обладавших строением, напоминавшим одну из стадий развития ракообразных [85], возможно, даже кембрийского возраста. В сланцах нижнего девона из Германии были обнаружены остатки организма,

напоминающего эту стадию, есть ряд и других перспективных находок, но недостаточная выраженность деталей и ряд противоречий с имеющимся массивом данных, делает вопрос о конкретных предках насекомых пока открытым [22]. В обзоре В.В. Жерихина [84] дан предполагаемый ход эволюции этой группы. Он указывает, что обнаружение норок в почвах верхнего ордовика (около 450 млн. лет назад) позволяет указать верхний предел появления наземных многоклеточных животных. Окаменевшие каловые массы с гифами грибов в верхнем силуре (около 415 млн. лет назад) и единичные остатки многоножек (около 410 млн. лет назад) позволяют говорить о примерном времени возникновения первых наземных членистоногих. Находка фрагмента первичнобескрылой щетинохвостки в нижнем девоне Канады указывает на верхний предел появления класса насекомых – около 405 млн. лет назад. У бескрылых насекомых мало шансов для захоронения, как и у других наземных беспозвоночных. Многоножки и паукообразные встречены в девонских захоронениях значительно чаще насекомых, вероятно сильно уступавших им по обилию, и, наверное, по разнообразию. Насекомые начинают преобладать лишь с появлением среди них легче попадающих в водоёмы и захороняющихся там - летающих форм, чьи древнейшие остатки имеют возраст около 320 млн. лет (ранний карбон, см. табл. 1). Это было одним из ключевых событий в жизни на суше, так как фактически почти вся история наземных экосистем — это история взаимодействия трёх групп организмов: сосудистых растений, насекомых и наземных позвоночных [84].

Раннекарбоновые насекомые представлены, по меньшей мере, четырьмя полностью вымершими отрядами, а также прямыми предками современных стрекоз – первыми воздушными хищниками. В среднем карбоне (320-295 млн. лет назад) найдены виды из 11-ти отрядов, в том числе более примитивные представители доживших до наших дней таракановых и тараканосверчков. Из верхнего карбона (295-285 млн. лет назад) обнаружены насекомые уже из 14-ти отрядов, в том числе подёнки (существенно отличающиеся от современных групп, имеющих позднемезозойский и кайнозойский возраст). Некоторые находки [86] в ряде черт морфологии демонстрируют проявление признаков, свойственных совершенно другим, неродственным группам современных насекомых, что говорит о длительности и нелинейности процесса формирования привычных нам синдромов признаков известных групп насекомых. Отдельные признаки представителей разных отрядов и даже внутри некоторых отрядов, сочетаются в таких комбинациях, что невозможно сделать единую систему на иерархической основе, что особенно стало ясно по мере накопления новых палеонтологических данных [22, 47, 48, 86].

Остатки крылатых насекомых появляются неожиданно, сразу в большом разнообразии, и в достаточно специализированных формах. Даже самые древние образцы нижнего карбона (320 млн. лет назад) уже имели специализированные крылья и ротовые аппараты, например, колющего типа (в то время, как наиболее примитивными признаются грызущие аппараты). Поэтому для дарвиновской постепенной эволюции с её случайными мутациями и плавными морфологическими изменениями – оказывается недостаточно времени.

Палеонтологам [86] известны три надотряда древнекрылых насекомых, один из которых (Megasectoidea) в палеозое полностью вымер. Именно его представители отличались независимым от современных насекомых, развитием *апоморфных* особенностей строения, в том числе и в конструкции крыла. Их крылья обладали особо укрепленным и сильно суженным передним краем, были снабжены рядами крепких поперечных жилок и не имели следов архедиктия, что, в сочетании с выраженным стебельком в основании крыла, говорит о далеко зашедшей специализации их полёта. Некоторые из них, как *Uralia maculata*, приобрели несвойственную древнекрылым насекомым способность складывать крылья, и к тому же обладали специализированным колющим ротовым аппаратом (рис. 3.3).

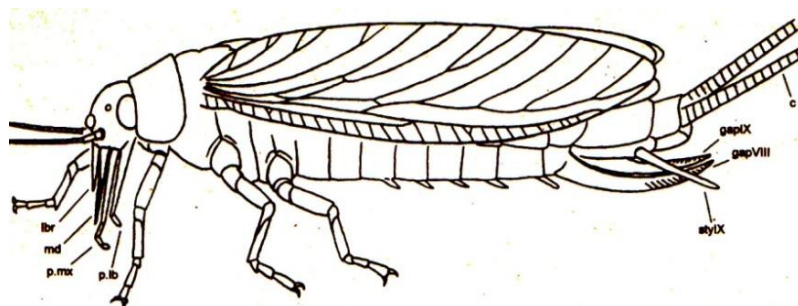


Рис. 3.3. Палеозойское древнекрылое насекомое *Uralia maculata* [23]

Представители надотряда Palaeodictyopteroidea, к которому относят и сохранившийся до наших дней, во многом примитивный, отряд подёнок, также обладали прогрессивными признаками. Например, *Permothemidia caudata*, найденная в пермских породах Урала (рис. 3.4) обладала двумя крыльями без архедиктия, в то время как у современных подёнок он имеется. Сегодня также известны двукрылые формы подёнок (см. рис. 2.13.а), но заведомо не родственные ей. Специфическим признаком, отмечаемым у *P. caudata* является «гребневидное» жилкование и общий контур с выпуклым задним краем.

Современные стрекозы являются остатком третьего надотряда *древнекрылых*, для вымерших представителей которого известны лишь немногие детали строения, в том числе и жилкования крыльев. У некоторых из ныне живущих стрекоз также отмечают формирование механизма складывания крыла [61]. Это указывает на независимость формирования и различия в скоростях эволюции (в сочетании с её разной направленностью) отдельных признаков крыловых аппаратов у ряда групп насекомых.

Формирование ключевых признаков в эволюции отдельных отрядов насекомых возникло не само по себе, а, по-видимому, связано со сложными взаимодействиями и взаимными адаптациями отдельных групп сосуществующих организмов. Считается [37], что первичная функция полёта – спасение от бегущих наземных хищников – многоножек и паукообразных.

В свою очередь, предки современных стрекоз, первыми освоившие виртуозный полёт и рано перешедшие к хищничеству, уничтожили фауну крупных древнекрылых насекомых палеозоя, питавшихся пыльцой и семязачатками. Оставшиеся были вынуждены спасаться в крупноскважинном валежнике палеозойских лесов, либо вырабатывать варианты маневренного полёта [6]. Насекомые, следовавшие этим стратегиям выживания, дали различные группы, известные как новокрылые (их ключевой признак – способность, в отличие от древнекрылых, складывать крылья вдоль тела), что позволило им перейти к скрытному образу жизни. По этому пути развивались предки ряда групп современных насекомых – как с неполным, так и с полным превращением, например, таракановые и жуки.

Таракановые – один из древнейших отрядов современной энтомофауны – в своём строении сформировали адаптации к специфике среды своего обитания, создав особую конструкцию тела, позволяющую изменять геометрию сегментов тела. Отдельные склериты сохранили подвижность друг относительно друга, обеспечивая возможность максимального уплощения тела при заселении щелевидных пространств. При этом, в остальное время эти склериты могут занимать обычное для насекомых положение, благодаря сокращениям специальной мускулатуры (так называемые «мышцы положения»), обеспечивающей сохранение формы тела [66]. Адаптацией к щелевидным пространствам можно объяснить и развитость чувствительных церок на конце брюшка, которые, как и усики в передней части тела, обеспечивают достаточную ориентацию при движении насекомого в противоположном направлении.

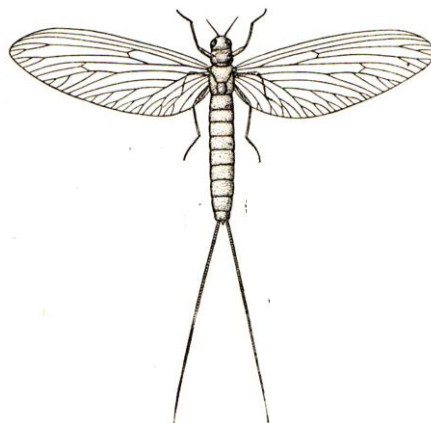


Рис. 3.4. Вымершее насекомое *Permothemia caudata* [86]

Жуки особенно преуспели в адаптациях не только к обитанию в укрытиях, но и в открытых пространствах, благодаря развитию прочных покровов, в особенности твёрдых надкрылий. Благодаря этому они составили конкуренцию доминировавшим там ранее хищным многоножкам и паукообразным. Ближайшие родственники жуков - сетчатокрылые (и близкие к ним верблюдки и вислоскрылки), сохранившие ряд исходных примитивных черт организации, будучи достаточно массовой и разнообразной группой в палеозое и мезозое, в настоящее время уступили место более совершенным группам насекомых.

Основная часть наиболее успешных отрядов новокрылых насекомых развила маневренный полёт, не позволяющий стрекозам, их сколько-нибудь серьёзно беспокоить. Важно, что варианты такого полёта весьма специфичны для представителей каждой из этих групп: двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых, причём кардинальные различия в приёмах полёта имеются даже внутри отрядов, между отдельными группами семейств [54, 56]. Сами же древние стрекозы, виновники указанных изменений, в мезозое стали жертвами новых хозяев воздушной среды – летающих позвоночных (птерозавров), заставивших их существенно уменьшиться в размерах и развить ещё более виртуозный полёт. Все детали взаимных адаптаций организмов описать в рамках одной работы невозможно, а многие из них, к тому же, недостаточно изучены, но сам факт существования эколого-ценотического императива в морфофункциональной эволюции очевиден.

Современные отряды и современные представители древних отрядов насекомых появляются на смену архаическим формам, в самом начале мезозойской эры, в основном после пермо-триасовой катастрофы (250-230 млн. лет назад),

ознаменованной самым крупным известным вымиранием организмов (особенно морских), и первыми попытками полёта у позвоночных животных. С этим событием, причина которого – предмет длительных дискуссий (вызванных различиями в трактовках геологических событий), связывают ряд других важных изменений в свойствах выживших форм. Так, к этому рубежу возникает хромосомный механизм определения пола, делающий соотношение полов в популяции независимым от температуры среды. Появляется особая половая хромосома, причём у млекопитающих она есть лишь у самцов, а у птиц – у самок. Таким образом, эти две группы позвоночных реализовали обе теоретически возможные альтернативные стратегии в формировании этого признака [33]. Аналогичный механизм возник и у насекомых: пол двукрылых и большинства жуков определяется по типу млекопитающих, а у бабочек и ручейников – по типу птиц. Возможно, именно в связи с указанным историческим рубежом появились и другие полезные для выживания свойства организмов, например, теплокровность, или тенденция к формированию живорождения, также характерные для возникших тогда неродственных групп животных. Всё это предполагает параллельность формирования адекватных ситуации признаков у разных организмов в ответ на определённое воздействие среды, вне зависимости от степени родства и механизма реализации.

Общий облик возникшей после этой катастрофы мезозойской фауны насекомых не вполне соответствует современной – как по составу доминирующих групп, так и по спектру их экологических ролей. Так, появились первые опылители растений, но представлены они были не современными опылителями: перепончатокрылыми, двукрылыми или бабочками, а другими группами насекомых, например, представителями родственных жукам сетчатокрылых (рис. 3.5), причём некоторые из них удивительно напоминали бабочек.

Представители отряда прямокрылых к этому времени уже выработали звуковой аппарат для стрекотания, но ещё не создали прыжковой локомоции, характерной для современных форм. Некоторые из них к тому же были снабжены ловчим аппаратом, делающим их сходными с современными богомолами. Активно заселялись континентальные водоёмы – как личинками, так и взрослыми стадиями ручейников, веснянок, подёнок и других не самых массовых сегодня групп насекомых, причём ныне большинство из них тяготеет к богатым кислородом водотокам с быстрым течением (например, в высокогорьях).

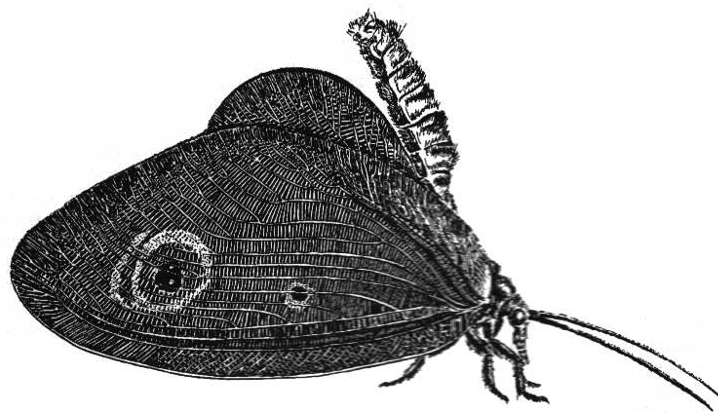


Рис. 3.5. Сетчатокрылое насекомое *Kalligramma haeckeri*, мезозойский аналог бабочек [6]

Сегодня эти *гидробионты* при движении используют в основном листовидные жабры, концевые выросты и т.п., обеспечивающие им аксокимальную или копеальную локомоцию, но есть исключения: личинки разнокрылых стрекоз перемещаются с помощью конечностей, а в экстренных случаях используют реактивный (гидроэжболический) способ движения, выбрасывая струю воды их прямой кишки, где у них находятся органы дыхания. Ряд видов ручейников на стадии личинки - малоподвижные хищники-засадники, использующие для питания ловчую паутину. Большинство взрослых водных жуков и клопов в водной среде движутся обычно гребными задними конечностями. Время формирования этих адаптаций для каждой из упомянутых групп точно не известно, но в раннем мелу фиксируются водные жуки, сходные с плавунцами, и личинки подёнок и стрекоз, локомоция которых сходна с современными представителями этих отрядов [37].

Самые кардинальные изменения в фауне насекомых произошли в середине мелового периода, что связывают с экспансией цветковых растений в наземных сообществах [84]. Именно к этому событию приурочено появление многочисленных эволюционных новшеств. В первую очередь, это разнообразные симбиозы насекомых с растениями. Среди них особенно впечатляют примеры *антофилии*, при которой самцы ряда видов ос и жуков опыляют цветы (в основном, орхидеи), напоминающие формой, цветом и даже запахом собственных самок, «копулируя» с ними [80, 87]. Кроме того, именно после появления цветковых растений возникают общественные насекомые среди отрядов перепончатокрылых и термитов, резко обновляется состав доминантов в фауне насекомых, особенно в континентальных водоёмах, расширяется спектр их экологических ролей, которые осваиваются параллельно несколькими группами насекомых из

разных отрядов. Последние значимые изменения в фауне насекомых произошли в связи с формированием современных ландшафтов, в том числе – травянистых биомов, для которых свойственны кровососы, калоеды и другие специфические группы, ассоциированные с крупными стадами пастбищных травоядных [84]. Все эти изменения происходили также параллельно в нескольких, в основном высших отрядах насекомых: жуках, двукрылых, перепончатокрылых, современные представители которых отличаются наиболее совершенным полётом. Показательно, что самая известная катастрофа прошлого – падение астероида в Мексиканском заливе на большинстве групп насекомых почти не отразилась.

Сегодня нет неоспоримых доказательств переходов между разными формами локомоции, в том числе и полёта, представленными у современных насекомых. Что касается вопроса о преемственности основных признаков морфологии и физиологии крыловых аппаратов, на сегодня отсутствуют общепринятые и бесспорные доказательства переходов между разными их формами, представленными у современных насекомых. Популярная сегодня система жилкования крыла, разработанная в конце 19 века Комстоком и Нидхэмом [88], как и другие, аналогичные ей, не вполне соответствует этой задаче, поскольку её разработка была посвящена необходимости доказательства единого предка крылатых насекомых.

Исходя из сказанного, сложно понять, каковы критерии прогресса в эволюции крыловых аппаратов, если морфологически наиболее совершенные формы возникли в самом начале эволюции крылатых насекомых практически сразу, и предстали в готовом виде ещё в конце палеозоя. Возможно, карбоновые насекомые, если их сравнивать с их нынешними потомками – могут выглядеть примитивными. Но неизвестно, как бы вели себя в полёте среди палеозойских лесов современные виды, поскольку мало, что известно о специфике самой среды, включая влияние на полёт различий в газовом составе атмосферы, в парциальном объёме её отдельных составляющих, атмосферном давлении, влажности, и в других параметрах.

Самые важные эпизоды становления крыловых аппаратов до сих пор неизвестны. Это традиционно связывают с пресловутой неполнотой палеонтологической летописи, неравномерностью сохранения разных систематических, размерных и экологических групп фауны, а также разных частей насекомых. Тем не менее, характер разнообразия известных форм насекомых в отдельные эпохи и темпы их появления больше соответствуют идее закономерных, а не случайных эволюционных изменений, которые спровоцированы, скорее всего, экосистемными перестройками. Они позволяют организмам занимать имеющиеся или вновь возникающие морфофункциональные «клеточки» в пространстве их потенциальных

форм. Смену видов в истории Земли легче понять, как результат исчерпания возможностей адаптаций, не безграничных для любой группы существ.

Важно отметить, что признаки наиболее совершенных, и, соответственно, специализированных форм, выработавших возможности дальнейших адаптаций, не могут быть переданы напрямую в наследство вновь возникающим видам. Последние начинают свой эволюционный путь, как правило, из крайне неспециализированного состояния. Поэтому сходство вымерших форм с ныне живущими организмами носит не генеалогический характер, а отражает возможности формообразования, представленные структурой самой среды. Полученный вывод делает сомнительной саму идею выведения всех вариантов летательных аппаратов насекомых из единой предковой формы. Гораздо правдоподобнее выглядит версия их независимого происхождения и параллельных путей эволюции. Так, одна из популярных сегодня гипотеза происхождения крыла основывается на сходстве его строения и развития с паранотумом – боковым выростом туловищных сегментов, часто выраженным у многих групп членистоногих, а в некоторых случаях даже подвижным [19, 46]. По версии Э.Г. Беккера [45], его образование вызвано необходимостью увеличения поверхности прикрепления мышц, участвующих в движении конечностей, поэтому является биомеханическим следствием перехода от червеобразного ползания к хождению. Как зачаток, паранотум есть у всех членистоногих, и может преобразоваться в крыло при необходимости независимо у разных групп организмов.

Время появления крыла у разных групп летающих животных: насекомых, птиц, рукокрылых и др., совпадает с эпохами повышения парциального давления кислорода в атмосфере вследствие резких скачков в эволюции растений и активизации фотосинтеза, что имело место в карбоне, юре и палеогене [89]. Указанное совпадение связано с энергетической выгодой выработки полёта при высоком содержании кислорода (рис. 3.6). Ещё один пример сопряжённости эволюции формообразования приведён на рис. 3.7 [90], демонстрирующий возможности камуфляжа и поражающий глубиной сходства в жилковании крыла насекомого и листа растения.

Внутри класса насекомых, по-видимому, попытки освоения воздушной среды возникали неоднократно. Ряд анатомических и биомеханических особенностей крыльев и варианты создания аэродинамических вихрей [23, 25, 54, 56, 91], в сочетании с различиями в их формировании в онтогенезе [26], делают идею единства происхождения полёта и крыльев также недостаточно очевидной. Краткость периодов появления крылатых организмов в сочетании с его массовостью

и разнообразием вариантов позволяет предположить не генеалогический механизм переноса значимой генетической информации, вроде вирусной *трансдукции* [92, 93].

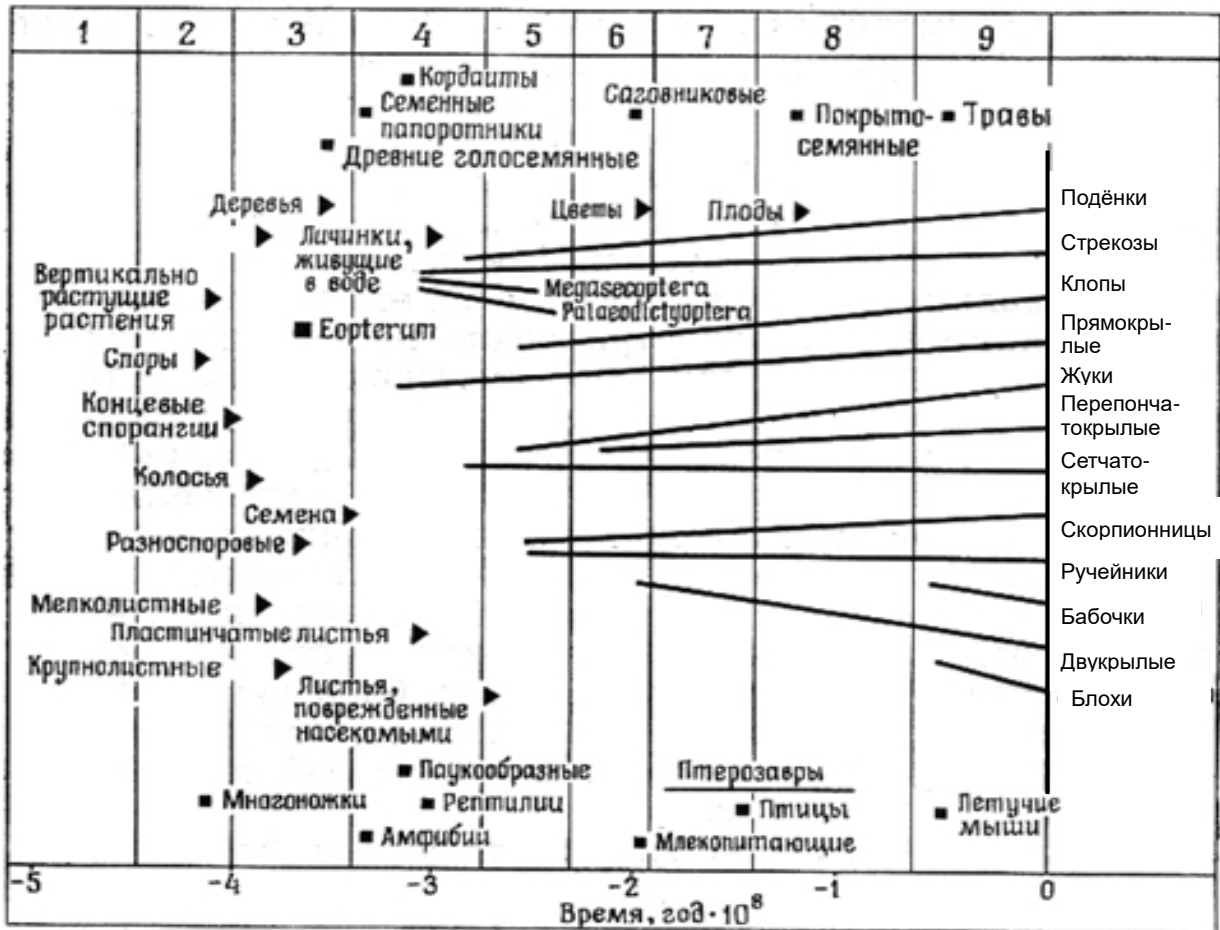


Рис. 3.6. Соответствие времени появления летающих животных и событий в эволюции растений [89]. Цифрами обозначены периоды геохронологии: 1 – ордовик, 2 – силур, 3 – девон, 4 – карбон, 5 – пермь, 6 – триас, 7 – юра, 8 – мел, 9 – третичный период

Иначе трудно объяснить постепенным и независимым отбором сходство крыловидных структур, вплоть до деталей, у множества неродственных организмов. Появление сходных целесообразных форм у различных организмов может быть связано с генетическим поиском [38] подходящих механизмов для достижения необходимого результата в сочетании с морфофизиологической предрасположенностью, а также энергетической и экологической возможностями. Крыловой аппарат, как инструмент освоения воздушной среды, мог наиболее эффективно участвовать в эволюционных преобразованиях в эпохи повышения концентрации кислорода в атмосфере благодаря снижению энергоёмкости полёта.

Такие события, связанные с фотосинтетической ролью растений, подстёгиваемой ростом вулканической активности, не раз имели место в истории Земли и могли приводить к новым и неоднократным эпизодам крылообразования, как экологически выгодной стратегии, у самых разных способных к этому организмов.

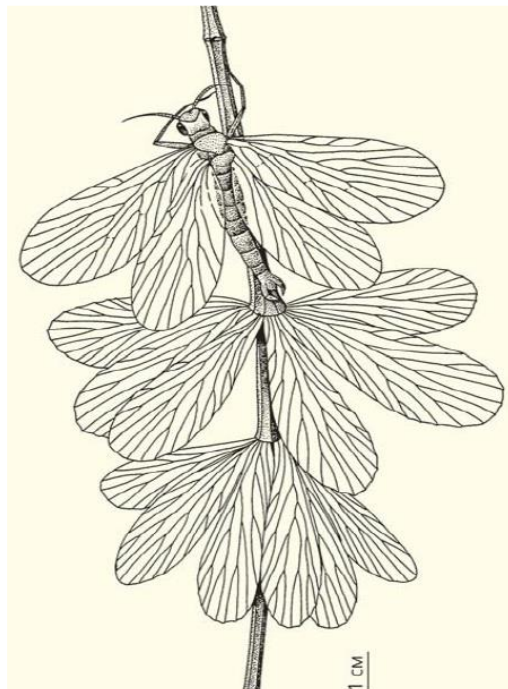


Рис. 3.7. Скорпионница петромантис на клинолистнике, маскируется под листовую мутовку, чтобы стать незаметной для хищных стрекоз [90]

В итоге эволюционных преобразований у насекомых возникли варианты крыловых аппаратов, не вполне соответствующие делению на общепринятые систематические группы. Примитивное сетчатое крыло с развитым архедиктием сохранилось у ряда неродственных отрядов как древнекрылых (стрекозы и подёнки), так и новокрылых (сетчатокрылые, прямокрылые, веснянки и др.). С уменьшением числа ячеек сетчатое крыло становится перепончатым также независимо у перепончатокрылых, жуков, двукрылых и т.д. Упрочение переднего крыла с потерей им лётных качеств ради покровных функций, происходит независимо у жуков, прямокрылых, отчасти клопов и уховёрток (примеры приведены в разделе 4.4).

3.3. Варианты полёта у других летающих организмов

В толще воздушной среды могут перемещаться немногие, причём семена растений, покоящиеся стадии других существ и паукообразные пассивно используют воздушные потоки. Некоторые позвоночные: летучие рыбы, парящие амфибии, рептилии, млекопитающие способны частично управлять полётом. Наиболее известны как летуны, наряду с насекомыми, активно летающие птицы, рукокрылые и вымершие птерозавры.

Воздушный океан, как и вода - подвижная среда. Активное движение в них (в особенности – в воздухе), ввиду невозможности опоры, реализуется путём создания аэродинамических вихрей. Заселение воздушной среды исторически произошло значительно позднее, чем водной. Это связано с разницей плотности и, соответственно, невозможностью создания необходимой плавучести. Аэробиион-тами достигается парение, столь распространённое в воде, ценой резкого уменьшения размеров тела, что сводит на нет все возможности прогрессивной морфологической эволюции. В силу физических свойств воздушной среды, в ней невозможно питание путём фильтрации, поэтому, аэропланктон может существовать лишь в покоящемся состоянии [75] и расселяется пассивно.

Для активного создания подъёмной силы нужны энергетические ресурсы, обеспечиваемые лишь высокоорганизованными существами. Но в освоении обеих сред наблюдаются сходные этапы. Первые варианты пребывания в обеих средах связаны с пассивным парением, дальнейшие шаги предполагают парашютирование и планирующий полёт. И только затем развиваются варианты активного полёта (с возможностью повторного перехода к планированию). Отдельные группы известных организмов находятся на разных ступенях этого пути.

Пассивное парение освоено покоящимися стадиями ряда животных (простейшие, коловратки, тихоходки и др.), незрелыми стадиями ряда видов пауков, многими группами насекомых субмиллиметрового размерного ранга. Планирующий полёт известен для семян некоторых растений, имеющих особые, обусловленные аэродинамикой полёта, выросты, удивительным образом напоминающие крылья насекомых и называемых крылатками (рис. 3.8). При внимательном рассмотрении самих крылаток непосредственно (а не их рисунков), особенно крылаток клёна, возникает полная иллюзия с крылом насекомого: нередко обнаруживаются не только продольные стволы ветвящихся жилок, но и поперечные перемычки. Заметен даже гофр с поднятием одних и опусканием других жилок, хотя он не имеет привязки к определённым жилкам, как у насекомых. Можно

даже подобрать для этих жилок названия из перечня их общепринятой номенклатуры и отнести к определённому отряду насекомых, но личный опыт их изучения указывает на высокую вариабельность рисунка жилок крылаток, взятых даже с одного дерева. Сам факт такого сходства говорит о существовании универсальных законов, определяющих возможность изоморфизма широкого круга объектов живой и даже неживой природы [94].

Причины такого сходства, по-видимому, функционально обусловлены, и связаны с наиболее «экономным» использованием средств для решения сходной задачи. Напрашивается параллель в сравнении крыльев насекомых между собой, как возникших независимо на близкой материальной основе для решения аналогичной задачи. Примером внешнего сходства структур, считающихся негомологичными, служит известная ошибка в указании древнейшего крыла насекомого *Eopterum devonicum* [86], оказавшегося, как выяснилось впоследствии [23, с. 216], конечностью хвостовой части ракообразного.

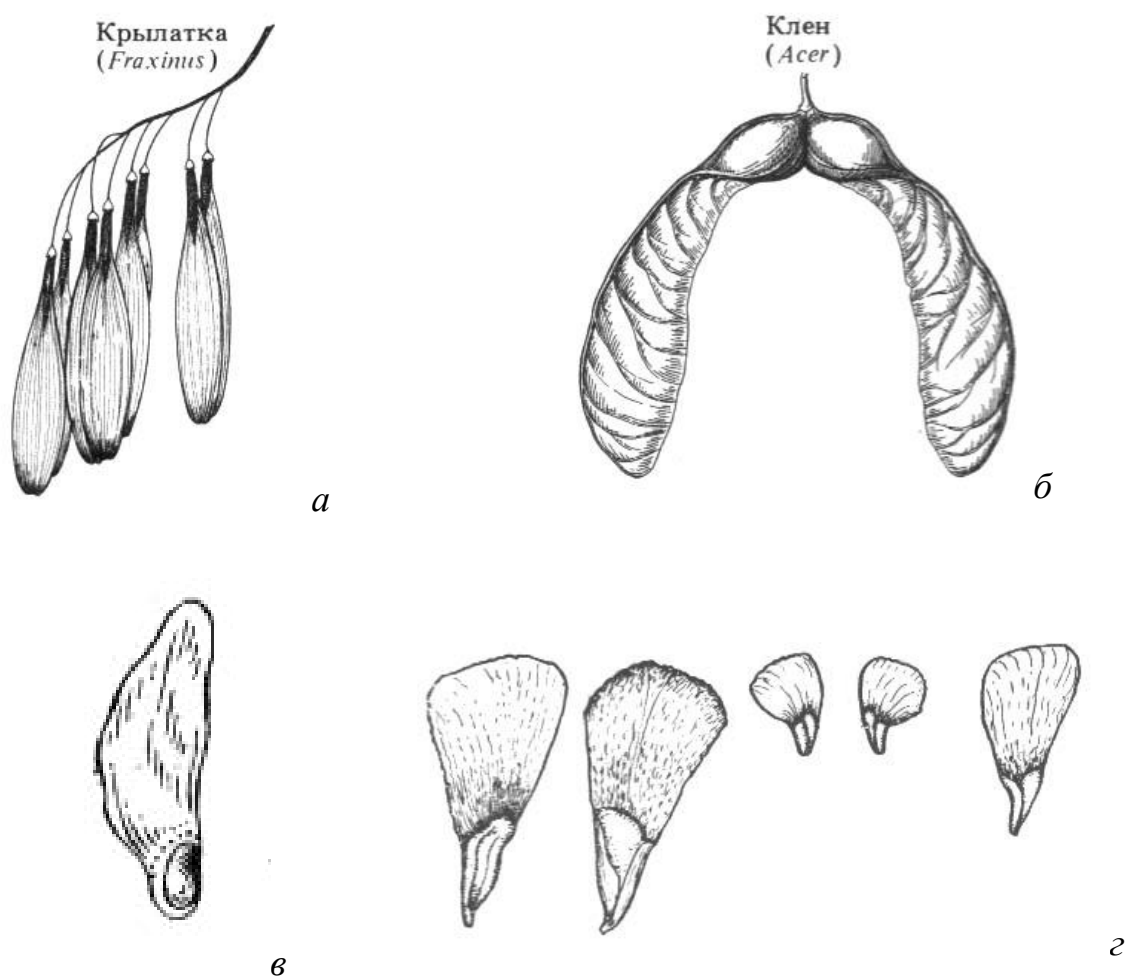


Рис. 3.8. Семена-крылатки различных растений [95, 96, 97]:

а – ясень, б – клён, в, г – сосны

Объекты, отличающиеся размерами от насекомых и крылатых семян растений в ту и другую стороны, приобретают черты совершенно иного характера, что, по-видимому, связано с их аэродинамическими характеристиками. И здесь черты изоморфизма хорошо заметны. У насекомых субмиллиметровых диапазонов – трипсов, жуков-всерокрылок, наездников и др. (рис. 3.9) формируется крыло, напоминающее перистую структуру, необходимую для парения и свойственную как аэропланктону, так и водному планктону. С другой стороны, у крупных жуков надкрылья приобретают аэродинамические свойства, характерные для летающих позвоночных.

Среди последних - значительная часть – от земноводных и рептилий – до ряда групп млекопитающих - находится на этапе освоения планирующего полёта (рис. 3.10). Особый интерес представляют активно летающие формы – птицы, летучие мыши, вымершие птерозавры. Каждая из этих групп обладает своей спецификой [98, 99, 100, 101], но наиболее необычными были последние.

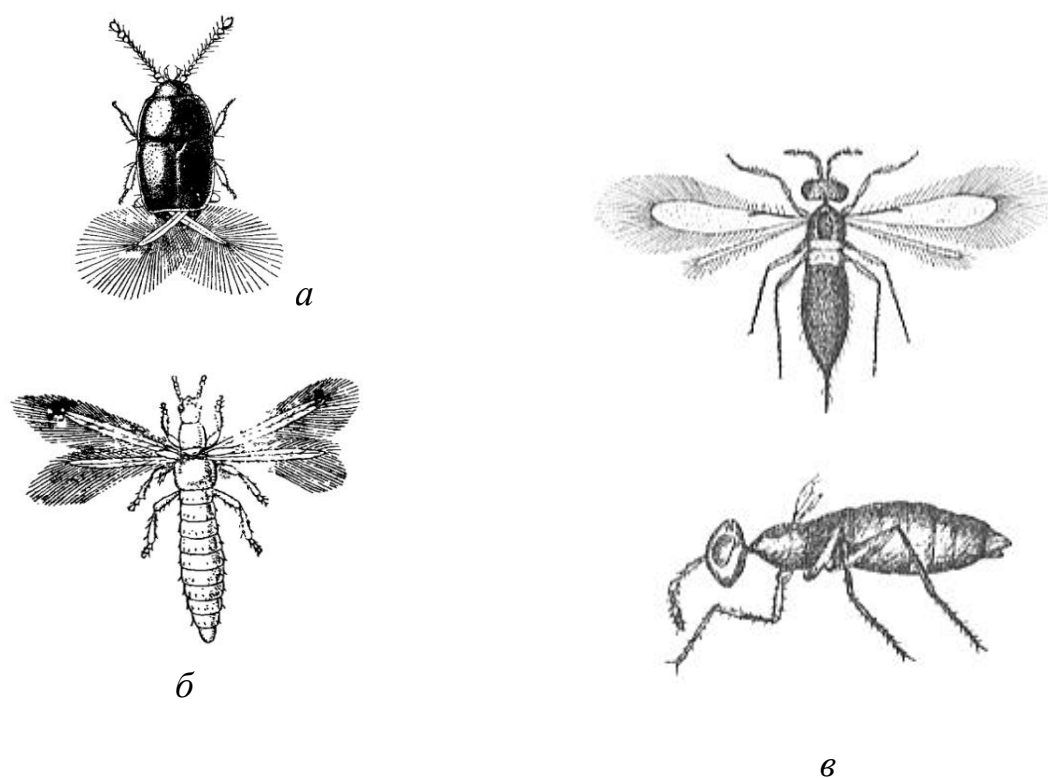


Рис. 3.9. Параллельное приспособление к пассивному парению в подвижной среде у различных групп насекомых (по разным источникам):
 а – перокрылка (жук); б – трипс; в – наездник *Prestwichia aquatica* (паразитическое перепончатокрылое)

Птерозавры – надотряд вымерших пресмыкающихся подкласса архозавров, которую считают «тупиковой ветвью», не связанной ни с современными птицами, ни с летучими мышами. Он включает более примитивный отряд рамфоринхов с выраженным длинным хвостом, выполнявшим в полёте роль балансира, и более продвинутых птеродактилей, лишённых такого хвоста. Птерозавры существовали на Земле около 135 млн. лет и вымерли с остальными динозаврами – около 65 млн. лет назад. Благодаря перепончатым кожистым и покрытым шерстью крыльям, натянутым между боками туловища и конечностями (главным образом, между их сильно удлинёнными четвёртыми пальцами), они сходны с летучими мышами, а их длинные клювы напоминают птичьи. Название широко известного рода птерозавров – «птеродактиль» в переводе означает «крылопалец» (название, данное им известным палеонтологом Жоржем Кювье).

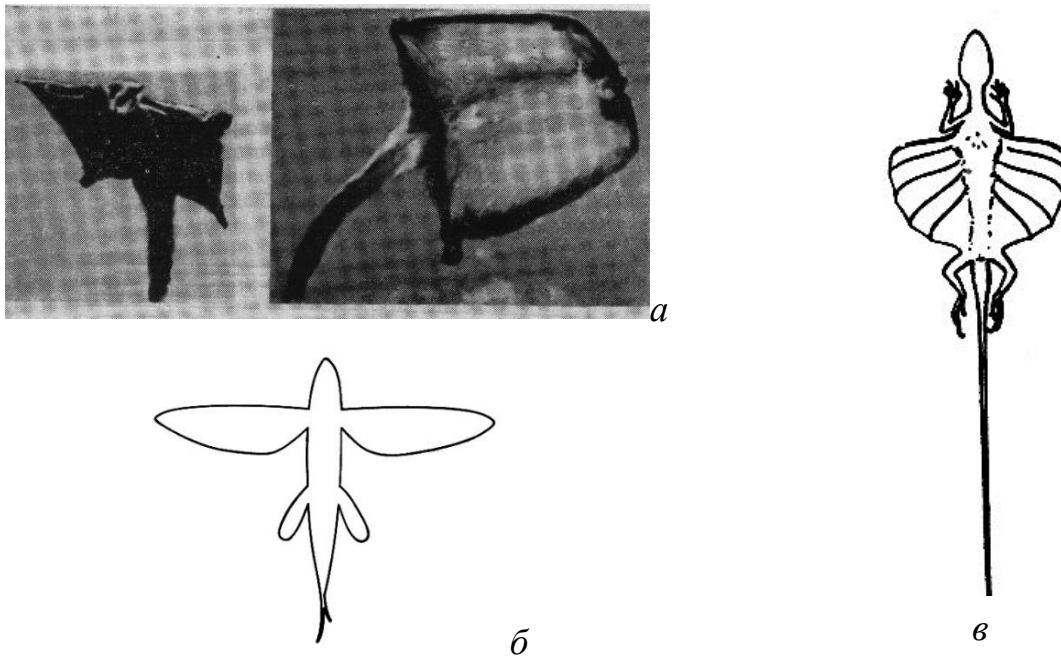


Рис. 3.10. Планирующие позвоночные: *а* - сумчатые млекопитающие - сахарная белка и большой планирующий опоссум; *б* - летающая рыба подсемейства Сурсилырини; *в* - ящерица *Draco maculatus* [89]

Считалось, что полёт птерозавров сходен с птичьим, но сегодня есть серьёзные основания для сомнений. Детали их строения долго не позволяли понять, как вообще им удавалось отрываться от поверхности и совершать мягкие посадки. При столь крупных крыльях птеранодона удивляет недостаточный по размеру киль для крепления летательных мышц, без чего невозможна эффективная

амплитуда движений крыла. Аномально крупная шея и ещё более несуразная голова (рис. 3.11) делали бы полёт по птичьему типу крайне нестабильным. Энергетически активный полёт птерозавров обеспечивался их теплокровностью, что подтверждается находками волосоподобных пикнофибр на поверхности их крыльев [102].

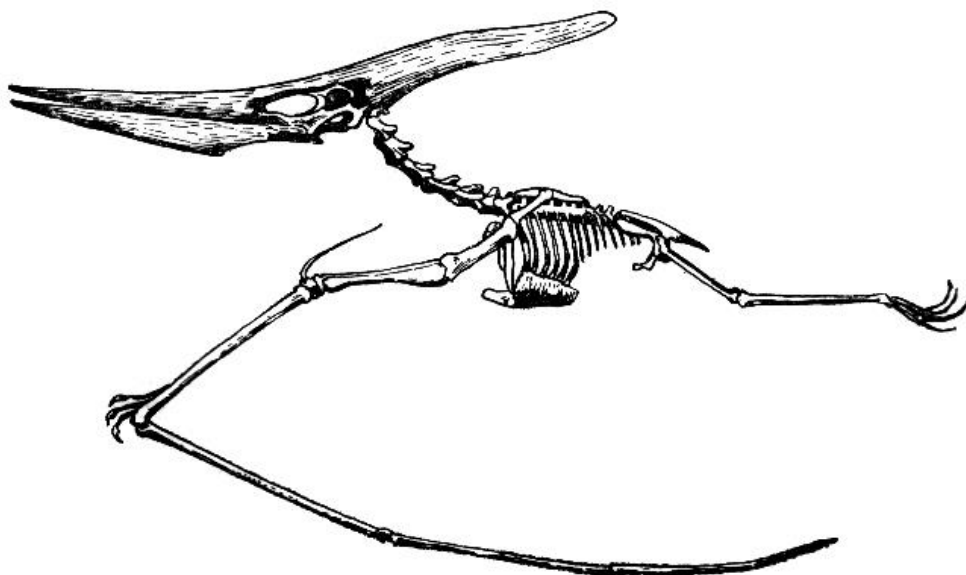


Рис. 3.11. Скелет птеранодона [Eaton 1910]

Придуманы разные объяснения техники полёта птерозавров. Возможно, они создавали дополнительную подъёмную силу сильным хлопком крыльев, благодаря чему и взлёт и мягкая посадка не представляли особой проблемы. Гигантские размеры птерозавров (размах крыльев - до 12 м) не сказывались на маневренности полета, а исключительно лёгкий скелет и отсутствие ороговения покровов обеспечивали сравнительно небольшую «взлётную массу». Возможно также, что для увеличения вертикальной тяги птерозавры использовали «переднее крыло», мембрана которого располагалась между так называемым локтевым отростком и шеей. На многих окаменелостях эта кость направлена к плечу [103, 104].

Моделирование их крыла с подвижным локтевым отростком показало, что оно обладает исключительными аэродинамическими свойствами: подъёмная сила благодаря «переднему крылу» возрастает на 30 %. Из-за резкого изгиба этого «переднего крыла» взлёт с места возможен по достижении большого угла атаки. Даже гигантские птерозавры, возможно, были способны отрываться от земли, лишь расправив крылья при лёгком ветерке, а улучшенная подъёмная сила давала им возможность снизить скорость падения на 15 % и совершить мягкую посадку. Окаменелости мягких тканей птерозавров из Китая подтверждают

наличие обширных предкрылок. Соединение в моделировании всех известных деталей анатомии птерозавров с новейшими компьютерными моделями обтекания крыла позволило предположить, что они были способны к длительному машущему полёту с активным набором высоты и максимальной скоростью 15 метров в секунду. Эти выводы расходятся с распространённым мнением, что летающие ящеры могли лишь планировать.

Птерозавры могли в значительной степени менять форму крыльев во время полёта, отклоняя четвёртый палец, к которому у этих животных крепился конец крыла-перепонки. Они могли сильно изменять кривизну поверхности крыла, благодаря длинным мышечным волокнам и сухожилиям, составлявшим «каркас» несущей поверхности. Крыло птерозавра было чувствительным органом, позволявшим ощущать аэродинамические эффекты благодаря волосяному покрову (конвергентное сходство с микроструктурой крыла насекомого), способному улавливать малейшие изменения давления воздуха. Возможно, птерозавры парили низко над поверхностью водоёмов, используя потоки восходящего потока воздуха и «экранный эффект», связанный с отражением воздушных волн, порождаемых крылом, от поверхности воды. Этим не исчерпываются способы объяснения полёта птерозавров, но в любом случае – это самостоятельный способ освоения полёта, не сводимый к птичьему. Реконструкции птерозавров по сходству с пеликанами (как это показано в фильмах Стивена Спилберга), видимо, недостоверны и основаны лишь на инерции мышления.

Есть предположение, что крыло работало на эффекте резонанса, достигавшегося ритмичным движением головы и шеи вверх и вниз, при этом крылья совершали маховые движения благодаря попеременным растяжениям спинных и грудных сухожилий, что позволяло обойтись без крупных летательных мышц и киля, как у птиц. Регуляция центра тяжести могла достигаться перекачиванием крови из туловища в голову и обратно, а взлёт мог осуществляться прыжком всеми четырьмя конечностями.

Можно предложить ещё один вариант полёта птерозавров, связанный с возможным назначением столь мощных шейных позвонков птеранодона и его гипертрофированной головы с гребневидным выростом в задней части черепа (см. рис. 3.11). Вероятно, гиперразвитая шея была заменой недостаточно выраженного киля, и была предназначена для крепления крыловых летательных мышц. В этом случае в полёте голова и шея должны были быть опущены вниз, что оказывалось удобным положением для захвата в полёте пищевых объектов с приповерхностных горизонтов водоёмов. Более того, клюв, ориентированный при таком положении головы назад, предполагал расположение затылочного

гребня – торчащим вперёд, что могло иметь функцию турнирного оружия, особенно для самцов. Такая организация полёта может быть дополнена механизмом взлёта с горизонтальной поверхности с использованием той же мускулистой шеи, которую достаточно было, сидя на субстрате брюхом, подсунуть вместе с головой под него, и затем при вертикально поднятых крыльях резко выпрямить шею. При этом всё тело резким прыжком оказывается в воздухе, и первое рабочее движение крыльев вниз окончательно отрывает животное от поверхности. Таким образом, особенности скелета птерозавров позволяют предполагать самые невероятные варианты полёта, не имеющие аналогов в современной авиа-фауне [105, 106].

Среди рептилий мезозоя известны и другие попытки освоить полёт, хотя большинство из них не продвинулось дальше планирующего варианта, или парения (рис. 3.12). Но примеры конструктивных решений лишней раз удивляют своей оригинальностью. У низших диапсид триаса [77] встречаются формы (икарозавр), развившие полёт на основании перепонки, располагающейся между рёберными выростами, между спинными отростками позвонков, как у лонгисквамы, или между задними конечностями и телом, как у шаровиптерикса. Последний случай может быть расценён как попытка сделать «заднемоторный» вариант крылового аппарата на базе позвоночного животного. Среди тупиковых ветвей рептилий в попытках создания птиц есть и «бимоторные» варианты с летательными поверхностями, образованными как передними, так и задними конечностями [107].

Перечень летающих организмов был бы неполным без упоминания разнообразных форм, обеспечивающих такую локомоцию в водной среде. К ним могут быть причислены морские черепахи, а также пингвины и другие птицы, способные к нырянию и продолжающие совершать крыльями привычные летательные движения. К этой же категории могут быть отнесены вымершие гигантские морские ящеры мезозоя - леоплевродоны и современные планктоноядные манты, отдалённые родственники акул, и даже ряд беспозвоночных: крылоногие моллюски, некоторые коловратки и отдельные виды насекомых, например, наездник, паразитирующий в водных насекомых, и продолжающий привычно совершать летательные движения крыльев под водой – *Prestwichia aquatica* (см. рис. 3.9 в).

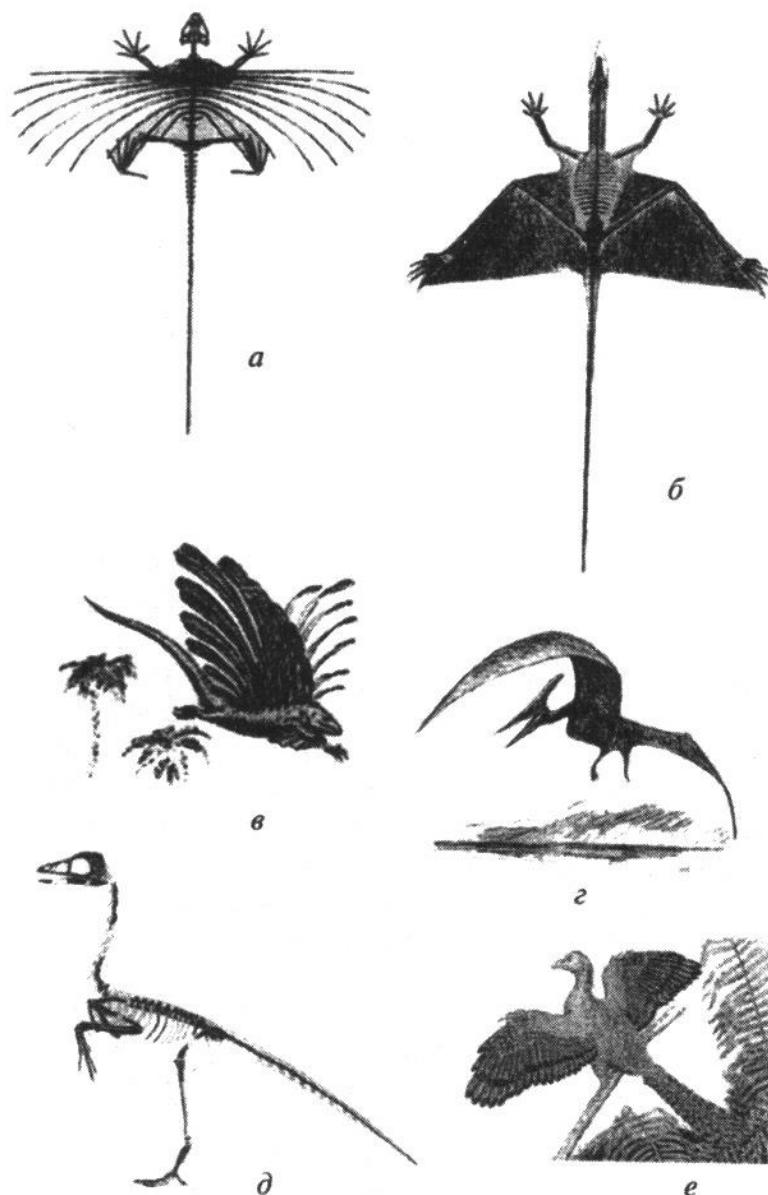


Рис. 3.12. Завоевание воздуха рептилиями [6]
a, б, в – планеры из низкоорганизованных групп;
г – птерозавры; *д, е* – предки птиц

Таким образом, полёт как способ локомоции чрезвычайно широко распространён среди самых разных живых существ. Во всех перечисленных примерах он возникает независимо среди неродственных групп организмов и приводит к формированию сходных морфофункциональных адаптаций. Всё сказанное заставляет внимательнее отнестись к вопросу об известных закономерностях эволюции организмов.

4. Общие положения о закономерностях эволюции

Сегодняшнее положение в эволюционной биологии нельзя назвать удовлетворительным. Существующая в сознании большинства читателей синтетическая теория эволюции (СТЭ), известная со школьной скамьи, и являющаяся результатом синтеза классического дарвинизма и генетики, основана, главным образом, на закономерностях, наблюдаемых в популяциях высших организмов, и совершенно не учитывает экосистемный уровень организации, задающий направления и темпы изменений, входящих в них биосистем. Но главный недостаток СТЭ – апелляция к чрезвычайно разнообразным и порой трудноразличимым вариантам естественного отбора, который «творит» новые формы, а также к случайным мутациям, природа которых непредсказуема [68, 93, 108, 109, 110, 111]. Отсюда принципиальная невозможность прогнозов и отсутствие представлений о причинах прогрессивных морфологических новообразований, поскольку для успеха в борьбе за существование морфофизиологический прогресс, согласно СТЭ, необязателен, а если он и имеет место - он случаен [112].

Наряду с концепцией Чарльза Дарвина и его последователей, существует ряд альтернативных, но не столь широко популяризированных, и порой незаслуженно забытых подходов, в которых фактор прогресса имеет гораздо большее значение [68, 93, 110, 111]. Каждая из эволюционных идей, как правило, объясняет лишь часть изучаемых явлений [113], основываясь на, часто одних и тех же, но трактуемых по-разному, конкретных фактах. Известные сегодня свидетельства эволюции, к примеру, крыловых аппаратов насекомых, представляют собой разрозненные в пространстве и времени и к тому же различные по сохранности и реконструируемости остатки, которые можно представить, как перепутанные кадры фильма, сценарий которого необходимо восстановить. В зависимости от вкусов и характера подготовленности исследователя, порядок кадров может быть представлен как единый сюжет, как сочетание отдельных новелл, либо как несколько независимых сценариев. Знакомство с соответствующей литературой [18, 23, 25, 45] убеждает в отсутствии единства в понимании трактовки эволюции полёта и обеспечивающих его структур, что, в свою очередь, указывает на необходимость дальнейших исследований в этом направлении и поисков наиболее универсальной и непротиворечивой версии того, как всё было «на самом деле».

Эволюция – один из наиболее сложных и запутанных аспектов биологического знания. Существующие сегодня разногласия в понимании содержания законов, направлений, движущих сил, элементарных актов и других атрибутов эво-

люции живых систем имеют исторические корни и кроются в различии мировоззренческих установок и познавательных моделей у авторов, исповедующих отдельные подходы в описании эволюции живого. По сути – это проблема не биологии, а социальной психологии. Мы не будем углубляться в анализ гносеологических подходов, существующих в современной эволюционной биологии, поскольку это может увести далеко в сторону от рассмотрения обозначенных в названии данной работы проблем. Ограничимся лишь самыми общими положениями.

Под эволюцией в биологии, обычно, понимают процесс необратимого исторического изменения живых систем: появление в них свойств, ранее отсутствовавших, изменение и, как правило, рост их разнообразия, повышение общего уровня организации, усложнение связей между ними и т.п. Сам факт эволюции живых систем, в том числе и их частей, например, летательных аппаратов, не требует специальных доказательств. Весь массив данных, представленный палеонтологией, сравнительными аспектами эмбриологии, анатомии, физиологии и других отраслей биологии однозначно указывает на то, что в прошлом мир живого был иным, и в нынешних организмах определённым образом выражены отдельные состояния их признаков, позволяющие выделить относительно примитивные и более продвинутые варианты. Известное разнообразие существующих и вымерших форм рассматриваемых объектов, для понимания закономерностей его становления, требует какой-либо системы ориентиров. Это разнообразие может быть упорядочено, чаще всего – от простых форм - к сложным. Во всех случаях, говоря об эволюции живых систем, мы мысленно выстраиваем последовательность, некоторый сценарий, или «фильм», в котором место отдельных «кадров» занимают конкретные формы организмов. В идеальном случае эти «кадры» представляют собой формы, известные по палеонтологической летописи или существующие в современном биоразнообразии. Но чаще – это некоторые гипотетические «переходные звенья», являющиеся комбинациями отдельных характеристик известных образцов, или имеющие промежуточные значения отдельных признаков. В ряде случаев [101] такие переходные звенья полностью отсутствуют, что даёт основания для самых широких толкований вплоть до признания божественного происхождения как отдельных форм, так и жизни в целом. При составлении такой последовательности эволюционирующих форм важно иметь в виду ряд обстоятельств.

Во-первых, как правило, нет полной уверенности в единственности построенного сценария. Мы невольно исходим из привычной логики, забывая о том, что законы Природы могут ей не соответствовать. Во-вторых, если даже общая последовательность «кадров» угадана правильно, необходимо убедиться в

истинности выбранного направления изменений. Наконец, важно указать внешние факторы, способствовавшие развитию событий в предполагаемом направлении. Последнее обстоятельство связано с тем, что все известные науке объекты входят в системы более высокого структурного ранга и их развитие в той или иной степени детерминировано закономерностями вмещающей системы. Для живых объектов такая связь становится всё более очевидной. Поэтому логично рассматривать особенности структуры и функционирования живых систем как отражение эволюции самой вмещающей среды.

В целом, можно допустить следующую схему эволюции живых объектов. Структура организма или иной биосистемы задаёт лишь определённый спектр возможных путей её дальнейшего развития. Иными словами, достигнутый уровень морфофизиологической сложности уменьшает варианты дальнейших изменений и всё больше канализует эволюционный процесс, доводя его в крайних вариантах, у специализированных форм - до линейной детерминированности (с последующим неизбежным вымиранием при изменении свойств вмещающей среды). Сходные биосистемы, соответственно, склонны и изменяться сходным образом, особенно в сходных условиях. Однако именно конкретный сценарий развития событий определяет тот путь, по которому данная биосистема движется, особенно в начальной стадии эволюционной траектории. Таким образом, можно допустить существование некоего многомерного пространства возможных состояний и форм организмов, особенности которого определяются разнообразными свойствами самой вмещающей среды. Заполнение этого пространства может происходить самыми разными путями, причём неоднократно, и всеми формами организмов, способными к этому. Если в данную условную «клетку» такого многомерного пространства попадают разные по происхождению организмы, они приобретают существенные черты сходства. Эти случаи, обычно, представляют собой известные примеры конвергентного сходства. Каждый такой переход представляет собой определённый эволюционный этап, который становится возможным при сочетании потенциальной способности организма к нему и подходящих для изменений внешних условий. Наличие эволюционных этапов определяет дискретность признаков, возникающих в ходе эволюции, а последовательность этапов – соответственно – их иерархию по времени формирования, и преимущественно – скачкообразный характер эволюционного перехода. Вопрос состоит лишь в правилах этих переходов и различиях в их доступности для отдельных типов живых систем.

Таким образом, следует выделять генеалогические аспекты эволюции, которые связаны со специфическими особенностями конкретных событий, сопровождавших эволюции, и поэтому уникальны в каждой группе родственных организмов. Попадание в ту же «клетку» многомерного пространства возможных форм - другой группы организмов, но в другое время и в условиях несколько иной среды также приведёт к появлению у них сходных признаков, но, несмотря на близкий результат, не отразится на генеалогии. Ведь в силу случайного и комбинативного характера выраженности отдельных черт, такие организмы не могут рассматриваться в качестве родственных – организмов, прежде вселившимся в эту «клетку». Отсюда – множество проблем в установлении непротиворечивого древа родственных форм, поскольку со сменой иерархии используемых признаков меняется и система родства. Следовательно, порочен сам принцип описания разнообразия форм жизни, основанный на иерархическом соподчинении отдельных групп организмов, на основании произвольно выбранных признаков, особенно, если единственным критерием родства является сходство. Гораздо более удобным представляется способ, основанный на аналогии с известной системой элементов Д.И. Менделеева. В ней сходными оказываются свойства изотопов, находящихся в одной клетке, но попавших в неё разными путями: в результате синтезов или распадов других элементов.

Если эволюция представлена лишь различными вариантами филогенетических траекторий заполнения отдельными группами организмов потенциального пространства признаков, со своими уникальными сценариями и, соответственно, специфическими сочетаниями признаков, то изменения пространства потенциальных форм может не происходить. Но возможен и другой аспект эволюции - изменения самой геометрии упомянутого выше многомерного пространства: трансформация тех самых «клеточек», или появление новых их вариантов с заранее неизвестными свойствами. Думается, что реальная эволюция Жизни на Земле представляет собой сочетание обоих указанных аспектов. Задача науки – раскрыть истинную природу эволюционных событий в доступных нашему изучению природных феноменах.

Движущей силой эволюции, по-видимому, является стремление живой системы к наиболее энергетически выгодному в данных условиях состоянию, что выражается в феномене адаптации. Постоянно и непрогнозируемо меняющиеся внешние условия фактически делают этот процесс перманентным. Эволюция, как любой природный процесс, происходит за счёт какого-либо градиента среды, по исчерпанию которого, процесс изменения биосистемы в данном направлении

приостанавливается, но появление градиента другого характера может спровоцировать её новые изменения в иных направлениях. Ключевым в эволюционных изменениях живой системы становится уровень её исходной сложности. С её ростом возрастает число разнообразных градиентов среды, которые могут быть использованы в качестве потенциала дальнейшего развития. Сама же сложность структуры живых систем является отражением прежних этапов эволюции и поэтому является своеобразным «окном в прошлое» (информационный аспект эволюции) состояний среды, вызвавших появление данной структуры. С другой стороны, в структурах живых систем некоторым образом заключена и энергия внешней среды (энергетический аспект эволюции), вызвавшая в своё время (в ходе адаптации к ней) формирование данных структур.

Доминирующая сегодня, и основанная на механистическом понимании Дарвиновской идеи естественного отбора, как главного или даже единственного фактора эволюции, догма единого предка предполагает искать во всех проявлениях феноменов, эволюция которых рассматривается, лишь генеалогическую преемственность и дивергентный характер появления известного разнообразия. Попытки аксиоматизировать такой подход, например, введением системы презумпций [37], не дают ничего нового для решения проблемы, поскольку их введение изначально носит субъективный характер.

4.1. Эволюционные механизмы крылообразования

Возвращаясь к основной теме нашего изложения, подчеркнём, что в периоды повышения концентрации кислорода в атмосфере переход к полёту становился наиболее энергетически выгодным. С другой стороны, краткость периодов появления крылатых организмов даёт основание предполагать не генеалогический механизм переноса значимой генетической информации, наподобие вирусной трансдукции [92]. Иначе трудно объяснить постепенным и независимым отбором сходство крыловидных структур, вплоть до деталей, у множества неродственных организмов. Появление сходных целесообразных структур у различных организмов, как указывалось ранее, может быть связано с генетическим поиском [38] подходящих механизмов для достижения необходимого результата в сочетании с морфофизиологической предрасположенностью, а также энергетической и экологической возможностями.

Итак, воздушные вихри – это средовой фактор, задающий процесс формирования крыла как органа полёта независимо от используемого материала.

По своей природе вихрь - структурно-оформленное стационарное состояние воздушной среды, позволяющее удерживать значительную величину энергии, связанной в данной структуре. Вихрь лежит и в основе прогресса – закономерной иерархической последовательности способов связывания энергии. Движение в сплошной подвижной среде, каковой является и гидросфера, и атмосфера, всегда возможно лишь благодаря вихреобразованию. Отсюда – неслучайность внешнего сходства некоторых гидро- и аэропланктонных форм, а среди последних – сходство крыловых аппаратов летающих насекомых, что не обязательно должно предполагать их генеалогическое родство.

Крыловой аппарат, как инструмент освоения воздушной среды, мог наиболее эффективно участвовать в эволюционных преобразованиях в эпохи повышения концентрации кислорода в атмосфере благодаря снижению энергоёмкости полёта. Такие события (см. рис. 3.6), связанные с фотосинтетической ролью растений, подстёгиваемой ростом вулканической активности, не раз имели место в истории Земли и могли приводить к новым и неоднократным эпизодам крылообразования, как экологически выгодной стратегии, у самых разных организмов, способных к этому.

Судя по ископаемым остаткам, ряд признаков совершенства летательного аппарата: двукрылость, способность складывания крыльев, характер гофра крыла и т.п., возникает у крылатых насекомых практически сразу, а свидетельства становления этих признаков в ряду поколений -фактически отсутствуют. Признаки, приобретённые ранее специализированными для разных вариантов полёта более древними и специализированными насекомыми, не могли быть унаследованы новыми группами летающих насекомых, и, по-видимому, приобретались ими самостоятельно. Такой вывод следует из известных в естественной истории фактов серьёзных смен фаун. Они сопровождались массовыми вымираниями одних организмов (как правило, узкоспециализированных), и появлением более примитивных форм, часто не вытесняющих, а замещающих своих предшественников. Следовательно, перенос прогрессивных признаков, если он имел место, мог быть реализован не генеалогическим, а каким-либо иным путём, например, вирусами, с потребляемой пищей, изменением поведения в ходе научения, и т.п. (в науке накапливаются отдельные свидетельства таких возможностей). Всё сказанное придаёт проблеме изучения эволюции крылового аппарата дополнительную сложность.

По-видимому, возможность параллельного формирования адекватных ситуации признаков у разных организмов в ответ на определённое воздействие

среды является универсальной тенденцией независимо от конкретных механизмов реализации. Можно предполагать, что в структурах организмов запечатлена специфика породившей их среды. Применительно к вопросу об эволюции крыловых аппаратов такой спецификой является природа аэродинамических вихрей, отразившаяся в особенностях пропорций, жилкования, макро- и микроструктуры рельефа крыла. На этом основании можно было бы визуализировать всю аэродинамику полёта по одной лишь форме крыла, однако недостаточная изученность этого вопроса относительно большей части летающих животных делает такую чрезвычайно актуальную задачу пока невыполнимой.

4.2. Рефрены крылообразования и вариантов конечности

Анализ случаев формирования новых признаков морфологического, физиологического или биохимического характера у самых разных организмов [38, 83, 114, 115] указывает на исходную множественность вариантов их появления. Поэтому и полёт, как новое качество, мог параллельно возникнуть у ряда многоножкоподобных предков крылатых насекомых независимо, как экологически выгодная стратегия существования. Поэтому представляется перспективным поиск ответа на поставленные вопросы в рамках подходов *структурализма* и представлений о рефренной структуре множеств [38, 116].

Исходная тенденция в развитии крыльев как органов полёта – редукция архедиктия. В дальнейшем, она была усложнена разнообразными вариантами слияний и редукций отдельных групп жилок, вследствие костализации (укорочения передней части крыла за счёт слияния и/или редукции жилок и утолщения оставшихся), выработки механизма складывания крыльев и других процессов. Тем не менее, некоторые из этапов этой редукции, например, в связи с уменьшением размеров (см. рис. 3.9), удивительно схожи у представителей разных отрядов, например, у жесткокрылых, трипсов, бабочек, наездников и других групп насекомых.

Ещё один хрестоматийный пример – независимое возникновение жужжалец у представителей отрядов двукрылых и веерокрылых на основе редукции разных пар крыльев.

Эти примеры позволяют предполагать наличие общих правил в ходе исторического преобразования крыла в форме некоторого ряда, в котором можно каждый последующий элемент получить из предыдущего с помощью определённого повторяемого действия. Такой ряд, полученный на примере исторических изменений формы листа растения, как примера *мерона*, Мейеном С.В. [116] был

назван *рефреном* (рис. 4.1). Примеры рефренов можно усмотреть в смене способов и органов локомоции в эволюционном ряду насекомых и их возможных предков. Подобный рефрен также может быть составлен и для крыла насекомого, в частности при переходах от бимоторности к двукрылости и вторичной бескрылости (см. раздел 4.4).



Рис. 4.1 Рефрен формы листа, демонстрирующий разнообразие вариантов её взаимных превращений (по [116])

Для создания такого рефрена для жилкования крыла мы [117] выделили следующие действия, или этапы: дихотомическое ветвление жилок в исходном органе, из которого произошло крыло (например, паранотум), - в форме фрактала. В результате такого ветвления возникает орган, до определённого уровня развития симметричный относительно его продольной оси (рис. 4.2).

Следующий очевидный этап-процесс – «*костализация*» - формирование асимметрии за счёт уменьшения ширины, и утолщения жилок фронтальной части крыла при росте её тыльной стороны (см. рис. 2.2), что связано с аэродинамикой полёта.

Костализация может происходить с помощью редукции жилок, их слияния, или благодаря обоим процессам в разной степени. Поэтому, очевидно, состояние признаков передней половины крыла более эволюционно продвинуто, а задней – относительно примитивно, кроме того, на задней стороне дольше задерживается структура архедиктия.

Третий этап, очевидно участвовавший в историческом процессе формирования крыла – различные варианты редукции жилок. Они начинались с исчезновения исходной структуры жилкования - архедиктия, имевшегося у наиболее примитивных представителей всех крупных групп крылатых насекомых. Архедиктий, по-видимому, был сформирован не для полёта, а каких-либо метаболических задач, например, для газообмена, или терморегуляции. Поэтому принципиальное сходство жилкования крыла, листа растения и ряда других подобных объектов неслучайно [94]. Это, в свою очередь, подразумевает исходное отсутствие гомологии жилкования даже на стадии формирования архедиктия, поскольку степень и направление его развития могли быть уникальными для разных групп насекомых, отличавшихся размерами, особенностями среды обитания, активностью в ней и т.д. Таким образом, эволюционные изменения жилкования крыла – это процесс, сопровождающий смену его функции: от метаболической - к локомоторной.

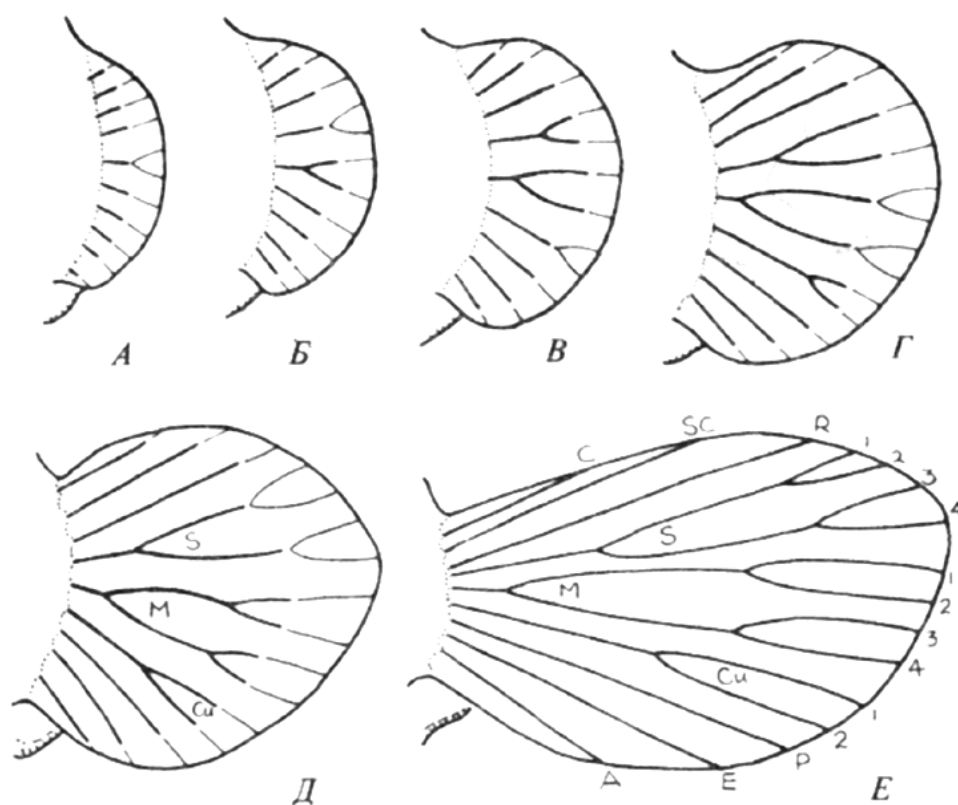


Рис. 4.2 Последовательные стадии роста крыловой пластинки из паранотума (по Гамильтону, из [7])

Функциональная сторона этих трёх процессов, в целом, связана с усилением лётных качеств крыла. Первый процесс (ветвление) обеспечивает необходимую площадь крыла, второй (костализация) – адаптирует форму крыла к встречному сопротивлению воздушных потоков, третий (редукция жилок) – оптимизирует структуру жилок в качестве опорных элементов, обеспечивающих жёсткость крыла. Каждое из обозначенных направлений можно представить в виде осей трёхмерного рефрена. Предлагаемая нами схема не лишена формализаций и огрубления, и для более полного представления разнообразия известных вариантов крыльев следовало бы выделить и другие оси, но восприниматься такой рефрен будет труднее. Поэтому дополнительные процессы, например, разные варианты складывания крыльев, склеротизации (превращения в жёсткие надкрылья) или диптеризации – удобнее изображать для описания явлений несколько иного масштаба, в виде осей для характеристики отдельных отрядов насекомых. Тем не менее, такая формализация неизбежна, если требуется охватить максимальное разнообразие планов строения крыла. В таком гиперпространстве было бы удобно проследить траектории развития отдельных форм крыла, а также обозначить ареалы, освоенные различными отрядами крылатых насекомых и наметить возможные направления его дальнейших изменений. Для составления такого рефрена необходимо чёткое осознание важности жилок как структур, обеспечивающих не только жёсткость, необходимую при всех поворотах и изгибах крыла, но и специфический характер тока воздушных вихрей, характерных для каждого таксона, включая видовой уровень [70, 91].

Исходно в структуре крыла следует выделить два ствола жилок, так как движение гемолимфы в передней части крыла (рис. 4.3), в основном – центробежное, а в задней части – центростремительное.

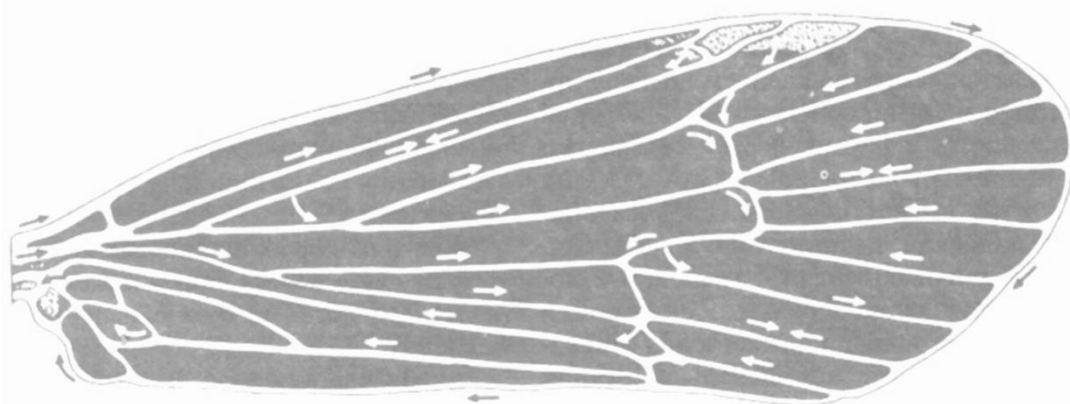


Рис. 4.3. Циркуляция гемолимфы в крыле веснянки [7]

При замене функции крыла с метаболической - на локомоторную, характер связи жилок в стволах при основании крыла мог вторично измениться, причём по-разному в разных группах крылатых насекомых. К переднему (центробежному) стволу, судя по рис. 4.3, относятся следующие жилки (по номенклатуре Гамильтона): костальная (C), субкостальная (Sc), радиальная (R) и сериальная (S) жилки. Остальные – медиальная (M), кубитальная (Cu), пликальная (P), эмпузальная (E) и анальная (A) - задние, центростремительные. Таким образом, в архетипе крыла симметрия (попарное соответствие) жилок может выглядеть следующим образом: S-M, R-Cu, Sc-P, C-E, ?-A. По-видимому, вследствие костализации и редукции, жилка, симметричная анальной, могла исчезнуть или слиться с костальной.

Процесс 1 (ветвление), таким образом, может быть разбит на этапы в соответствии с появлением указанных пар жилок: S-M (а); RS-MCu (б); ScRS-MCuP (в); CScRS-MCuPEA (г).

Процесс 2 (костализация) в первом приближении можно объединить с редукцией жилок, поскольку оба процесса приводят к асимметрии крыла. Этот процесс может быть условно разбит на этапы: 1) начальный (симметричный), 2) промежуточный и 3) окончательный (приближенный к реальной форме крыла). С учётом всего вышесказанного, рефрен крыла насекомого может выглядеть [117] так, как показано на рис. 4.4.

Нетрудно заметить, что при всей условности использованных критериев выделения направлений и этапов эволюции крыла, для некоторых из полученных вариантов жилкования могут быть подобраны вполне адекватные аналоги среди реально существующих форм крыла. Например, вариант 1,г – может быть обозначен как «крыло бабочницы» (рис. 4.5), а 3,г – крыло, сопоставимое с таковым у высших двукрылых (рис. 2.13 г).

Следовательно, основу для построения рефрена жилкования крыла насекомого можно вывести из сочетания их дихотомического ветвления и костализации (слияние + редукция) с фронтальной стороны крыла. Дальнейшее совершенствование этого рефрена, как было отмечено, представляется в форме ряда альтернативных вариантов для отдельных групп отрядов крылатых насекомых.

Этот вопрос имеет непосредственное отношение к проблеме создания естественной системы организмов, в том числе – представителей обширнейшего класса насекомых, поскольку позволяет выявить повторяющиеся варианты форм в разных группах организмов и тем самым существенно рационализировать и «архивировать» известное сегодня разнообразие, а также предположить вероят-

ные пути ещё не реализованных изменений. Для понимания путей и закономерностей эволюции крылового аппарата важно очевидное следствие: возможность независимого и неоднократного приобретения сходных черт его строения у разных предковых форм в силу сходных условий их существования и в рамках существующих потенциальных возможностей.

Этапы костализации (функция)	Рост жилкования крыла			
	S- M (a)	RS- MCu (б)	ScRS- MCuP (в)	CScRS- MCuPEA (г)
3 (локомоция)				
2 (переходный)				
1 (теплообмен/газооб- мен)				

Рис. 4.4. Последовательность этапов (рефрен) жилкования крыла
(пояснения в тексте) [117]

Отмеченный выше рефренный характер разнообразия формы крыла представляется частным случаем более общей закономерности, свойственной не только насекомым, но и всем членистоногим животным. Закономерности строения их конечности и тела в целом, по аналогии с крылом, могут быть поняты как результат взаимных и обратимых переходов фрактального характера. Далее в этом разделе будет показана неоднозначность сегодняшних представлений о родстве разных групп членистоногих на основе строения их конечностей.

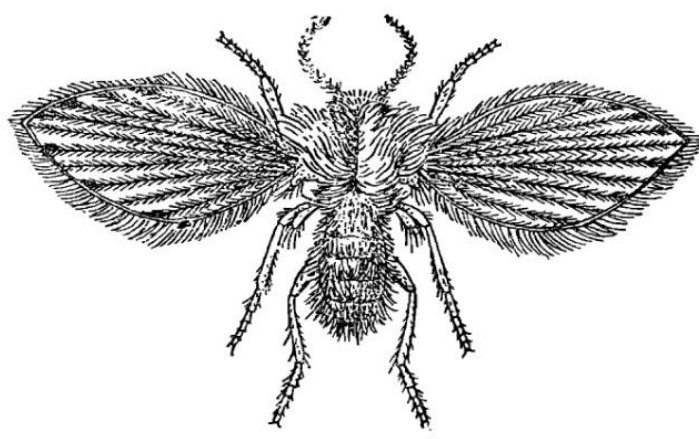


Рис. 4.5. Представитель низших двукрылых, комарик *Psychoda alternata* из семейства бабочниц (Psychodidae) [118]

Если представить архетип конечности членистоногого как фрактальную структуру, станет понятным неконструктивный характер имеющихся в литературе разногласий в вопросе о родстве разных классов. Каждый из члеников конечности имеет тенденцию к формированию боковых выростов, которые также могут последовательно ветвиться. Даже некоторые из приведённых примеров (рис. 4.6, 4.7) позволяют говорить о том, что они являются частными вариантами этой общей закономерности.

В силу обратимости движения вдоль осей рефрена [116] установить полностью гомологию в привычном смысле слова невозможно. Можно лишь указать место в рефрене данного варианта конечности: от одноветвистой ноги насекомого до древовидной её структуры - у ракообразных. Примечательно, что такая последовательно ветвящаяся структура может возникать не только из зачатка конечности, но в любом случае, когда возникает потребность в ней (рис. 4.6 .3).

Для каждой крупной группы членистоногих характерна своя уникальная «формула» реализации такого фрактала. Так, принципиальные отличия в характере специализации конечностей заметны при сравнении ракообразных и трилобитов (рис. 4.7). С другой стороны, возможны различия иного масштаба. У трилобитов функциональная специализация выражена, в основном, в пределах самой конечности (сверху вниз от эпиподита до гнатобазы), а у ракообразных и хелицерных — главным образом, между отдельными конечностями спереди - назад.

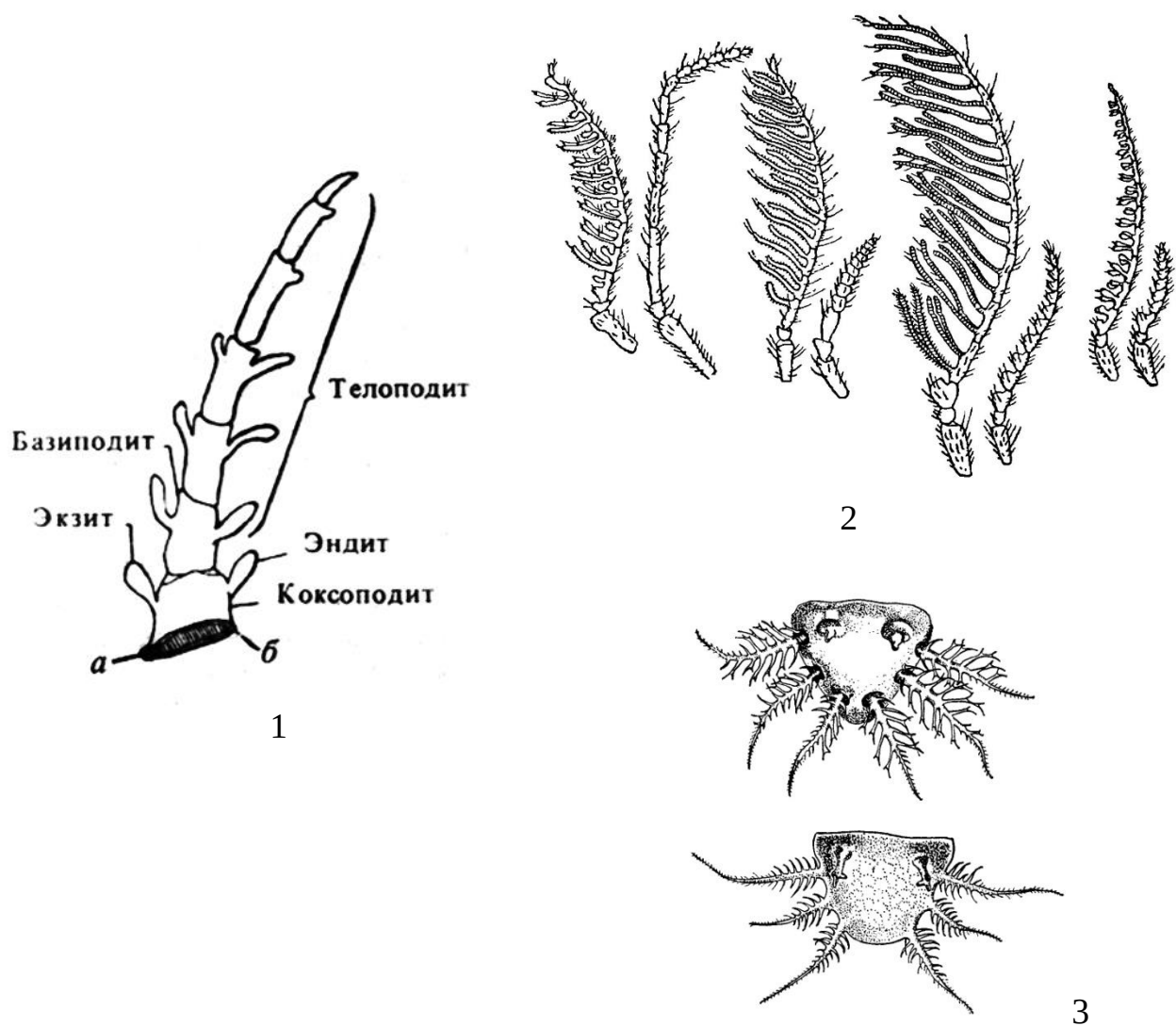


Рис. 4.6. Примеры предрасположенности к ветвлению
придатков членистоногих:

1 - гипотетическая конечность членистоногих [7]; 2 – ветвление усиков различных насекомых; 3 - дыхательные придатки на заднем конце тела у личинок малой комнатной мухи

Так происходит дифференциация функций в рамках всего тела, что способствует развитию отдельных тагм. Кстати, по-видимому, на этом основании (специализация конечностей у разных сегментов тела) из состава трилобитов выведена одна из групп – агностиды, включённые ныне в состав ракообразных [115]. У насекомых представлены обе тенденции: боковые придатки тела, начиная с усиков и до некоторых наружных частей полового аппарата (а в некоторых случаях – даже конечности разных сегментов торакса) – пример специализации на разных сегментах тела. С другой стороны, в пределах, к примеру (см. рис. 1.6),

максилл – механическая функция их основания вплоть до галеа и лациний, в сочетании с чувствительной функцией у максиллярных щупиков. Думается, что выбор тенденции развития может определяться как конструктивными особенностями, так и сложившимся сценарием естественной истории.

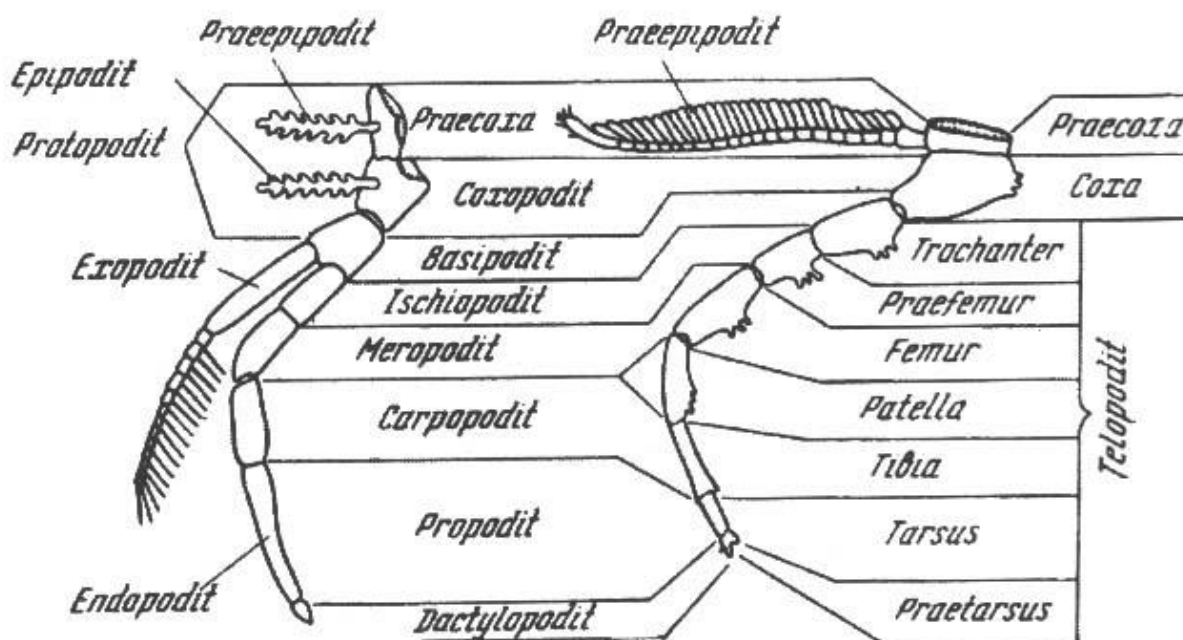


Рис. 4.7. Возможные гомологии туловищных конечностей ракообразных (слева) и трилобитов (справа) [20]

В свете сказанного следует остановиться на вопросе гомологии отдельных сегментов и их придатков у разных групп членистоногих [23, с. 83-84]. Существующие в литературе значительные разногласия по поводу нумерации сегментов, по-видимому, связаны с абсолютизацией значения границ отдельных тагм и их частей, в частности границы, задаваемой ротовым отверстием. Скорее всего, существуют эмбриональные механизмы, позволяющие осуществлять переход комиссуры вперёд, через ротовое отверстие [23].

Поэтому лишь тонкий анализ характера связей нейронов в протоцеребруме может позволить установить истинное число вошедших в него сегментов. Но кажется вполне правдоподобной, на уровне эмпирического обобщения, идея представить известные варианты связи сегментов членистоногих в тагмах как единый рефрен цефализации.

Точно так же может быть проанализирована неопределённость степени родства организмов, относимых ранее к группе членистых животных (кольчатые черви и членистоногие) и форм, вошедших в новый таксон линияющих животных (экдизозои: членистоногие, нематоды и некоторые другие линияющие черви). В

новом варианте классификации просматривается стремление выдать за самостоятельные сущности – представителей не двух, а даже трёх звеньев единого рефренного ряда артроподизации, имеющего, как мы видели, фрактальную природу. С точки зрения конструктивного сходства (а не генеалогического родства) упомянутые формы переходят из одного состояния в другое, например, в ходе индивидуального развития.

Так, сериальные органы некоторых лобопод, например, тихоходок, онихофор, или личинок пентастомид, практически неотличимы от параподий, а у типичных членистоногих (артропод) – насекомых конечности личинок, например, гусениц, по сути, являются лобоподиями. Таким образом, может быть сформирован рефрен конечности, начинающийся с одиночных щетинок (например, у малощетинковых червей, хотя он получен редукцией параподии), далее, следует типичная параподия, затем, по мере её дифференциации, превращающаяся в лобоподию и, наконец, в артроподию, способную к дальнейшим ветвлениям. Возможность такого процесса подтверждает версию связи членистоногих с безногими круглыми червями – через вымерших в кембрии лобоподных ксенузий [19].

Ветвление, в соответствии с отмеченными фрактальными закономерностями, становится отдельным аспектом этого рефрена. Оно может начинаться со стадии параподии и проявляется даже у малощетинковых червей. Все варианты придатков членистоногих, как мы видели, являются результатом разной степени редукции процесса такого ветвления. Модульность строения, проявляющаяся в конструкции тела членистых, присутствует и в их конечностях. Там могут появляться впячивания кишечника (как у морских пауков - пантопод), которые способны образовывать даже самостоятельные «анальные отверстия» на концах конечностей, как и у полихет-силлид [21]. В последнем случае из первоначально линейной последовательности сегментов типичной полихеты формируется (повидимому, в силу паразитического образа жизни) древовидная колония с единственным ртом и множеством анальных отверстий на концах «веточек» колонии (рис. 4.8). Это важно также ввиду существования теорий происхождения крыла из конечности. В них крыло выводят из спинного выроста конечности, считая (как об этом говорилось ранее) сильной стороной – преимуществом её двигательной активности [18, с. 170].

Между тем, указывается возможность участия в формировании крыла - как паранотума, так и верхних выростов конечности [37]. Следовательно, отказ от идеи уникальности происхождения крыла и полёта у насекомых позволяет предположить независимую реализацию разных вариантов возникновения крыла у

разных групп насекомых, и уже не существенно, из какого материала крыло возникло: у кого-то – из паранотумов, у других – из ветвей конечности, а у третьих из сочетания обеих структур.

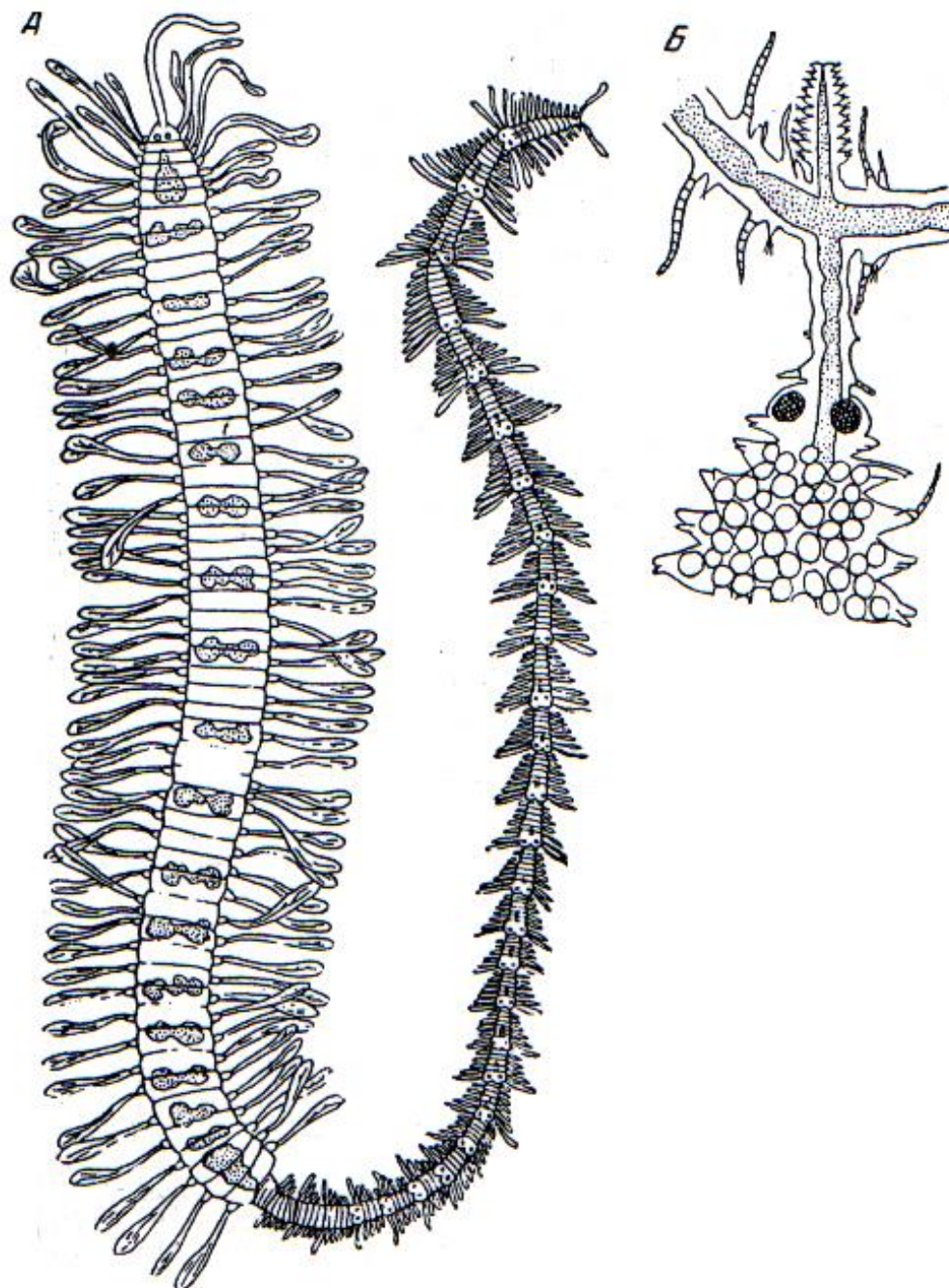


Рис. 4.8. Колонии кольчатых червей из семейства Syllidae:

А – общий вид колонии, Б – часть колонии с дочерними половыми особями, образуемыми на месте параподий материнской особи [21]

Основание для такого заключения – единый фрактальный алгоритм ветвления конечностей и жилок крыла. У некоторых насекомых (например, бабочки-пальцекрылки, см. рис. 4.20) известны случаи редукции крыловой пластинки,

при этом от крыла остаётся лишь сеть радиальных жилок, мало чем структурно отличающаяся от ветвящейся конечности. Если предположить возможность разделения этих ветвей на отдельные членики (для конечностей процессы вторичных разделений и слияний члеников общеизвестны), сходство крыла с конечностью станет абсолютным. Думается, что возможности природы порождать подобные феномены значительно превышают наши возможности их адекватно объяснять.

Одинаковые названия члеников конечностей у разных членистоногих (рис. 4.9), по-видимому, также не отражают истинного родства, и их сходство формировалось независимо.

Установлению истинной гомологии мешает возможность члеников вторично разделяться или сливаться. Характер крепления мышц позволяет лишь частично установить границы исходных члеников, поскольку и здесь не исключаются вторичные изменения такой связи. Отчасти этот вопрос проясняется природой суставов, что явно имеет палеоэкологическую природу. Так, по Беккеру [45, с. 133-135], первое сочленение – базальное (плейрит-тазик) – «копеально» (термин Ю.Г. Алеева [75]), т.е. обеспечивает веслообразное движение конечности вперёд - назад вдоль оси тела, а второе и третье – кокса/вертлуг и бедро/голень - «птериальны», т.е. обеспечивают движение конечности сверху - вниз, как у крыла. Сказанное соотносится с разделением ноги [119] на 2 части: базального коксоподита (тазика) и дистального телоподита (остальные членики конечности).

Ещё один связанный с обсуждаемыми вопросами аспект рефрена конечности – степень вхождения или выхода из стенки тела её отдельных частей. Здесь также существуют полярные точки зрения: боковая стенка тела – продукт превращения первого сегмента конечности в плейральные склериты (субкоксальная теория Снодграсса) либо, наоборот, плейральная область дала начало ноге [45].

Характерный для конечностей животных вариант движения - эуподиальный – является производным от копеального, при котором происходит наклон плоскости движения на 90° вниз без изменения направления движения и также предполагает участие базального тазикового сочленения [120]. Однако сегодняшние знания в этой области не позволяют однозначно установить истинность гомологии коксального членика конечностей этих животных: первично ли оно в связи с единством происхождения или возникло вторично для обеспечения эуподиальной локомоции. Расницын [47] указывает, на то, что шестичлениковость ног (как и их шестиногость - см. рис. 1.5) могли быть приобретены независимо в разных группах членистоногих.

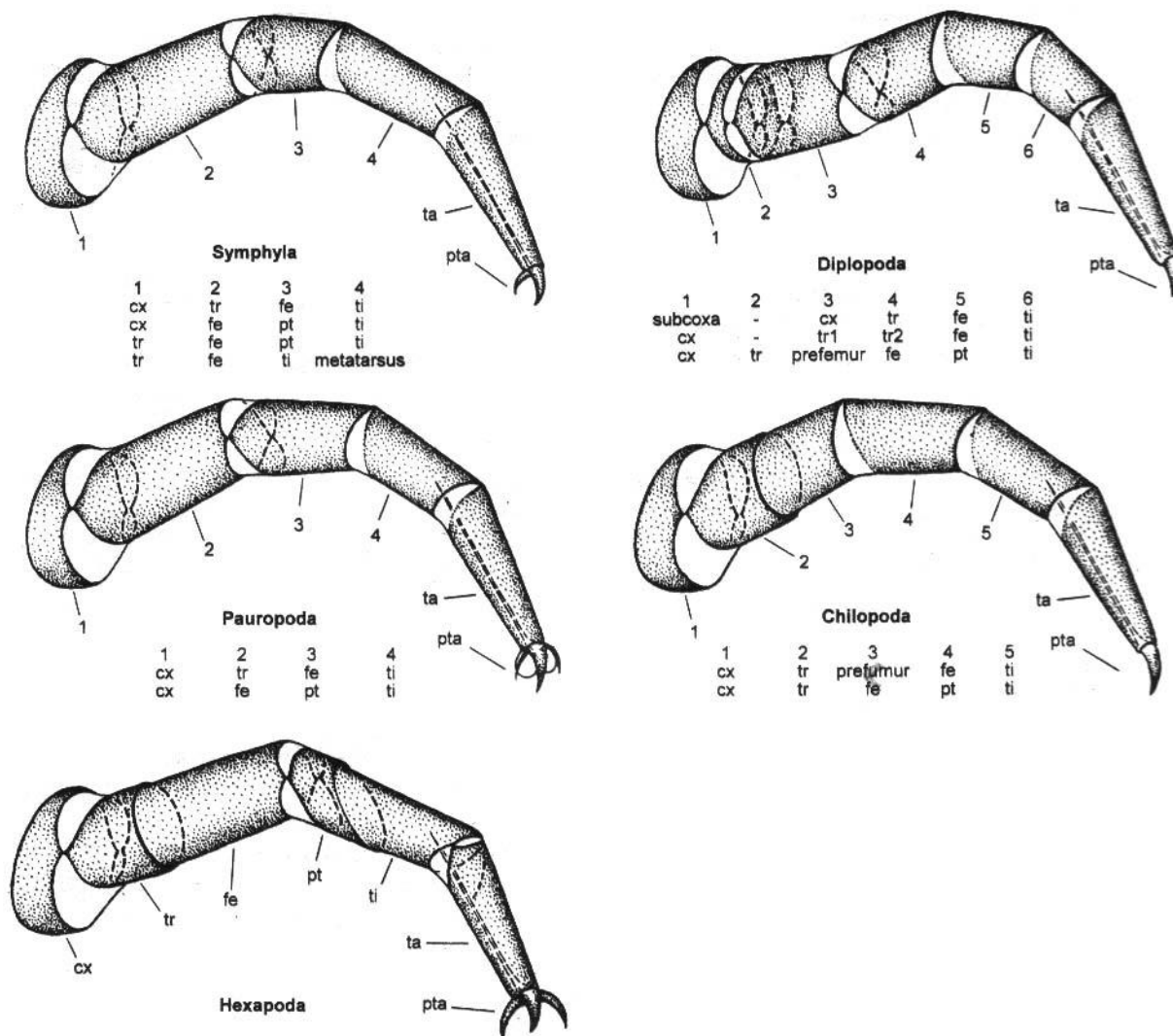


Рис. 4.9. Строение ног разных групп многоножек (Symphyla, Diplopoda, Pauropoda, Chilopoda) и насекомых (Hexapoda) [23, с. 116]

Возвращаясь к вопросу о фрактальном характере роста крыла (жилкование крыльев), таким образом, можно по аналогии с подобным ростом ноги увидеть в отдельных этапах не только формально-конструктивные, но и экологически, и исторически обусловленные закономерности. Развитие крылового аппарата в истории насекомых – процесс загадочный во многих отношениях. Один из нетривиально мыслящих исследователей эволюции, в частности, отмечает следующее: «У дрозофил органы формируются из компартментов (компартмент – участок зародыша, попав в который клон клеток не может его покинуть), не совпадающих с органами: например, из одного компартмента формируется передняя часть крыла и часть груди, а из другого – задняя часть крыла и другая часть груди. Уже это удивительно, но 30 лет назад группа испанских эмбриологов ... к тому же

показала, что внутри компартмента клеточные клоны располагаются самым прихотливым образом, и видно: каждый клон, разрастаясь, занимает доставшееся ему место, которое меняется от опыта к опыту; можно даже взять быстро растущий клон, и он всё равно не перейдёт границ компартмента, хотя бы и окруженный медленно растущими клонами ... Одними взаимодействиями соседних клеток этого не объяснить» [38, с. 283].

Таким образом, в эволюции насекомых крыловой аппарат является далеко не основным мотивом их прогрессивного развития, а в лучшем случае является лишь средством доставки животного к источникам пищевых ресурсов для себя либо для потомства (места яйцекладки). Основные этапы формообразования происходили, по-видимому, в связи с изменениями взаимоотношений в сообществе, определявших характер и объём возникающих экологических ниш, которые могли быть заполнены крылатыми насекомыми.

С функциональной же точки зрения эволюция полёта состоит в изменении характера воздушных вихрей, образуемых при движениях крыльев. Конструктивные изменения всех частей крылового аппарата подчинены именно этой задаче. Для выявления сходства в развитии аналогичных структур животных представляется важным ознакомление с тем, что известно для истории их формирования.

4.3. Палеоэкологические предпосылки формирования крыла

Одним из примеров влияния палеоэкологических условий на эволюционные процессы в биологических таксонах может быть формирование признаков членистоногих в конце криптозоя и начале палеозоя (см. также раздел 3.1.). Гипотетические предки артропод – метамерные и мелкоразмерные планктобионты, покрытые хитиновым панцирем, который благодаря радиопротекторным свойствам [9] позволял им питаться автотрофами непосредственно в фотической зоне протерозойских водоёмов. Благодаря хитину также формировались пеллеты, доставлявшие детрит непосредственно на дно, что приводило к лучшему сохранению в воде кислорода, росту прозрачности воды и расширению зоны обитания аэробов. Малосегментная структура тела этих планктобионтов сопоставима с конструктивными особенностями личинок современных водных артропод и была приспособлена для создания водных потоков, обеспечивавших как локомоцию, так и фильтрацию пищи [18]. Когда в результате их деятельности аэробная зона достигла дна океанов, масса органики, накопившаяся на дне в результате пеллетного транспорта [6], послужила основным субстратом для формирования

«трилобитной» организации артропод раннего палеозоя. Вместо образуемой метамерными конечностями свисающей вниз фильтрационной камеры классического ракообразного, питание донным осадком сформировало уплощённое тело, приспособленное для переработки масс осадка и содержащихся в нём организмов. Размеры формируемых донных существ, избавленные от проблем сохранения плавучести, существенно возросли благодаря полимеризации исходно мало-сегментного тела предков. Это привело к формированию пелаго-бентосного цикла онтогенеза, свойственного большинству современных морских артропод с расселительной планктонной личинкой и крупной донной взрослой стадией. Неоднократные трансформации этого цикла в дальнейшем привели к формированию всего известного разнообразия их онтогенезов у разных таксонов членистоногих.

Наконец, ещё в палеозое хитиновый покров позволил членистоногим освоить бактериально-водорослевые маты мелководий и литорали, что послужило отправной точкой для освоения прибрежных распреснённых водоёмов, а впоследствии и наземной среды. Одной из таких групп были предки современных крылатых насекомых. Их ключевая черта – органы локомоции (крылья) могут быть представлены в качестве органов водного дыхания их предков, сменивших функцию в условиях наземно-воздушной среды. Исходным плацдармом для освоения наземной среды стали эфемерные и мелководные распреснённые водоёмы, формировавшиеся в прибрежной полосе девонских континентов при отсутствии выраженных русел рек и наличии плащевого сноса осадков с континента [6]. В этих водоёмах был облегчён процесс линьки вследствие действия осмоса и отсутствия пресса хищников. Там же могло происходить развитие потомства и питание бактериальными и протозойно-водорослевыми обрастаниями. Процесс линьки, по-видимому, приуроченный к атмосферным осадкам, имевшим, по-видимому, периодическую природу, приводил к накоплению экзувиев на дне этих водоёмов. Это, в свою очередь, способствовало оптимизации гранулометрического состава осадка (с богатым азотом хитином) для развития макрофитов.

Высокая прогреваемость прибрежных водоёмов, приводившаяся к снижению концентрации кислорода в воде, у предков птеригот стимулировала интенсификацию газообмена. Для этого могли быть задействованы паранотальные выросты, обязательный атрибут строения членистоногих [45], ставшие в дальнейшем «жаброкрыльями» [41, 121]. Приобретение подвижности позволило их использовать для создания водных вихрей, обеспечивавших как локомоцию, так и доставку новых порций кислорода, а возможно - и частичек донных осадков, которые могли использоваться, например, при фильтрационном питании. Присут-

ствие внутри них жилок, заполненных гемолимфой (как в онтогенезе крыла современных насекомых) и специфического гофра поверхности, при маховых движениях такого органа способствовало формированию встречных потоков (воды снаружи и гемолимфы внутри поверхности), что явилось механизмом эффективного газообмена. Для этого жилки передней части жаброкрыла стали толще и ещё более сместились к передней кромке, обеспечивая его механическую прочность и центробежное движение гемолимфы внутри. Жилки задней, основной по площади, части оставались тонкими, и по ним гемолимфа возвращалась пассивно вследствие градиента давлений. Именно здесь и происходил газообмен. Таким образом, летательное крыло насекомого является примером *преадаптации* из органа, выполнявшего исходно иные задачи.

Сформированный механизм движений жаброкрыла, включая характерную траекторию в форме восьмёрки, позволил использовать (после выхода из воды) этот орган для создания воздушных вихрей. Исходно такие вихри могли служить терморегуляции, феромонной или визуальной коммуникации, но «жаброкрыло» в дальнейшем преобразовалось в крыло для полёта, а дыхательная функция перешла к альтернативной системе трахей, больше приспособленной для воздушной среды.

Сходные процессы смены функции при освоении наземных сред происходили в экологически связанной с крылатыми насекомыми группе - у амфибий, где вместо жабр возникли лёгкие. Амфибии, группа, питающаяся в основном насекомыми, сходна с ними не только сменой способа газообмена, но и приуроченностью к пресным водоёмам и практически полным отсутствием встречаемости в морской среде. Формированию амфибий предшествовал ряд стадий эволюции их предков. От полимерных сидячих фильтраторов докембрия, через их неотенических личинок вначале палеозоя, к девону сформировались различные рыбообразные существа. Они, перейдя от исходного фильтрационного питания, приобрели *грасперные* свойства благодаря подвижности передних жаберных дуг, исходно служивших для интенсификации газообмена. К середине палеозоя сформировалась группа таксонов рыбообразных существ, начавших заселение тех же временных водоёмов, где формировались крылатые насекомые, возможно, также для размножения, и для освоения новых источников пищи. Вышедшие на сушу тетраподы осуществляли локомоцию с помощью конечностей, изгибая тело в латеральной плоскости, что было унаследовано от скомброидного движения их рыбообразных предков.

4.4. Тенденции в эволюции крыла насекомых

Контуры и специфика жилкования крыльев, а также структура аксиллярных аппаратов насекомых позволяют выделить их ключевые аэродинамические характеристики, необходимые для создания летательных аппаратов типа энтомоптера. Ниже представлены некоторые тенденции в эволюции крыла, полученные при сопоставлении изображений по разным группам насекомых. Основным источником для использования иллюстраций - «Определитель насекомых европейской части СССР» в 5-томах под редакцией Г.Я. Бей-Биенко [122, 123, 124, 125] и Г.С. Медведева [126, 127, 128] (1964-1987 гг.). Здесь в едином исполнительском стиле сведена графическая информация по многим (более 30) отрядам насекомых, включая таких летунов, как перепончатокрылые и двукрылые. Рисунки приведены в разных масштабах, поскольку сведения по абсолютным размерам крыльев у разных групп насекомых фрагментарны. С другой стороны, аэродинамически, линейные размеры и скорость в равной степени определяют специфику полёта движущегося объекта, и сходные вихри могут образовываться крыльями разных размеров и разных скоростей движения, но обладающими морфологическим сходством. Условно этапы и направления эволюции летательных аппаратов помечены цифрами, хотя в природе эти процессы происходили, вероятно, в самых разных направлениях у различных групп насекомых, порождая столь удивляющее нас разнообразие вариантов. Часто сходные структуры формируются на разной морфологической основе.

1. Исходным состоянием летательного аппарата насекомых считается биоторность со слабо отличающимися между собой двумя, работающими независимо, парами крыльев, снабжённых густой сетью жилок (архедиктием). Вопреки своей эволюционной и морфофункциональной примитивности, обладатели таких крыльев – стрекозы (рис. 4.10, 4.11), отличаются быстрым и маневренным полётом и способностью к дальним миграциям.

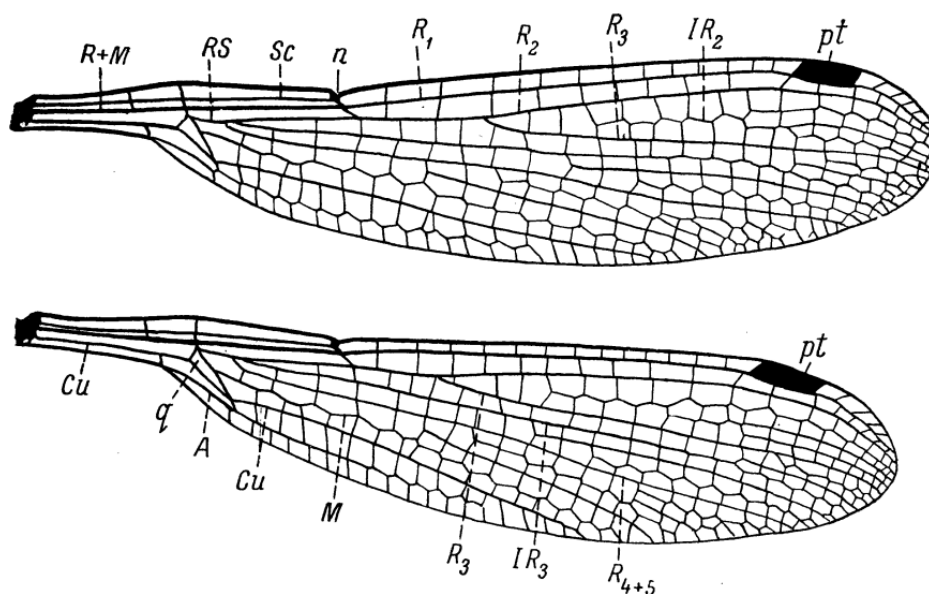


Рис. 4.10. Крылья самки равнокрылой стрекозы лютки (*Lestes dryas*) [122, рис. 63].

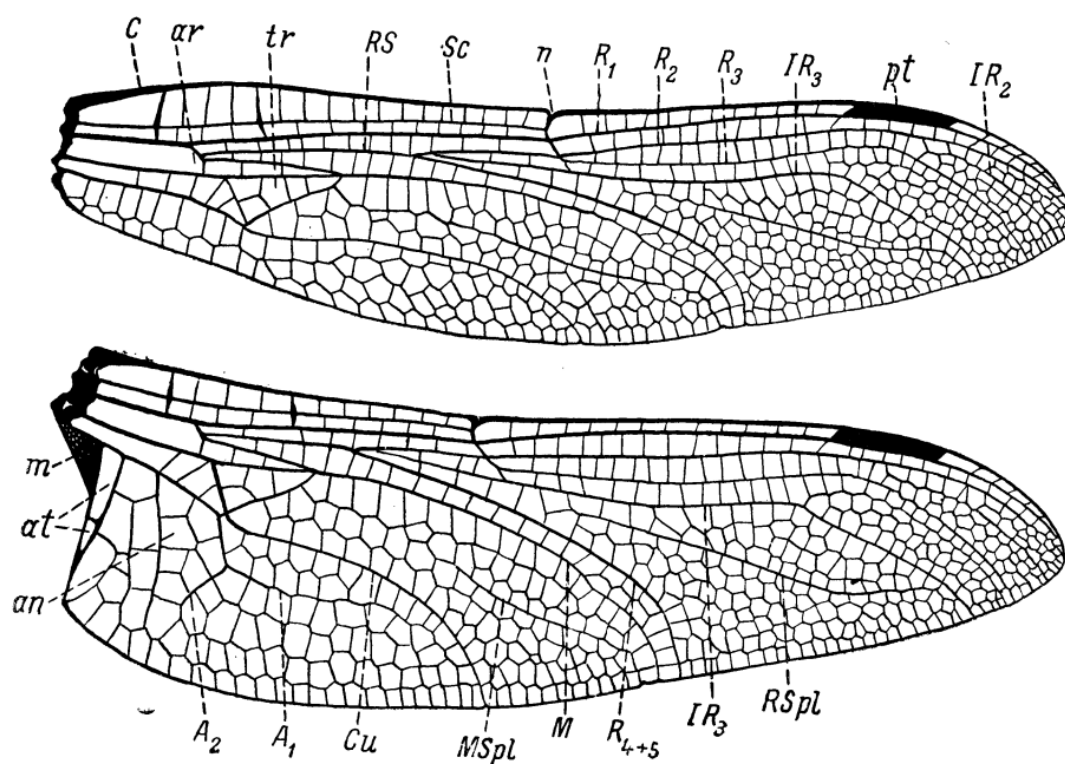


Рис. 4.11. Крылья самца разнокрылой стрекозы коромысла (*Aeshna juncea*) [122, рис. 64].

Разительный контраст сказанному - такие же бимоторные крылья самцов и самок термитов (рис. 4.12), которые тотчас после завершения недолгого и несовершенного брачного полёта, обламываются благодаря особой поперечной

складке в основании крыла. Обе их пары крыльев утратили исходный архедиктий, приобретя внешнее сходство вторично, а изменения формы шли в переднем и заднем крыле в противоположных направлениях [62].

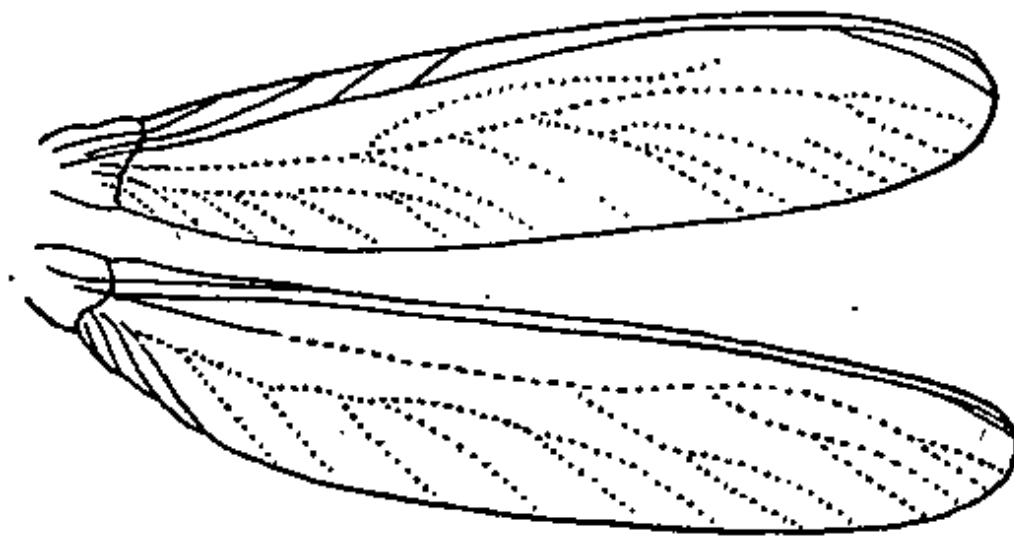


Рис. 4.12. Крылья термитов *Kalotermea flavicollis* [122, рис. 83].

2. Основная тенденция в эволюции летательного крыла насекомых – дифференциация пар крыльев, как правило, с редукцией исходного архедиктия, а также с перераспределением густоты и толщины жилок по площади крыла со смещением к передней кромке (костализация). У хороших летунов происходит нарушение симметрии формы крыла относительно его продольной оси, что также приводит к утолщению жилок передней кромки крыла, при уменьшении размеров насекомого они остаются единственными. На примере различных групп двукрылых этот процесс иллюстрируется на рис. 4.13 и 4.14.

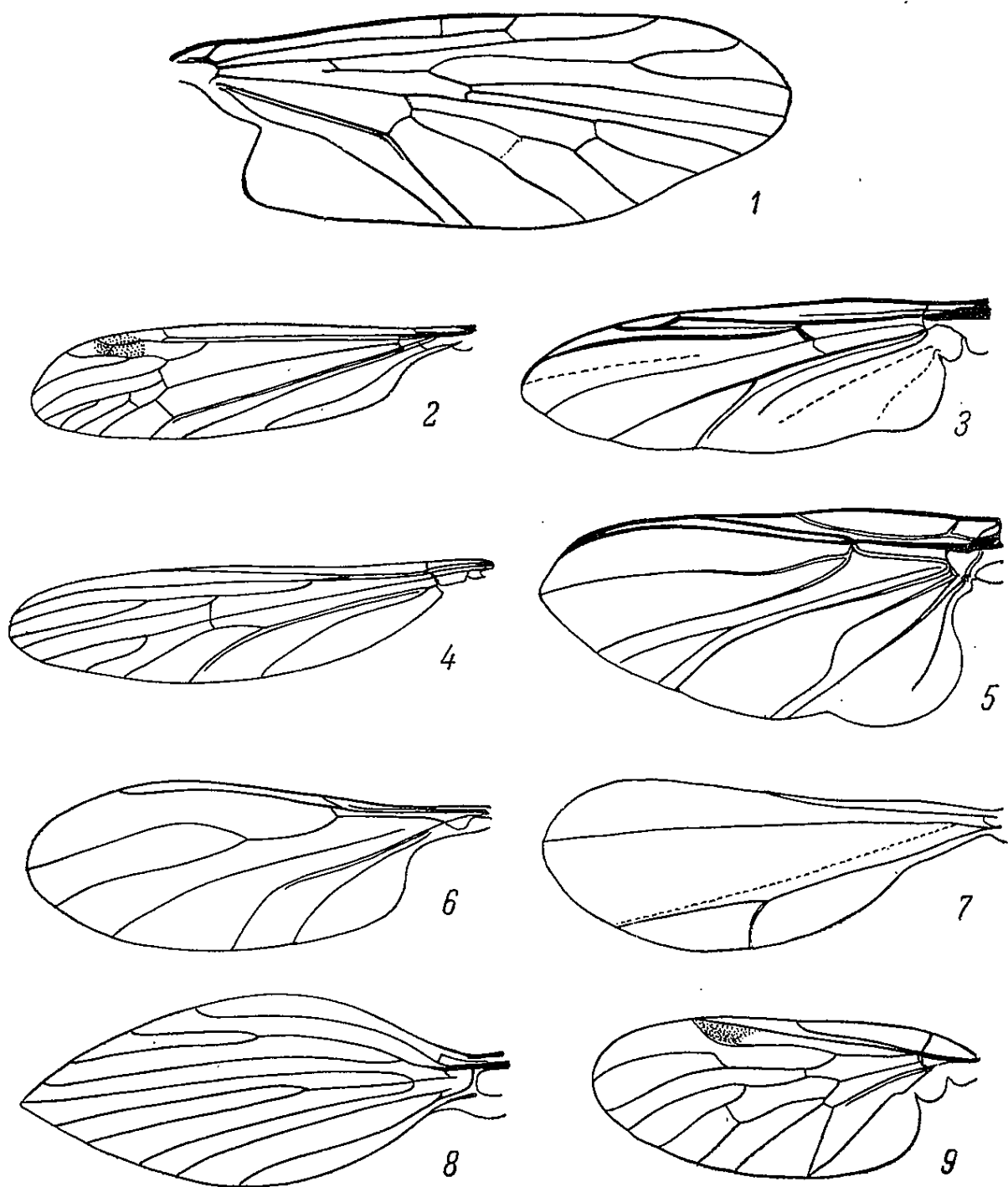


Рис. 4.13. Крылья двукрылых [124, рис. 7]

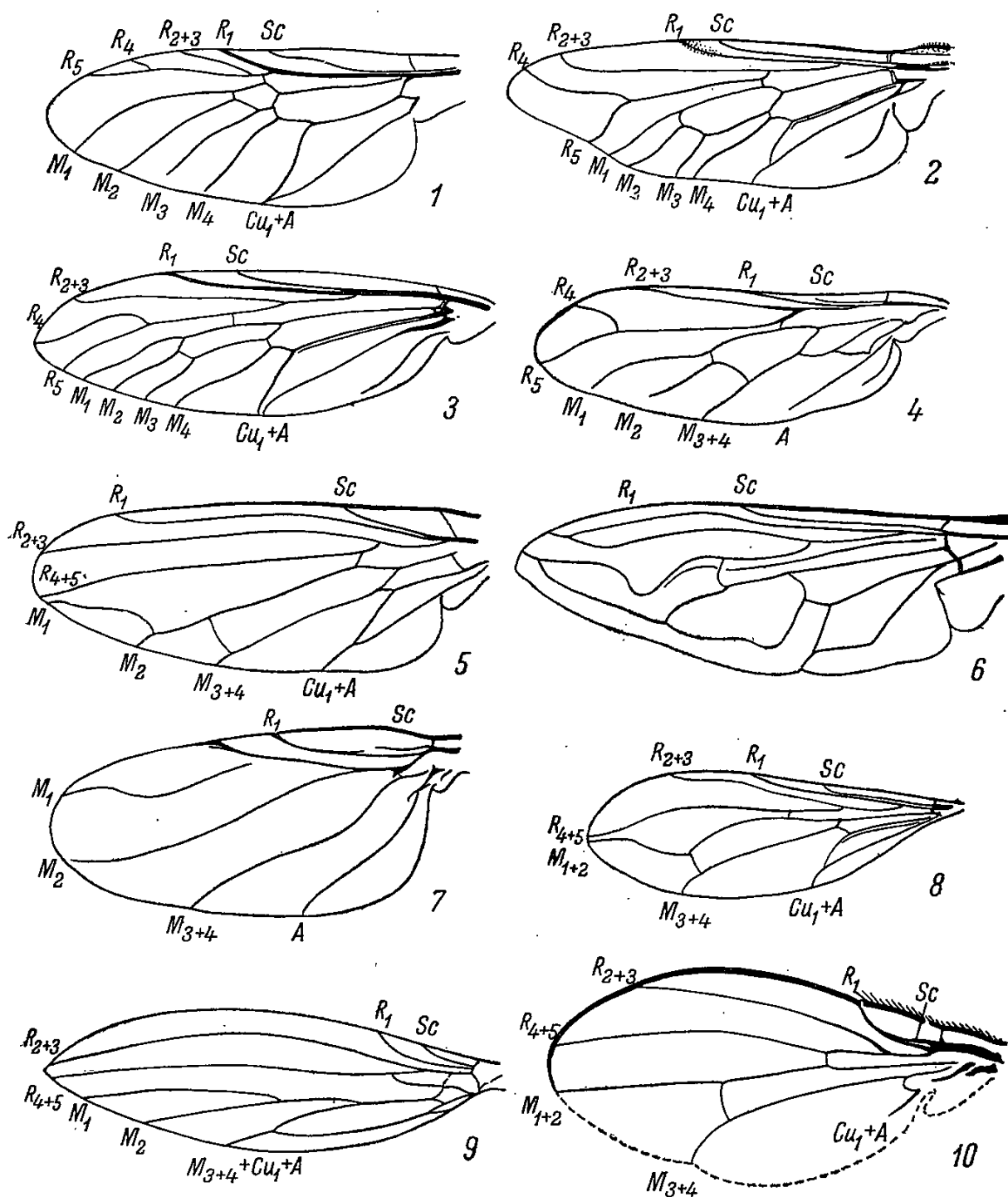


Рис. 4.14. Крылья двукрылых разных семейств [124, рис. 8]

Из указанных форм наиболее примитивны почти симметричные варианты рис. 4.5, 4.13.8 (крыло комарика бабочницы) и рис. 4.14. 9 (крыло мухи-острокрылки), а один из наиболее изменённых вариантов – рис. 4.14. 7 – крыло мухи из семейства горбаток. Ниже (рис. 4.15) приведены варианты крыльев ряда видов этого семейства.

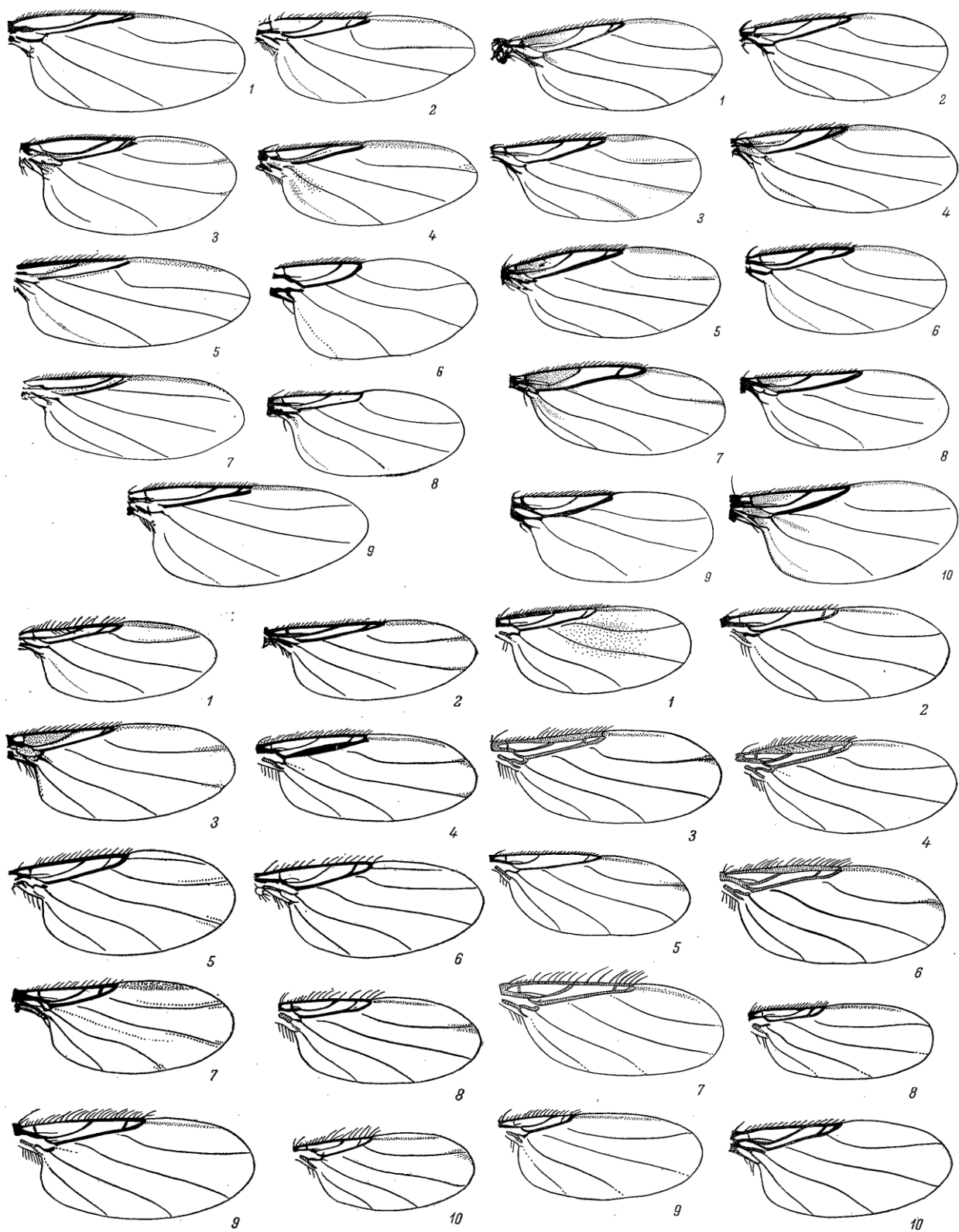


Рис. 4.15. Жилкование крыльев мух семейства горбатов
[122. рис. 491, 493, 500, 502]

Обращает внимание концентрация и резкое утолщение всех жилок исключительно в основании передней кромки крыла, когда остальная поверхность покрыта даже не жилками, а серией веером расходящихся складок. Сходно жилкование и в других семействах двукрылых, например, у неродственных горбаткам - мух-кровососок (рис. 4.16 а), хотя здесь заметны промежуточные состояния признака и редукция крыловой пластинки. Эта тенденция заметна в других вариантах крыла (рис. 4.13. 3, 4.13. 5, и 4.14. 6, на крыле мухи семейства штакельбергомиид - рис. 4.16 б, уховёрток - рис. 4.16 в), что, по-видимому, отражает функциональное аэродинамическое сходство порождаемых такими крыльями вихрей.

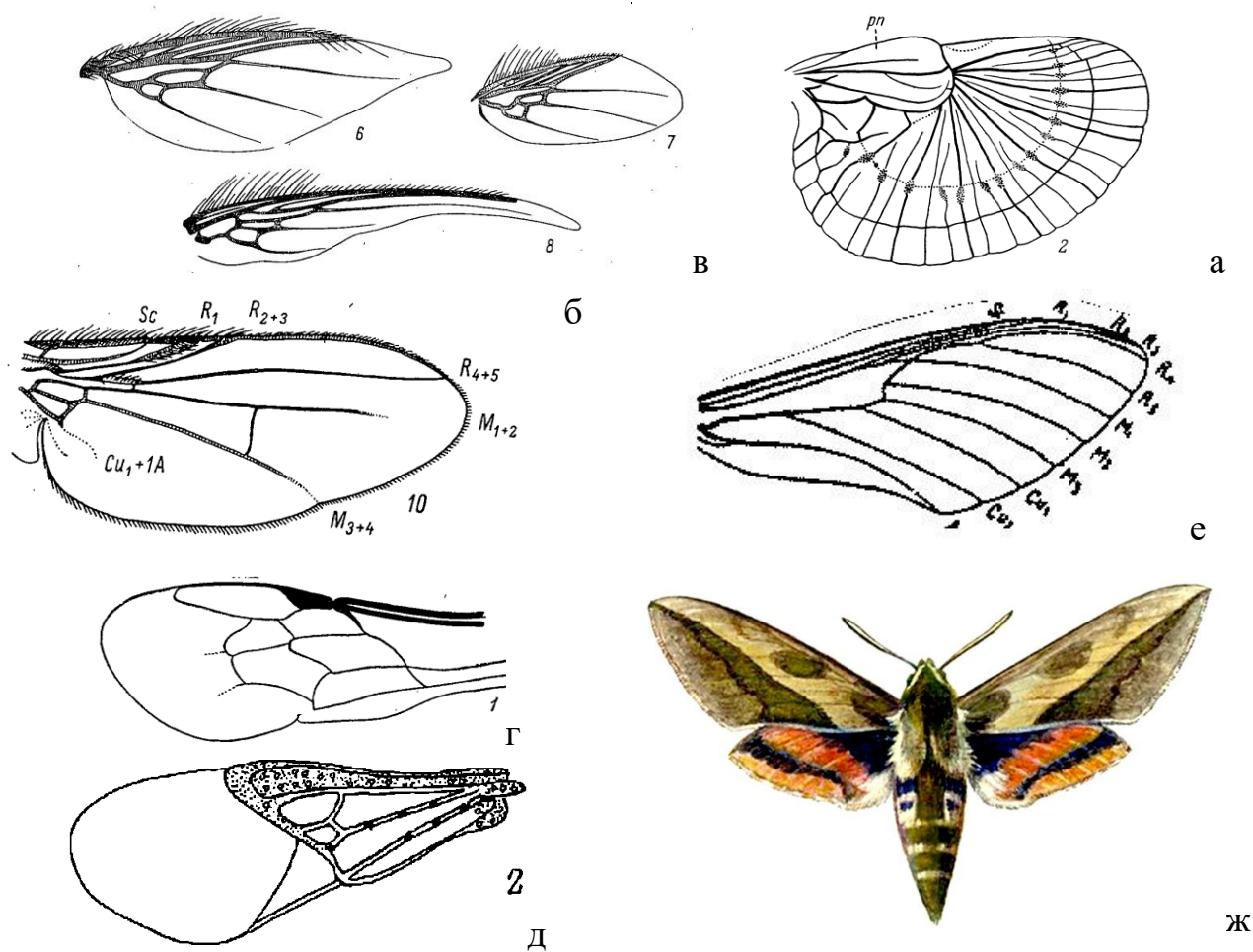
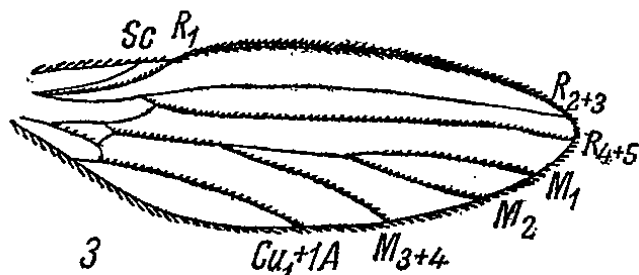
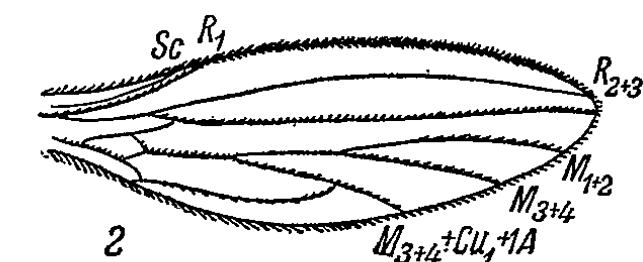


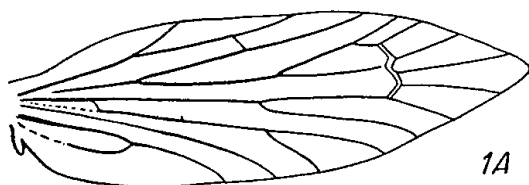
Рис. 4.16. Жилкование крыла: а) мух-кровососок [125, рис. 831, 832.2]; б) мух штакельбергомиид [123, рис. 873.10]; в) заднее крыло уховёртки [123, рис. 145.2]; переднее крыло: г) пчелиных; д) клопа *Rhopalus* [129, рис. 114.1]; е) бабочки бражника; ж) общий вид бражника

3. Та же особенность заметна у насекомых с функциональной двукрылостью (рис. 4.16 г-ж), как у перепончатокрылых, где практически вся склеротизация приходится на переднюю часть переднего крыла, у бабочек семейства бражников и др.

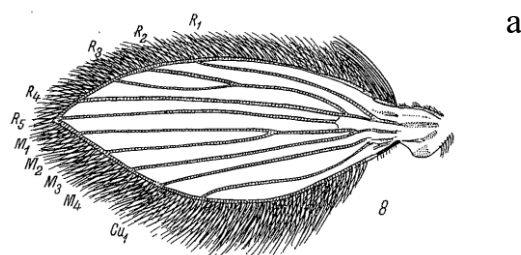
Наличие функциональной двукрылости выражается присутствием *торнуса*: явного угла, образуемого задней кромкой переднего крыла при переходе к внешнему краю крыла [23]. Он обеспечивает цельность суммарной поверхности обоих крыльев.



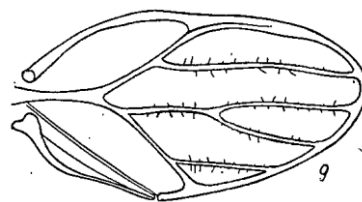
б Крылья мух острокрылок



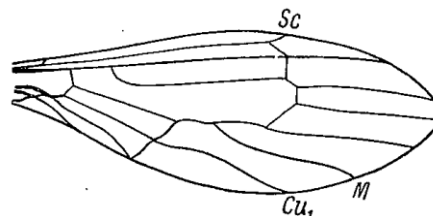
г Крыло бабочки микроптерикс
[Т. 4, ч. 1, рис. 29.1]



Крыло комарика бабочницы



в Крыло псиллиды [Т. 1, рис. 211.9]



д Переднее крыло веснянки *Carpodacus schilleri* [Т. 1, рис. 92]

Рис. 4.17 Симметрия жилкования у разных групп насекомых
[122, 124, 125, 126, 127]

4. Обратная картина наблюдается у ряда двукрылых с почти симметричными относительно продольной оси крыльями. Наряду с упоминавшимися в тексте бабочницами (рис. 4.5, 4.13. 8 и 4.17 а) и совершенно неродственными мухами-острокрылками (рис. 4.14. 9), по другим признакам близкими к горбаткам,

с их отмеченным выше крайне асимметричным крылом, симметричность жилкования выражена также у низших бабочек микроптеригид, некоторых веснянок и родственников клопов – псиллид, где симметрия крыла сочетается с редукцией основной части крыловой пластинки (рис. 4.17).

5. Варианты изменения симметрии крыловой пластинки могут сводиться и к случаям костализации «с обратным знаком», например, в переднем крыле некоторых прямокрылых (рис. 4.18). Здесь крыло сильно разрастается вперёд, существенно не упрочняющимся, передним (костальным) полем крыла, а задняя половина приобретает специализацию как орган акустической коммуникации и особым образом механически укрепляется.

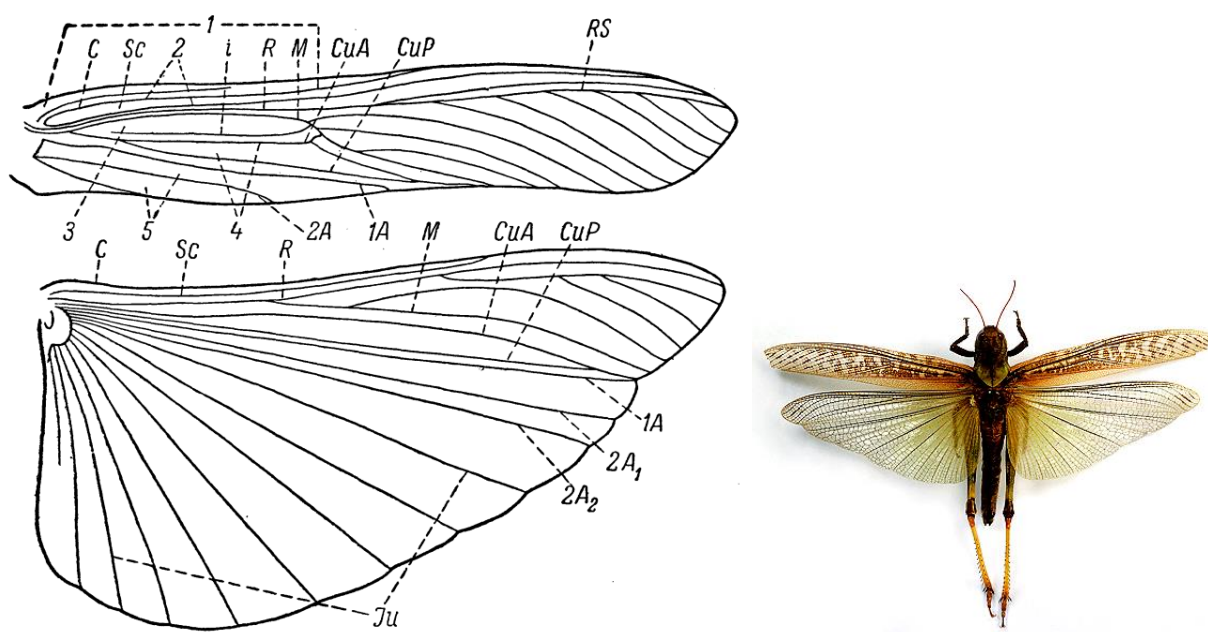


Рис. 4.18. Жилкование надкрылья и крыла саранчовых [122. рис. 123] и их общий контур

Указанная тенденция изменений может быть намечена от исходного состояния, в котором также выражена относительная симметрия передней и задней половин переднего крыла, например, у таракана (рис. 4.19). При этом заднее крыло уже имеет явные «лётные» пропорции с упрочением передней кромки и характерным веером жилок в задней половине крыла.

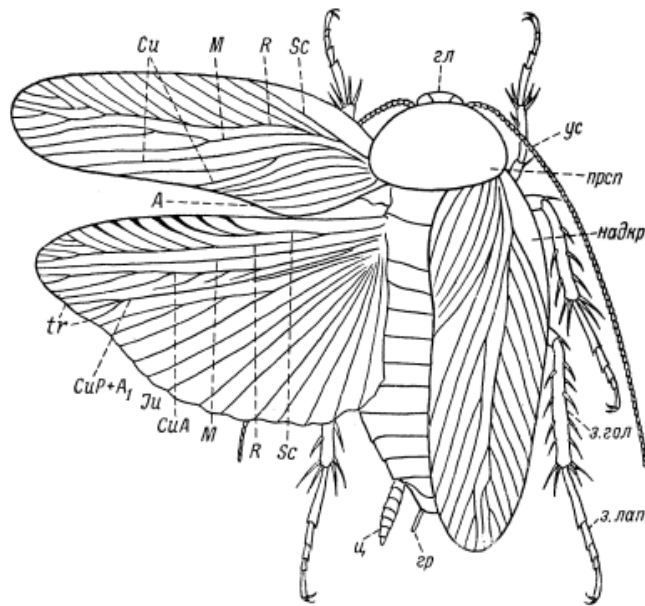


Рис. 4.19. Жилкование крыльев таракана [123. рис. 123]

6. Отдельная тенденция – редукция крыловой пластинки с сохранением самих жилок, как у бабочек семейств пальцекрылок и веерокрылок (рис. 4.20). В пределе крыло может превращаться в перообразную структуру, как у трипсов (рис. 4.21), жуков-веерокрылок и других насекомых, с последующим исчезновением крыла.

7. Ведущая тенденция в развитии крылового аппарата насекомых – «принцип Родендорфа-Шванвича» (*динтеризация*) – редукция числа летательных элементов до пары крыльев. Достигается она параллельно и независимо в разных отрядах либо редукцией одной пары вплоть до её исчезновения (см. рис. 2.13) – истинная двукрылость, либо путём объединения двух пар крыльев в одну пару – функциональная двукрылость. В природе представлены разнообразные варианты реализации этого процесса и их промежуточные состояния. Так, у подёнок (рис. 4.22) и прямокрылых (см. рис. 4.18) происходит переход к истинной двукрылости в ходе редукции соответственно задней и передней пары крыльев.

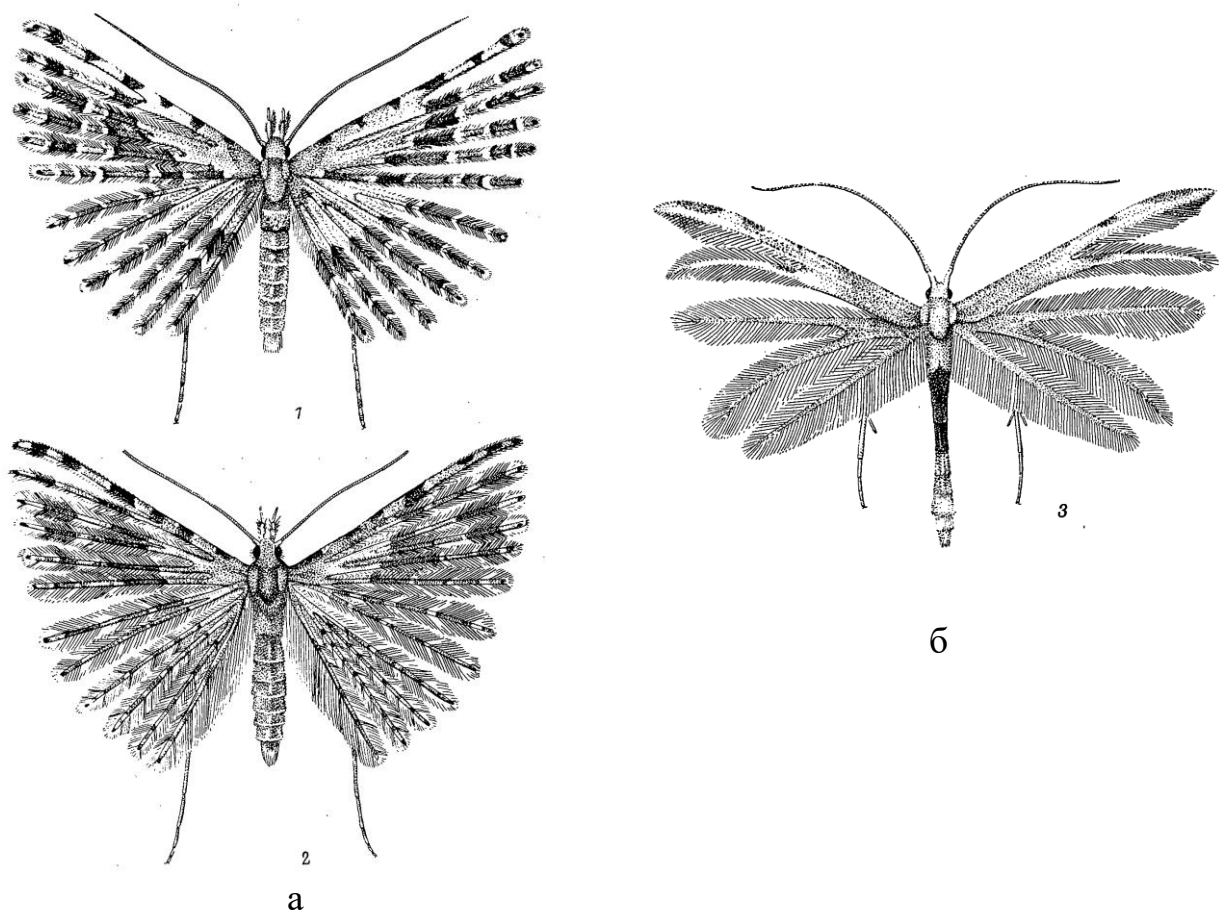


Рис. 4.20 Трансформации крыловой пластинки у бабочек:
а - бабочки веерокрылки [127. рис.243]; б - бабочка пальцекрылка [128.
рис.232.3]

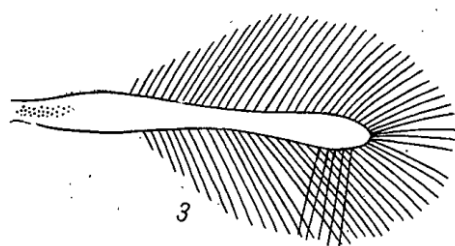


Рис. 4.21. Переднее крыло трипса [122. рис. 342.3]

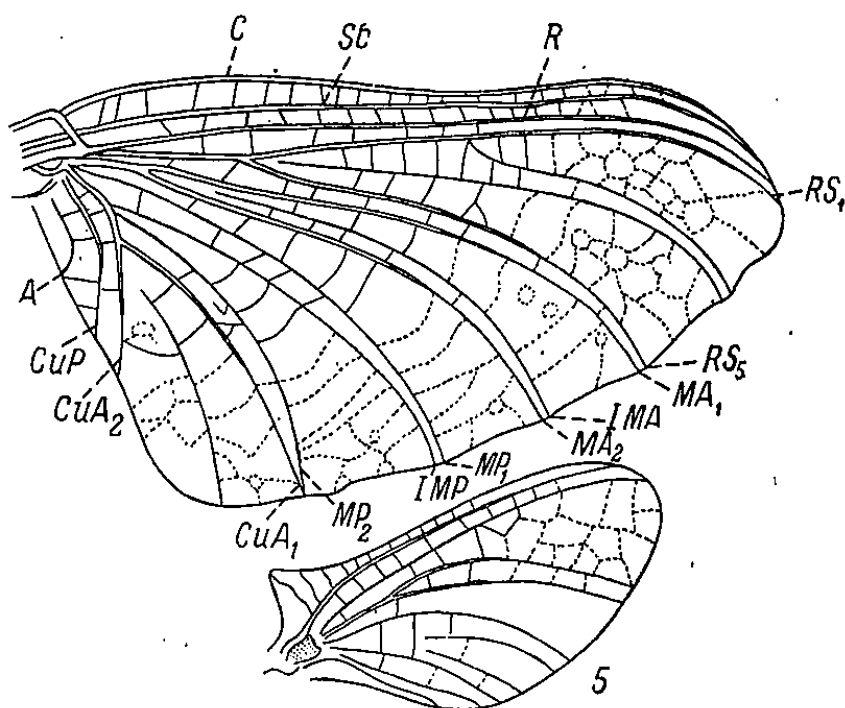


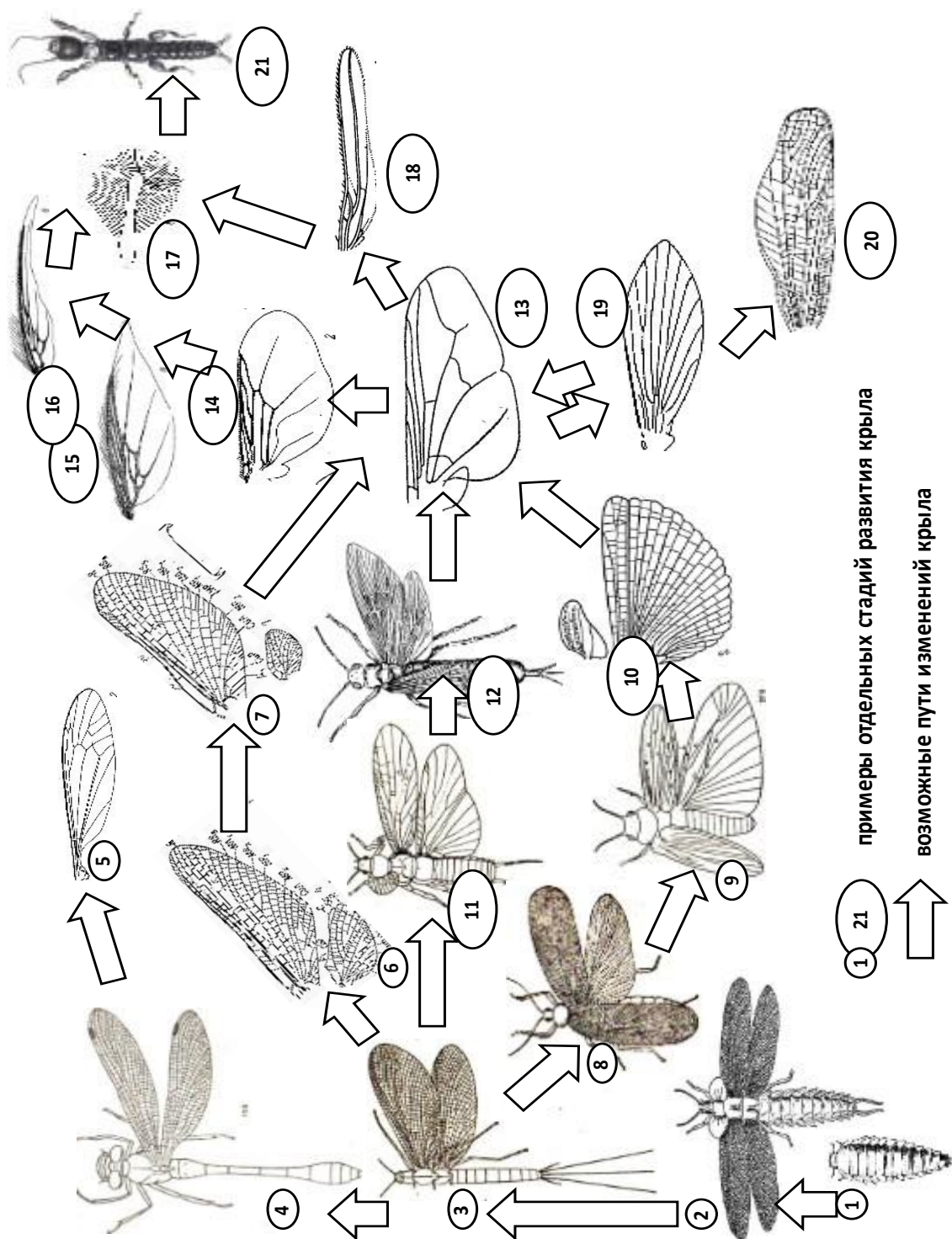
Рис. 4.22. Переднее и заднее крылья подёнки *Behningia tshernovae* [122. рис. 52.5]

Как следует из рисунков, незаконченность процесса совершенствования крылового аппарата проявляется не только в заметной выраженности редуцируемого крыла, но и в наличии (особенно у подёнок) остатков архедиктия. У изображённой подёнки к тому же на переднем крыле заметен торнус, указывающий на функциональную двукрылость.

На основе рассмотренного разнообразия вариантов изменения геометрии крыла, по аналогии с изображённым на рисунке 4.1 рефреном формы листа растения (по С.В. Мейену), и рефреном жилкования крыла насекомого (рис. 4.4), может быть предложен вариант рефрена форм крылового аппарата (рис 4.23). На нём можно указать как место отдельных видов крылатых насекомых, так и траекторию исторического развития их крыловых аппаратов.

Рис. 4.23. Вариант рефрена крыла

Условные обозначения: 1 – исходное первичнобескрылое состояние с множеством посегментно расположенных паранотумов (модельный объект – личинка жука-мертвоеда); 2 – «шестикрылая» стадия (на примере палеозойской *Stenodictya lobata*); 3 – примитивное 4-крылое (бимоторное) насекомое (палеозойская подёнка *Triplosoba pulchella*); 4 – продвинутое бимоторное насекомое (мезозойская стрекоза подотряда *Anisozygoptera*); 5 – крыло двукрылого семейства трихоцерид с выраженным стебельком; 6,7 – редукция задних крыльев (современные подёнки); 8 – начало превращения переднего крыла в надкрылье (палеозойский таракан *Stenoneura fayoli*); 9 – явное надкрылье (палеозойское гриллоновое *Protelytron permianum*); 10 – глубокая редукция надкрылья (современное прямокрылое *Tetrix tenuicornis*); 11 – начало формирования функциональной двукрылости (палеозойская веснянка *Lemmatophora typical*); 12 – выраженная функциональная двукрылость (мезозойское перепончатокрылое рода *Pseudosirex*); 13 – типичное крыло современного двукрылого; 14-16 – костализация с редукцией крыла (современные двукрылые); 17 – веерообразное крыло трипса; 18 – редукция крыла без костализации (муха семейства *Anthomyzidae*); 19 – симметричное крыло комарика бабочницы; 20 – «обратная костализация» (саранчовое *Chortippus biguttulus*); 21 – вторичная бескрылость (эмбия).



примеры отдельных стадий развития крыла

возможные пути изменений крыла

4.5. Разнообразие аксиллярных аппаратов насекомых

Представления о путях эволюции обязательного атрибута летательного аппарата насекомых – их аксиллярных аппаратов, ввиду недостаточной освещённости этой темы в литературе, даны по А.К. Бродскому, работа которого, изданная в 1988 году, тиражом чуть более 1 тысячи экземпляров, сегодня стала библиографической редкостью. Автор отмечает значительные сложности в изучении морфологии, функционировании и эволюции аксиллярных аппаратов, особенно в сравнении с эволюцией крыла. В соответствии с логикой автора предполагается историческая связь аксиллярных аппаратов разных групп насекомых с исходным генерализованным типом (рис. 4.24), которому соответствует вариант, представленный в отряде веснянок – одной из наиболее примитивных групп новокрылых насекомых (рис. 4.25).

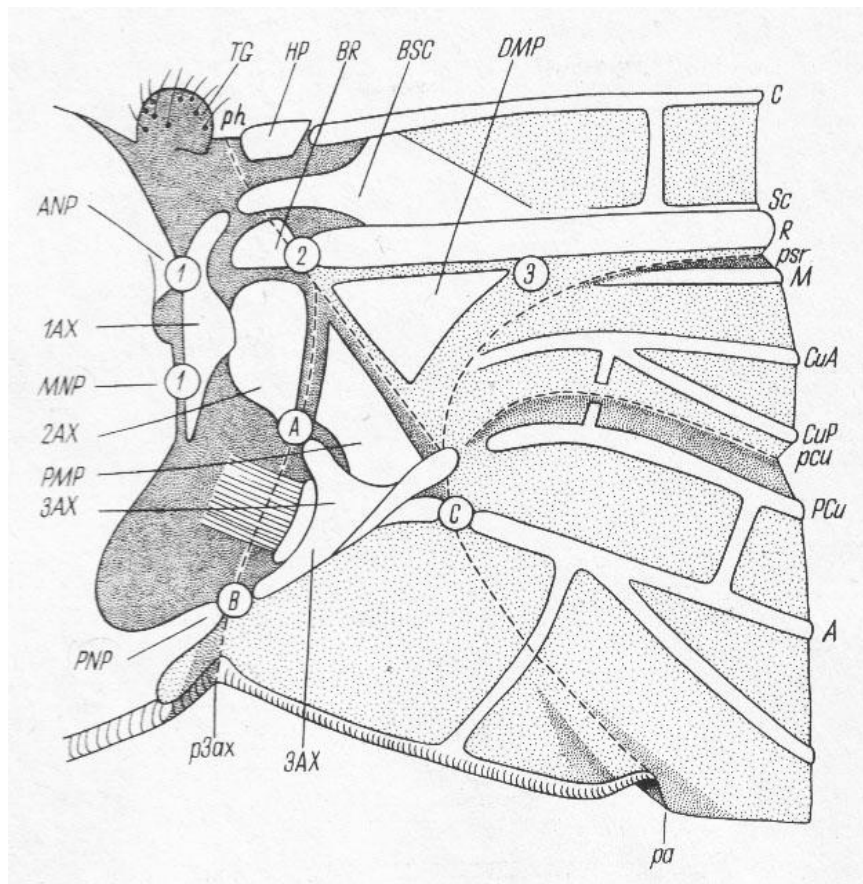


Рис. 4.24. Генерализованный аксиллярный аппарат насекомого [54]

Цифрами обозначены шарниры в основании крыла: 1 – горизонтальный, 2 – вертикальный, 3 – торсионный. Буквами А, В, С указаны суставы, способствующие подгибанию задней части крыла при складывании. 1АХ,

2AX, 3AX – первый- третий аксиллярные склериты. Штриховыми линиями показаны складки крыла. На рис. 4.26 – 4.31 используются те же обозначения

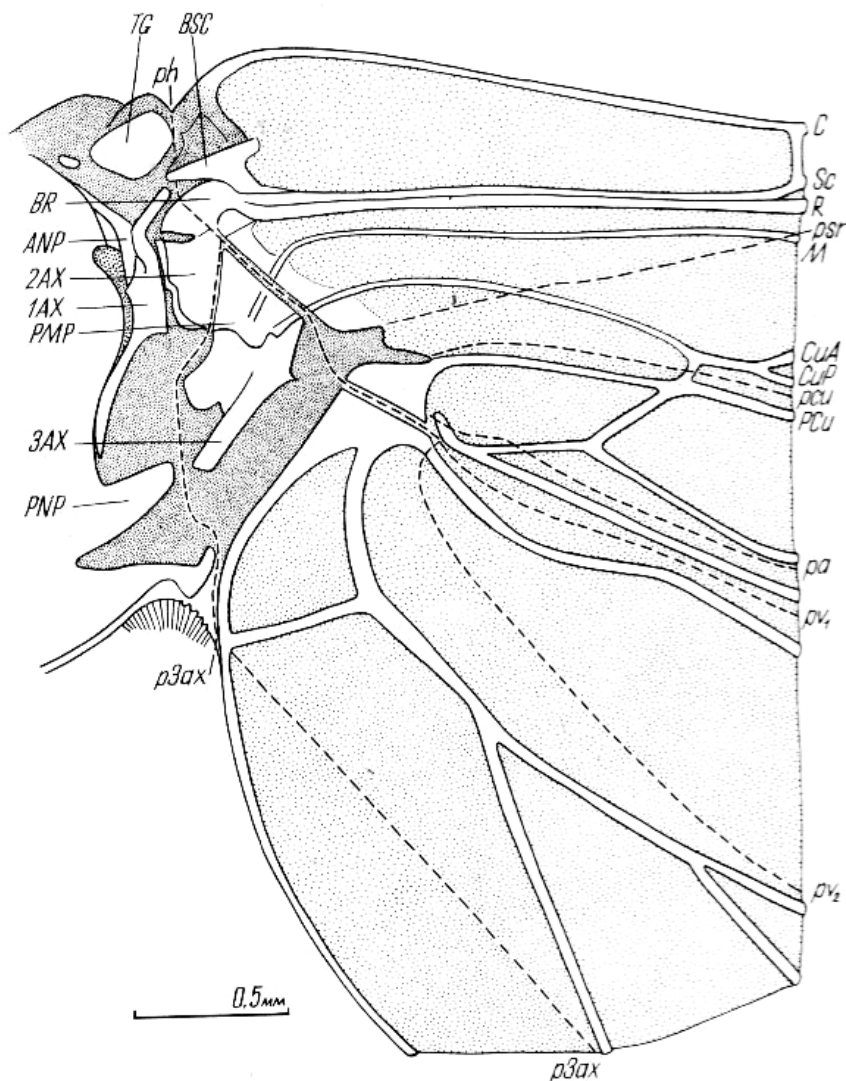


Рис. 4.25. Аксиллярный аппарат веснянки *Isogenus nudecula* [54]

У всех прочих насекомых отличия от генерализованного типа заметнее (рис. 4.27 – 4.31). Наиболее значительны отличия у подёнок и стрекоз. У подёнок передача мышечного усилия происходит не через передний крыловой выступ, а через задний (рис. 4.27). У стрекоз аксиллярный аппарат (рис. 4.28) отличается своеобразием, и его отдельные части не поддаются гомологизации.

Другим близким к генерализованному типу является аксиллярный аппарат вислоккрылок (рис. 4.26).

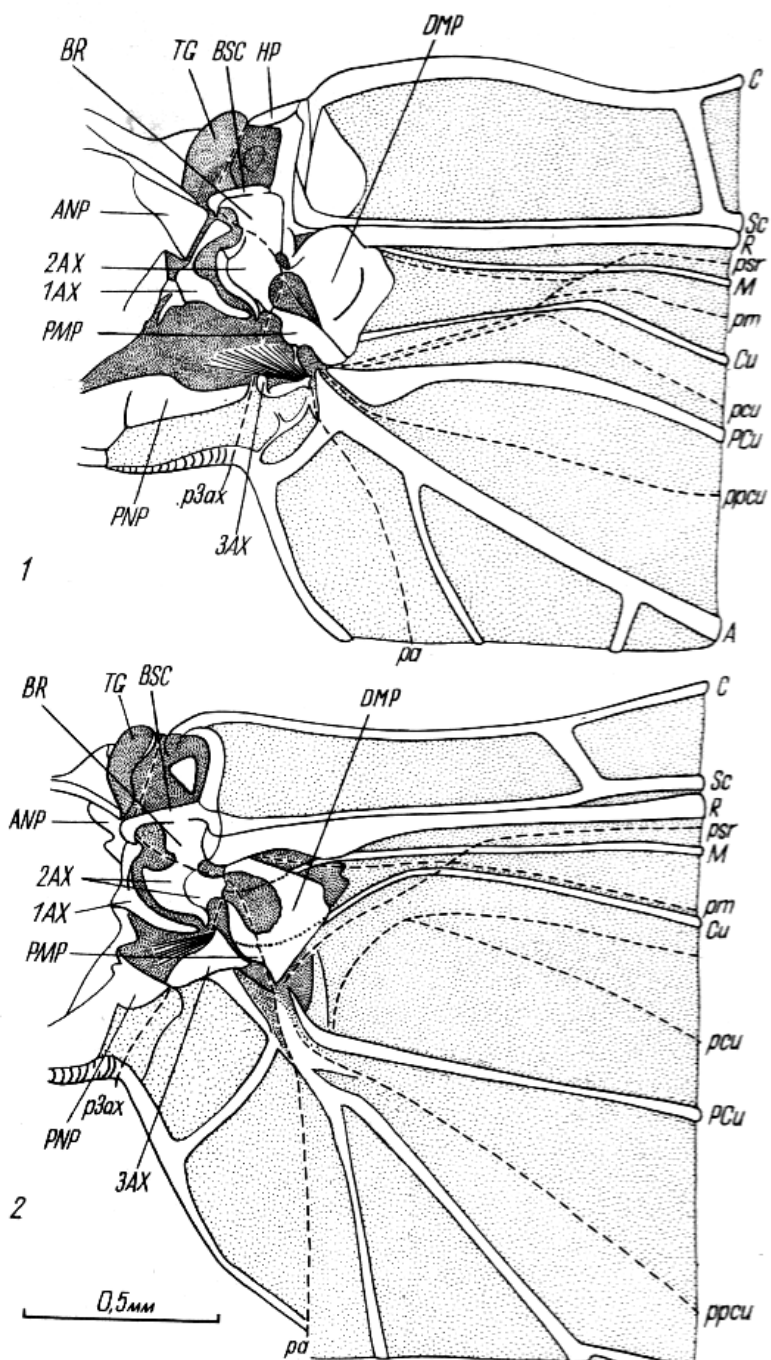


Рис. 4.26. Аксиллярный аппарат переднего (1) и заднего (крыльев вислокрылки) *Sialis morio* [54]

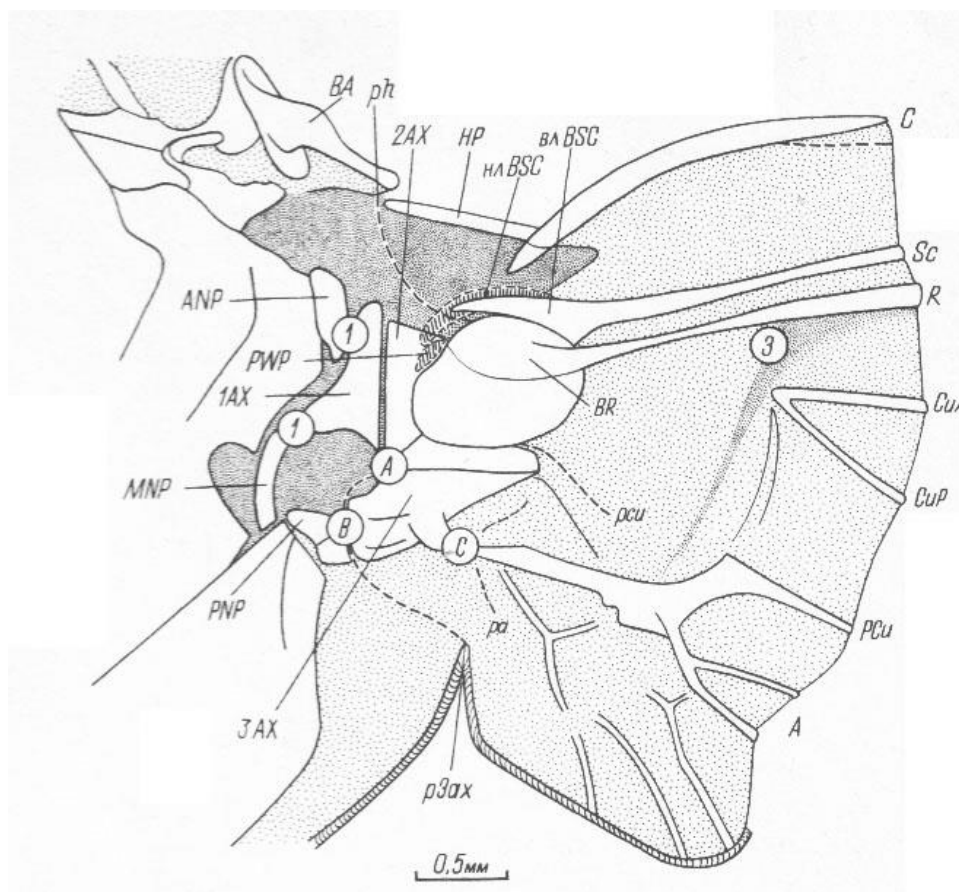


Рис. 4.27. Аксиллярный аппарат подёнки *Siphonurus immanis* [54]

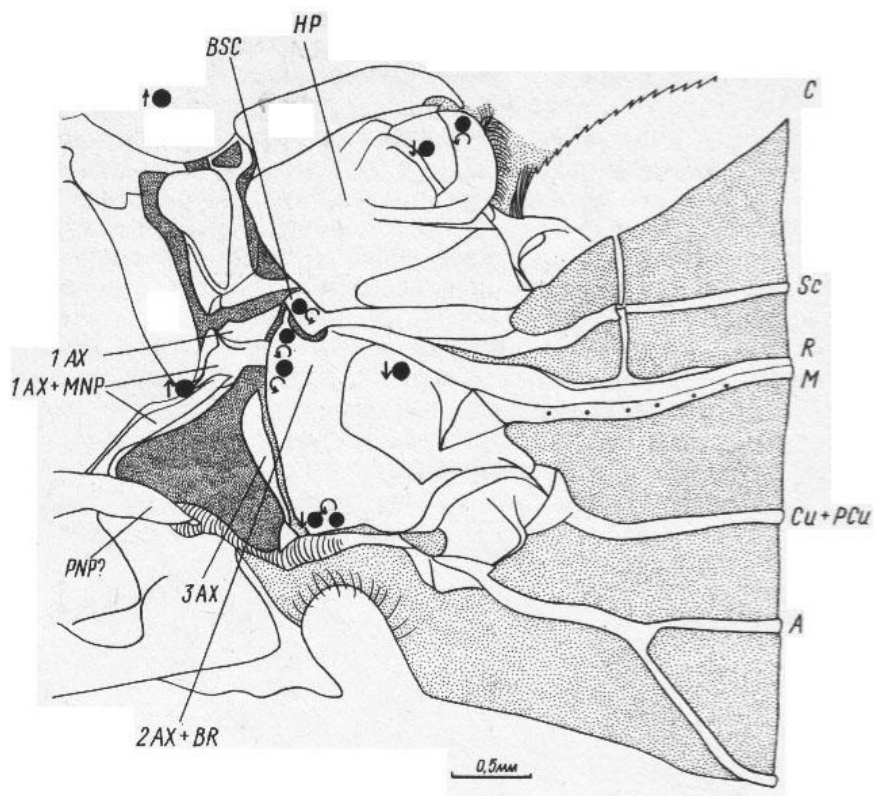


Рис. 4.28. Аксиллярный аппарат стрекозы *Aeshna juncea* [54]

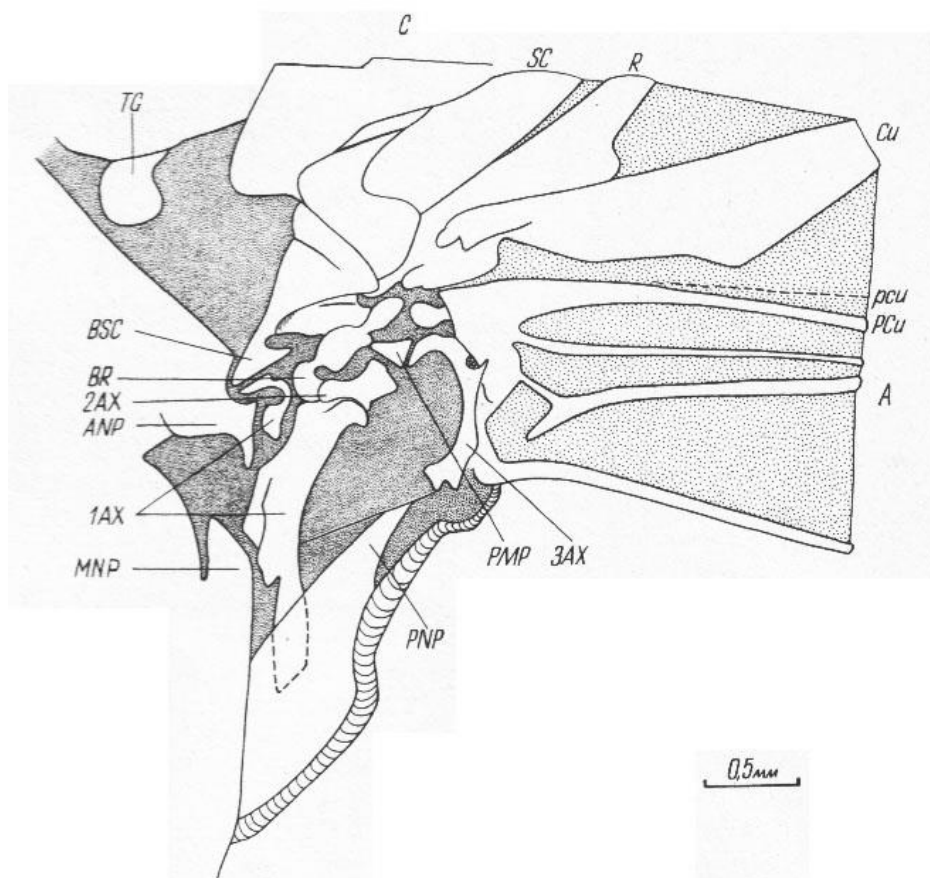


Рис. 4.29. Аксиллярный аппарат переднего крыла бабочки *Phoebis sennae* [54]

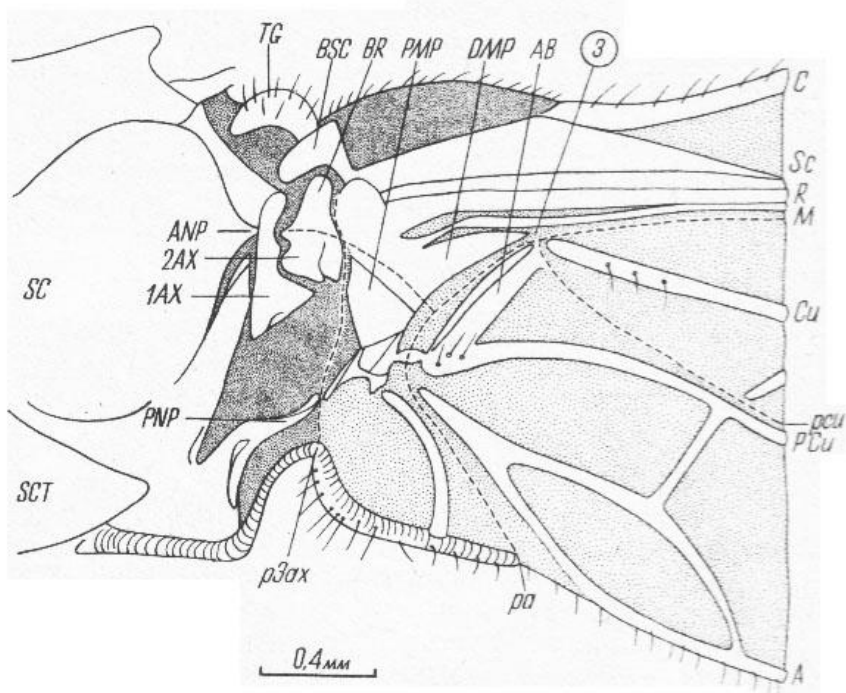


Рис. 4.30. Аксиллярный аппарат сетчатокрылого *Mantispa styriaca* [54]

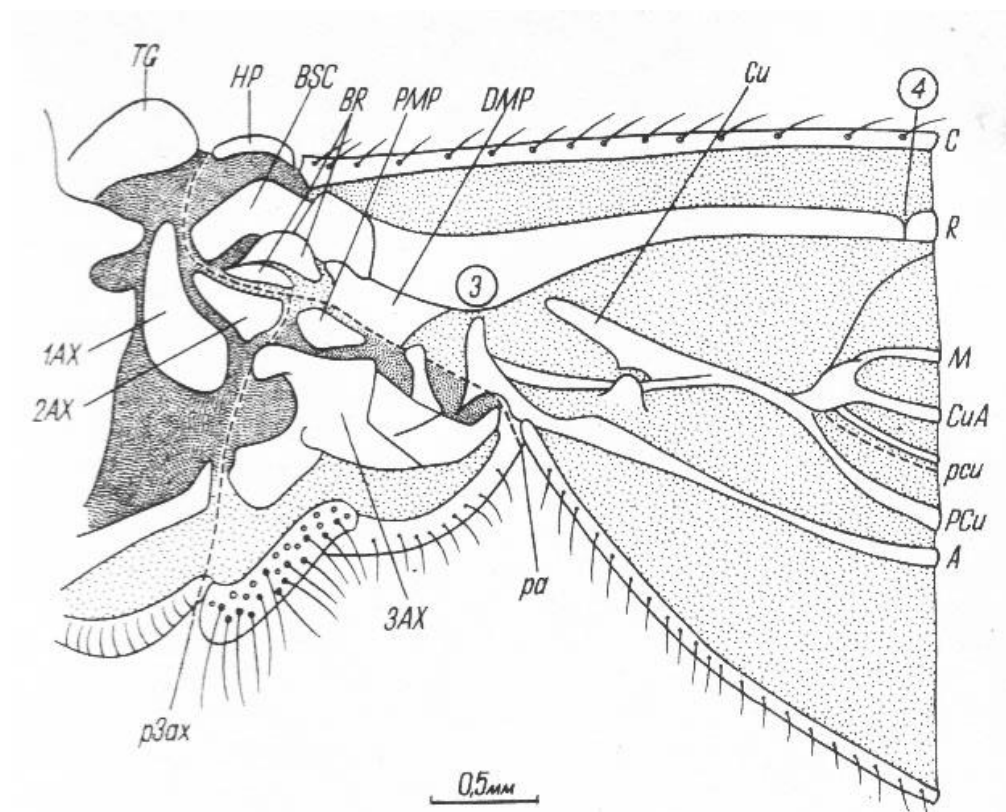


Рис. 4.31. Аксиллярный аппарат двукрылого семейства ктырей *Neoitamus cothurnatus* [54]

Общая тенденция эволюции аксиллярных аппаратов, по мнению А.К. Бродского, сводится к увеличению свободы вращения крыла вокруг продольной оси, что сопровождается модификацией торсионного шарнира. Автор выделяет ряд этапов:

- 1) ослабление оснований медиальной и кубитальной систем жилок возникновением поперечных складок;
- 2) формирование суставных сочленений в основании сзади расположенных систем жилок;
- 3) возникновение нового торсионного шарнира в основании радиальной жилки чуть дальше к вершине крыла относительно старого шарнира;
- 4) параллельное сужение основания крыла.

В соответствии с выделенными этапами развития торсионного шарнира отдельные группы насекомых складываются в следующий ряд: 1) веснянки и вислокрылки; 2) жуки и бабочки; 3) сетчатокрылые; 4) клопы и перепончатокрылые; 5) двукрылые.

Таким образом, иллюстрированные тенденции изменений крылового аппарата насекомых в его историческом развитии, согласно логике А.К. Бродского [1988] сводятся к формированию характеристик, свойственных представителям отряда двукрылых насекомых – наиболее совершенной группы летающих организмов. Поэтому конструктивные особенности именно этих организмов, как наиболее эффективные при минимально возможной сложности могут быть положены в основу конструкции беспилотных летательных аппаратов малого размерного ранга. Что касается не технических, а эволюционно-биологических аспектов обсуждаемой темы, исходя из общей сложности этого вопроса, и с учётом возможностей независимых и разнонаправленных изменений биологических структур во времени, такие выводы могут иметь предварительный и гипотетический характер.

Заключение

Разнообразие структур и функций живых организмов, в том числе, насекомых - неисчерпаемый источник для использования в технических аппаратах различного назначения. То, что природа оттачивала в течение миллионов лет эволюции, может быть воплощено с учётом новейших информационных технологий, с использованием материалов с необходимыми свойствами. Эти задачи стоят перед специалистами технического профиля: инженерами-конструкторами, материаловедами и др. Ещё одним шагом на этом пути могло бы быть познание эволюционных принципов, лежащих в основе происходивших в природе процессов, порождающих интересующие нас объекты и их свойства. Это позволило бы предвидеть новые, ещё нереализованные возможности формообразования у живых организмов. Существующие сегодня в эволюционной биологии подходы, к сожалению, не позволяют приблизиться к этому идеалу. Мы попытались выйти за рамки существующей эволюционной парадигмы, сделав акцент на закономерный характер появления интересующих нас структур, например, особенностей крыловых аппаратов насекомых и других организмов с неоднократным и независимым формированием в соответствии с особенностями внешних условий среды и стартовых позиций эволюционирующих объектов. Предлагаемые закономерности и сценарии эволюционных процессов во многом гипотетичны и могут иметь лишь предварительный характер, но они оправданы как, возможно, первый шаг в нужном направлении. Автор будет считать свою задачу выполненной, если идеи, изложенные в работе, найдут отклик читателя.

Глоссарий

аксиллярные пластинки – небольшие склериты в основании крыла и обслуживающие механическую передачу усилия от крыловых мышц к плоскости крыла, а также служащие для поворотов крыла во время полёта и для обеспечения его складывания в покое

аксокимальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, предполагающий волнообразное изменение осевой части тела, в отличие от *перифокимального*, где изменяются боковые части тела

аксоподиальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, предполагающий «шагание» с опорой на концевые участки оси тела, например, движение пиявок, или гусениц пяденицы

анаэробы – организмы, получающие энергию с помощью различных вариантов брожения, в отличие от дышащих с поглощением кислорода аэробов

антофилия – вариант симбиоза насекомых-опылителей с цветковыми растениями, при котором самцы насекомых «копулируют» с цветами, имитирующими самок

аподема – внутренний вырост покровов *членистоногого* для крепления мышц и других внутренних органов.

апомофия - в кладистике, производное, более продвинутое состояние признака, в отличие от плезиоморфного, исходного состояния

архедиктий – густая сеть неправильных тонких жилок, выражена у вымерших и ряда современных примитивных групп насекомых, например, у стрекоз

архетип - тип строения тела какой-либо группы организмов, лежащий в основе её реально существующих форм, считается предковым состоянием

аэриобионты – обитатели воздушной среды

бластокинез – движение зародыша к новым участкам желтка в яйце

брюшко – *тагма* насекомых и паукообразных, содержащая органы обеспечения метаболических и репродуктивных функций

гемолимфа – жидкость внутренних полостей животных с наружным скелетом, формируется в результате слияния крови с другими жидкими компонентами внутренней среды

гетерономность – несхожесть исходно *гомономных* образований в силу формирующейся специализации

гидробионты – обитатели водной среды

гидроэктолическое движение - по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, предполагающий формирование реактивной струи путём сокращения стенок полостей, например, у головоногих моллюсков

голова – передняя *тагма* членистоногих, обеспечивающая информационную и трофическую связь со средой

головогрудь – передняя *тагма* ряда групп *членистоногих*, у ракообразных и паукообразных содержит разное число сегментов

гомеозис – превращение одной части тела в другую из гомологичного зачатка, происходящее из-за нарушений работы специфических генов, принимающих участие в развитии.

гомология – сходство структур или функций вследствие происхождения из единого предкового состояния или сходства с единым *архетипом*

гомономность – сходство структур организма, расположенных в соответствии с типом симметрии, например, последовательно - при двусторонней симметрии. Противоположное понятие – *гетерономность*, различия в изначально сходных повторяющихся структурах

грасперы – хищники, захватывающие пищу, сопоставимую с собой по размерам благодаря ловчим приспособлениям: клешням, челюстям и др.

грифельки – несегментированные или вторично сегментированные придатки насекомых на нижней части брюшных *сегментов*, могут включаться в состав полового аппарата или исчезать полностью. Возможна *гомология* конечностями, или независимое возникновение у членистых животных

грудь – *тагма* насекомых, предназначенная для локомоции благодаря наличию ходильных ног и крыльев

дивергенция – расхождение признаков родственных групп организмов в их эволюции от предков, основной способ формирования разнообразия в соответствии с дарвиновским вариантом понимания эволюции

диптеризация – редукция числа летательных элементов до пары крыльев. Достигается она параллельно и независимо в разных отрядах либо редукцией одной пары вплоть до её исчезновения

древнекрылые насекомые – широко распространённая в палеозое группа примитивных крылатых насекомых (в современной фауне сохранились лишь стрекозы и подёнки), представители которых не обладали способностью складывания крыльев вдоль тела

жизненная форма – совокупность признаков организмов, живущих в сходных условиях

имагинальный диск – зачаток органа взрослого насекомого с полным превращением, образующийся в теле личинки

имаго – взрослая, у высших групп насекомых – крылатая стадия развития, способная к размножению

кимальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, предполагающий волнообразное изменение формы тела: в осевой части *аксокимальное*, или в боковых частях - *перифокимальное*

коксоподит – первый членик *архетипа* конечности *членистоногих*

комиссура – поперечная нервная перемычка между двумя нервными узлами в сегменте *членистых животных*

конвергенция - схождение признаков неродственных групп организмов при их адаптации к сходным условиям обитания

копеальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, предполагающий веслообразное движение боковых складок тела

костализация – процесс формирования асимметрии крыла насекомого, сопровождающийся укорочением передней части крыла, за счёт слияния и/или редукции жилок и утолщения оставшихся

лобоподы – конечности ряда членистых животных, лишённые суставчатых сочленений, например, конечности гусениц бабочек

мальпигиевы сосуды – орган выделения наземных *членистоногих* в виде трубок, слепо замкнутых с одного конца и открывающихся в полость заднего кишечника. У насекомых и пауков образуются из разного клеточного материала

меланины – группа чёрных пигментов в покровах животных, защищают от коротковолнового излучения и способствуют восприятию энергии внешнего излучения для метаболических целей

мерон – часть *архетипа*, аналогичная органу индивида

миоподальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, основанный на волнообразных сокращениях нижней части тела (подошвы), например у ноги брюхоногих моллюсков

неотения – механизм эволюционных изменений организмов, связанный со способностью размножения в стадии личинки. В результате возможен выход из эволюционного тупика с приобретением уникальных свойств. Большинство крупных эволюционных шагов: возникновение хордовых, цветковых, насекомых, и др. предполагает включение этого механизма

неполное превращение – разновидность метаморфоза ряда групп крылатых насекомых, при котором отсутствует стадия куколки и взрослый организм формируется в ходе ряда последовательных линек личинок или нимф

непрямого действия (мышцы) – мускульные элементы крыловых аппаратов новокрылых насекомых, крепятся к элементам птероторакса, вызывая его деформации, приводящие к подъёму и опусканию крыловой пластинки

новокрылые насекомые – широко распространённая сегодня группа крылатых насекомых (кроме древнекрылых стрекоз и подёнок), представители которых обладают способностью складывания крыльев вдоль тела.

паранотум – парный вырост на грудном и/или брюшном сегменте на границе боковой и спинной стороны тела членистоногих, включая многих насекомых, напоминающий зачаток крыла, может быть подвижным

параподии – нечленистые парные боковые и двуветвистые выросты сегментов тела многощетинковых кольчатых червей, исходно выполняющие двигательные (нижняя ветвь) и дыхательные (верхняя ветвь) функции. Прежде считались гомологами членистых конечностей членистоногих

пеллетный транспорт – особенность планктонных организмов, «упаковывающих» органические отходы в хитиновые сетчатые чехлы, которые опускаются на дно водоёма и предотвращают трату кислорода на их окисление

плевры – боковые уплощённые складки тела трилобитов, гомологичные *паранотумам* насекомых, возможной основе формирования крыльев

плейрит – боковой *склерит сегмента членистоногих*, исходно – место крепления конечности, а в грудных сегментах насекомых, на границе с *тергитами* – место крепления крыльев

полное превращение – разновидность метаморфоза ряда групп крылатых насекомых, при котором присутствует стадия куколки, в которой взрослый организм формируется в ходе почти полной замены тканей и органов личинок из особых имагинальных дисков

половой диморфизм – различия в строении признаков женского и мужского организмов у рассматриваемого вида

преадаптация – появление ключевых признаков органа до начала его использования, как правило, в связи со сменой исходной функции

прокариоты – безъядерные, наиболее просто устроенные организмы, первыми появившиеся в истории Земли. К ним относят бактерий, сине-зелёные водоросли и некоторые другие группы организмов

прямого действия (мышцы) – мускульные элементы крыловых аппаратов древнекрылых насекомых, крепятся непосредственно к крыловым пластинкам

птериальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции, основанный на маховых движениях крыльев или боковых складок тела

птероторакс – сочетание средне- и заднегруды крылатых насекомых, где пропорции их частей изменены в силу специфики полёта. У разных отрядов эти части различаются, затрудняя *гомологию*, и имеют специальные названия

птеростигма (крыловой глазок) – плотное тёмноокрашенное пятно у вершины крыла, служащее, в том числе, для погашения флаттера

резилин – белок покровов *членистоногих*, обладающий уникальными упругими свойствами и участвующий в формировании различных движений резонансного характера

рефрен – совокупность всех состояний, возможных для данного типа органов у родственных групп организмов, которые связаны между собой переходами по определённым правилам. Отдельные группы организмов способны освоить, как правило, лишь часть рефрена

сегмент – модуль, из некоторого числа которых состоит тело *членистых животных*. У ряда форм число сегментов растёт с возрастом животного

склерит – плотный участок покровов *членистоногих*, соединённый с другими склеритами эластичными сочленовными мембранами

скомброидное движение – способ локомоции, характерный для большинства рыб, с колебаниями хвостовой части тела, вариант *аксокимального* движения

стернит – брюшной *склерит сегмента членистоногого*

структурализм – один из подходов, сформировавшихся в науке (в основном - в гуманитарной) к середине прошлого века, основанный на взглядах Платона и отчасти Аристотеля. В основе лежит представление об объективности существования формы ещё до появления содержания, например, допускается существование периодической системы элементов, ячейки которой лишь заполнялись по мере эволюции материи

субимаго – последняя преимагинальная стадия развития подёнок, обладающая способностью к полёту благодаря крыльям, способным к линьке

тагма – группа сегментов *членистых животных*, выполняющих сходные функции и имеющих тенденцию к максимальной интеграции в единую обособленную структуру. Примеры тагм – *голова, грудь и брюшко*

тергит – *склерит сегмента*, расположенный на спинной стороне тела

торнус – резкий угол, образуемый задне-вершинной кромкой переднего крыла, свидетельствующий о едином контуре с задним крылом, и о функциональной двукрылости при полёте

точка Беркнера-Маршалла - состояние атмосферы Земли, при котором содержание кислорода соответствует 10% современного, что приводит к формированию озонового экрана

точка Пастера - состояние атмосферы Земли, при котором содержание кислорода соответствует 1% современного, при котором возможно кислородное дыхание

точка Юри – состояние атмосферы Земли, при котором содержание кислорода соответствует 0,1% современного, что происходит в силу фотодиссоциации воды в верхних слоях атмосферы. При этом на планете возможно существование лишь анаэробов

трансдукция – перенос ДНК из одной клетки в другую, как правило, с помощью вирусов

туловище – *тагма* ряда групп многоножек, соединяющая признаки *груды* и *брюшка* и расположенная после *головы*. Обеспечивает локомоцию, а также репродуктивные и метаболические функции

ундуляция – волнообразное колебание организма или его части, обеспечивающее перемещение в пространстве

хитин – биополимер на основе азотсодержащего производного целлюлозы (мономер - ацетилглюкозамин), составляющий основу покровов *членистоногих*

церки – парные придатки последнего, предположительно 10-го членика брюшка некоторых насекомых, *гомологии* у разных групп насекомых и многоножек спорны, возможно, как и *грифельки*, являются производными брюшных конечностей

цефализация – одна из тенденций прогрессивной эволюции, выраженная у *членистоногих* в последовательном вхождении *сегментов* тела в состав *головы* и в перемещении их нервных центров вперёд с формированием сложно устроенного головного мозга

членистоногие – тип *членистых животных*, тело которых построено из *сегментов*, покрытых линяющими покровами и снабжённых парными членистыми конечностями. Включают насекомых, ракообразных, паукообразных, многоножек и другие менее известные группы

членистые животные – животные, тело которых построено из *сегментов*, повторяющихся вдоль оси тела. Традиционно к ним относят представителей типов кольчатых червей и *членистоногих*

экидизозои – группа предположительно родственных типов животных, способных к линьке (*членистоногие*, нематоды и некоторые др. типы)

экзувий – старые покровы *членистоногого*, сбрасываемые в ходе линьки

эмбрионизация – тенденция индивидуального развития, выражающаяся в задержке выхода из яйцевых оболочек, благодаря чему личинки метаморфоз проходят в яйце и образуется особь, больше похожая на *имаго*

эуподиальное движение – по терминологии Ю.Г. Алеева, способ локомоции с использованием конечностей различной природы, ритмично отталкивающихся от субстрата

Литература

1. Морозов В.П. Занимательная биоакустика. — М.: Знание, 1987, — 208 с.
2. Сколько в мире насекомых? // Природа. — 1992. — №9, — С. 108.
3. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты: учебник для студ. вузов: В 4 т. Т.3. Членистоногие. — М.: Изд. центр «Академия», 2008. — 496 с.
4. Simon H-R., 1994. Die Artenzahl der Insecten. //Entomologische Zeitschrift. Bd. 15, Nr. 1, Essen. S. 1—25.
5. Zhang Z.Q. (Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). Zootaxa, 3703, 1—82.
6. Еськов К.Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. — М.: ЭНАС, 2010. — 312 с.
7. Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. — М.: Мир, 1985. — 576 с.
8. Старобогатов Я.И. Филогения и система членистоногих (Arthropoda) // Успехи современной биологии, 1991. Т. 111, вып. 6. — С. 828—839.
9. Хасина Э.И., Сгребнева М.Н., Ермак И.М., Горбач В.И. Хитозан и неспецифическая резистентность организма // Вестник ДВО РАН, 2005. №1. — С. 62—71.
10. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
11. Присный А.В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоологический журнал. — 1980. — №10. — С. 1575—1577.
12. Батлущая И.В. Изменчивость меланизированного рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия. — Белгород: БелГУ, 2003. — 68 с.
13. Телегина Т.А., Бехоев И.Д., Павловская Е.Е. Состав и функциональные свойства абиогенно синтезированных меланоидиновых пигментов // Известия АН СССР; Сер. биология. — 1988. — №5. — С. 788-792.
14. Nicolaus R.A. Melanins. — Paris, 1968. — 323 P.
15. Александер Р. Биомеханика. — М.: Мир, 1970. — 340 с.
16. Свидерский В.Л. Нейрофизиология полёта насекомых. — Л.: Наука, 1973. — 215 с.
17. Свидерский В.Л. Полёт насекомого. — М.: Наука, 1980. — 136 с.
18. Павлов В.Я. Периодическая система членистых. — М.: Изд-во ВНИРО, 2000. — 186 с.

19. Пономаренко А.Г. Ранние этапы эволюции членистоногих / Введение в палеознтомологию. — М.: КМК, 2008. — С. 254—279.
20. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. — М.: Наука, 1964. — 432 с.
21. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том II. Органология. — М.: Наука, 1964. — 446 с.
22. Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеознтомологию. — М.: КМК, 2008. — 371 с.
23. Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. Ч. 1. — СПб.: Лань, 2000. — 336с.
24. Чайка С. Ю. Происхождение и сегментация насекомых: учеб. пособие; МГУ им. М. В. Ломоносова. — М.: МАКС-пресс, 2003. — 92 с.
25. Расницын А.П. Происхождение насекомых / Введение в палеознтомологию. — М.: КМК, 2008. — С. 279—290.
26. Захваткин Ю.А. Эмбриология насекомых (курс лекций). учеб. пособие для ун-тов. — М.: Высшая школа, 1975. — 328 с.
27. Шаров А.Г. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих (Arthropoda). 1. От аннелид к членистоногим // Зоологический журнал — 1965. — Т. 44. — Вып. 6. — С. 803—817.
28. Шаров А.Г. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих. 2. Происхождение и филогенетические взаимоотношения основных групп членистоногих // Зоологический журнал, 1965, — Т. 44, Вып. 7. — С. 963—979.
29. Войлошников В.Д. Геология. Методы реконструкции прошлого Земли. Геологическая история Земли. — М.: Просвещение, 1979. — 272 с.
30. Назаров В.И. Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу. — М.: Наука, 1991. — 288с.
31. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. — М.: Мир, 1986. — 402 с.
32. Дондуа А.К. Биология развития: учебник. В 2 т. Т. 2: Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. — 239 с.
33. Дондуа А.К. Биология развития: учебник. В 2-х томах. Т. 1. Начала сравнительной эмбриологии. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. — 295 с.
34. Корнюшин А.В. Критический анализ современных представлений о филогении многоклеточных животных // Вестник зоологии. 2004. — Т. 38. — №1. — С. 3—18.
35. Малахов В.В. Новые представления о происхождении Bilateria (Опыт применения метода эволюционной тетрады) // Фундаментальные зоологические исследования. — М.; СПб., 2004. — С. 89-113.

36. Кафанов А.И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. — Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2005. — 208 с.
37. Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. — М: КМК, 2005. — 347 с.
38. Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. — М.: КМК, 2008. — 726 с.
39. Rasnitsyn A.P. Class Insecta Linne, 1758. The Insects (=Scarabaeoda Laicharting, 1781) // History of Insects. Ed. by Alexandr P. Rasnitsyn a Donald L.J. Quicke. Dordrecht / Boston / London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. — P. 65—69.
40. Зелеев Р.М. Проблема «Strepsiptera» в свете возможностей параметрической систематики // Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества. Материалы докладов чтений памяти профессора Э.А. Эверсмана, посвящённых 220-летию со дня его рождения. Вып.3. — Казань: ООО «Новые знания», 2014. — С. 21—27.
41. Зелеев Р.М. Пути, этапы и проблемы в создании параметрической системы крылатых насекомых – В сб. Материалов международной конференции (XXX Любимцевские чтения) «Современные проблемы экологии и эволюции» (Ульяновск, 30-31 марта 2017 г.) — Ульяновск: УлГПУ, 2017. — С.43—50.
42. Зелеев Р.М., Сафин А.Р. Пути и этапы совершенствования параметрической системы веерокрылых насекомых (Insecta, Strepsiptera) // Учён. зап. Казан. ун-та, 2014. — Т. 156. Сер. Естеств. науки. 2014. — Т. 156, — кн. 3. — С. 17—51.
43. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. — М.: Высшая школа, 1980. — 487 с.
44. Kukalova-Peck J. Origin of the insect wing and wing articulation from arthropodan leg // Canadian Journal of Zoology. 1983. — Vol. 61. — P. 1618—1669.
45. Беккер Э.Г. Теория морфологической эволюции насекомых. — М.: Изд-во МГУ, 1966. — 328 с.
46. Дубинин В.Б. Класс Acaromorpha. Клеши / Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов. Т.9. Членистоногие. Трахейнодышащие и хелицеровые. — М.: Изд. АН СССР, 1962. — С. 450—473.
47. Расницын А.П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общ. биол., 1976. — Т. 37. — №4. — С. 543—555.
48. Расницын А.П. // Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын (ред.) Историческое развитие класса насекомых / Труды Пин АН СССР, 1980. — 192 с.
49. Савинов А.Б. О системном подходе к организации насекомых с целью исследования её эволюционных изменений // Макроэволюция (Матер. 1 Всес. конф. по проблемам эволюции). — М.: Наука, 1984. — С. 94—95.

- 50.Мандельштам Ю.Е. Нейрон и мышца насекомого (структурная и функциональная организация нейромоторных систем насекомых). — Л.: Наука, 1983. — 168 с.
- 51.Hoyle G. Muscles and their neurae control. New York, 1983. — P. 690.
- 52.Smith D. S. The organization of the flight muscle fibers in the Odonata / D.S. Smith — J. Cell. Biol., 1966. — Vol. 28. — P.109—126.
- 53.Tiegs. O. W. The fling muscle of insects – their anatomy and histology, with some observation on the structure of striated muscle in general / O.W. Tiegs. Phill. Trans., 1955, — Vol. 238, — P. 221—359.
- 54.Бродский А.К. Механика полёта насекомых и эволюция их крылового аппарата. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. — 208 с.
- 55.Бродский А.К. Строение, функционирование и эволюция крыловых сочленений насекомых. — Чтения памяти Н.А. Холодковского: доклады на 41-м ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского 1 апреля 1988 г. — Л.: Наука, 1989. — С. 3—47.
- 56.Бродский А.К. Аэродинамика полёта насекомых / Алтухов Ю.П. (ред.) Энциклопедия. Современное естествознание. Том 2. Общая биология. — М: Наука Флинта. 1999. — С. 55—62.
- 57.Brodsky Andrei K. The evolution of insect flight. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press. 1994. — 229 p.
- 58.Тыщенко В.П. Физиология насекомых. — М.: Высшая школа, 1986. — 299 с.
- 59.Ноздрачёв А.Д., Поляков Е.Л., Лапицкий В.П., Осипов Б.С., Фомичёв Н.И. Анатомия беспозвоночных: пиявка, прудовик, дрозофила, таракан, рак (Лабораторные животные) / Серия «Учебники для вузов. Специальная литература». — СПб.: Издательство «Лань», 1999. — 320 с.
- 60.Тимофеев-Ресовский В.Н. Полярная изменчивость фенотипического проявления некоторых генных мутаций у *Drosophila* / Избранные труды. — М.: Наука, 2009. — С. 65—74.
- 61.Иванов В.Д. Складывание крыльев живых насекомых // Вестник ЛГУ, 1981. — №15. — С. 101—103.
- 62.Мартынов А.В. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. В кн.: Академику Н.В. Насонову к восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности. Издательство Академии наук СССР, 1937. — С. 83—150.

- 63.Бродский А.К., Иванов В.Д. Строение крылового сочленения *Acanthotermes ahngerianus* Jacobs (Isoptera, Hodotermitidae) в связи с происхождением гомонимии крыльев термитов // Энтомол. Обзорение, 1980. — Т 59. — №4. — С. 746—756.
- 64.Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. — М. —Л., 1949. — 900 с.
- 65.Прингл Дж. Полёт насекомых. — М.: Изд. иностр. лит., 1963. — 179 с.
- 66.Бочарова-Месснер О.М. Закономерности развития птероторакса у полинеоптера в связи с проблемой происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых / Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. — М.: Наука, 1968. — С. 3—26.
- 67.Кузнецов Н.Я. Класс насекомых (Insecta или Hexapoda) / Руководство по зоологии. Беспозвоночные. — М.: Советская наука, 1951. — С. 167—459.
- 68.Чайковский Ю.В. Эволюция. Вып. 22. «Ценотические исследования». — М.: Центр системных исследований ИИЕТ РАН, 2003. — 472 с.
- 69.Бочарова-Месснер О.М. Особенности крыльев как аэродинамических поверхностей // Адаптивные свойства эпителия и его производных. — М., 1979. — С. 69—106.
- 70.Бочарова-Месснер О.М. Таксономическое значение микроструктуры поверхности крыльев насекомых // Доклады АН СССР, 1977. — Т. 237. — №5. — С. 1201—1204.
- 71.Ахмедов Т.Х., Бродский А.К., Галанин И.Ф., Зелеев Р.М. Аппараты с машущими движителями и их природные аналоги. — Серпухов: МОУ «НИФ», 2016. — 360 с.
- 72.Гусев М.В., Гохлернер Г.Б. Свободный кислород и эволюция клетки. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 224 с.
- 73.Колчинский Э.И. Эволюция биосферы: историко-критические очерки исследований в СССР. — Л.: Наука, 1990. — 236 с.
- 74.Свешников В.А. Класс многощетинковые кольчецы (Polychaeta) / Жизнь животных. Т. 1. — М.: Просвещение, 1968. — С. 473—489.
- 75.Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наукова думка, 1986. — 424 с.
- 76.Хитин и хитозан: получение, свойства и применение / Под ред. К.Г. Скрыбина, Г.А. Вихорева, В.П. Варламова. — М.: Наука, 2002. — 368 с.
- 77.Черепанов Г.О., Иванов А.О. Ископаемые высшие позвоночные: учебное пособие. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007. — 202 с.
- 78.Watson D.M.S. The Acanthodian fishes // Philos. Roy. Soc. London. 1937. — V. 228. — No 549. — P. 49—146.

- 79.Мамаев Б.М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энто-
мол. обозрение, 1975. — Т. 54. — Вып. 3. — С. 499–506.
- 80.Саган К. Драконы Эдема: рассуждение об эволюции человеческого мозга. —
М.: Знание, 2005. — 265 с.
- 81.Чернышев В.Б. Происхождение насекомых и их ранняя эволюция с экологиче-
ской точки зрения // Журнал общей биологии. 1997. — Т. 58. — №3. — С. 5—16.
- 82.Лухтанов В.А., Кузнецова В.Г. Что гены и хромосомы говорят о происхож-
дении и эволюции насекомых и других членистоногих // Генетика, 2010. —
Т. 46. — № 9. — С. 1258—1265.
- 83.Рич П.В. Рич Т.Х., Фентон М.А. Каменная книга. Летопись доисторической
жизни. — М.: МАИК «Наука», 1997. — 623 с.
- 84.Жерихин В.В. Избранные труды по палеоценологии и филогенетике. —
М.: КМК, 2003. — 542 с.
- 85.Мельников О.А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела чле-
нистоногих в связи с проморфологией и эволюцией этих животных // Журнал
общей биологии, 1974. — Т. 35. — С. 858—873.
- 86.Родендорф Б.Б. Подкласс Pterygota. Крылатые насекомые / Основы палеон-
тологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. В 15-ти томах. Т.
9. Членистоногие трахейные и хелицеровые. — М.: Изд-во АН СССР, 1962.
— С. 49—374.
- 87.Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. — Л.:
Изд-во ЛГУ, 1978. — 208 с.
- 88.Comstock J. H. & Needham J. G. (1898) The wings of Insects. IX. The Venation
of the Wings of Hymenoptera. The American Naturalist, 32: — 413—424.
- 89.Лайтхилл Дж. Аэродинамические аспекты полёта животных / В сб. статей
«Биогидродинамика плавания и полёта» (Новое в зарубежной науке). — М.:
Мир, 1980. — 176 с.
- 90.Наугольных С.В. Дарвинизм и палеоботаника: факты и гипотезы // Природа,
2009. — № 3. — С. 30-39.
- 91.Гродницкий Д.Л. Эволюция полёта насекомых // Природа, 1994. — №8. — С.
27—32.
- 92.Кордюм В.А. Эволюция и Биосфера. — Киев: Наукова думка, 1982. — 261с.
- 93.Красилов В.А. Нерешённые проблемы теории эволюции. — Владивосток:
Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. — 140 с.
- 94.Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции.
— М.: Мир, 1991. — 455 с.

95. Артюшенко З.Т., Фёдоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. — Л.: Наука, 1986. — 392 с.
96. Кац Н.Я., Кац С.В., Кипиани М.Г. Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР. — М.: Наука, 1965. — 367с.
97. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т. Т. 2. — М.: Мир, 1990. — 344 с.
98. Аверьянов А.О. Надотряд Pterosauria // Ископаемые рептилии и птицы. Ч.1. — М.: Изд-во ГЕОС, 2008. — С. 319—342.
99. Курочкин Е.Н. Протоавис, амбиортус и другие ... // Природа. 1991. — № 12. — С. 43—53.
100. Панютин К. К. Происхождение полёта рукокрылых // Рукокрылые (Chiroptera). — М.: Наука. 1980. — С. 276—286.
101. Попов И.Ю. Загадка теории эволюции – происхождение рукокрылых // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX в. — СПб: Ясный день, 2003. — С.158—175.
102. Cincotta A., Nicolaï M., Bruno H., Campos N., McNamara M., D’Alba L., Shawkey M., Kischlat E., Yans J., Carleer R., Escuillie F., Godefroit P. Pterosaur melanosomes support signalling functions for early feathers // *Nature*. 2022. DOI: 10.1038/s41586-022-04622-3.
103. Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М. Новый аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) из позднего мела Поволжья // Палеонтологический журнал, 2008. — № 6. — С. 61—68.
104. Eaton, C.F. Osteology of Pteranodon. Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 1910. — P. 21—38.
105. Татаринов Л. П. Глава VI. Птерозавры (Pterosauria), или летающие ящеры // Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. — М.: ГЕОС, 2009. — С. 175—195. 377 с. (Труды ПИН РАН; т. 291).
106. Witton M.P. Naish D. (2008). A Reappraisal of Azhdarcid Pterosaur Functional Morphology and Paleoecology. PLoS ONE 3 (5): e2271: — URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002271>
107. Xu X., Zhou Z., Wang X., Kuang X., Zhang F., Du, X. Four-winged dinosaurs from China. // *Nature*, 421 (6921): 335-340, 23 Jan 2003.
108. Баландин Р.К. Анти-Дарвин. Миражи эволюции. — М.: Яуза: Эксмо, 2010. — 352 с.
109. Богатых Б.А. Принципы фрактальной геометрии и проблемы эволюционного процесса // Системный подход в современной науке. — М.: Прогресс-Традиция. — С. 509—520.

110. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. — Саратов: Научная книга, 2002. — 160 с.
111. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели: учебное пособие. — М.: КомКнига, 2005. — 520 с.
112. Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. — М.: ЗАО Издательство Центр-Полиграф, 2014. — 527 с.
113. Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. — Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2013. — 444 с.
114. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. — М. Мир, 1983. — 352 с.
115. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные: новый обобщённый подход. — М.: Мир, 1992. — 583 с.
116. Мейен С.В. Морфология растений в номотетическом аспекте / In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель / Отв. ред. И.А. Игнатьев. М.: ГЕОС, 2007. — С. 162—222.
117. Зелеев Р.М. Построение рефрена жилкования крыла насекомых / Сб. трудов Казанского отделения РЭО. — Казань: Изд-во «Новые знания», 2008. — С. 12—17.
118. Штакельберг А.А. Синантропные двукрылые фауны СССР. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 164 с.
119. Snodgrass R.E. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda // Smithsonian miscellaneous collections. 1938. — Vol. 97 / — N. 6. — P. 1—159.
120. Зелеев Р.М. Вариант построения параметрической системы жизненных форм организмов // Любичевские чтения, 2007. Современные проблемы эволюции (сб. докладов). — Ульяновск: УлГПУ, 2007. — С. 7790.
121. Зелеев Р.М. Возможности формирования крыла и полёта у насекомых // Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества. Вып.2. — Казань, 2012. — С. 3—12.
122. Бей-Биенко Г.Я. (ред.) Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5-ти томах. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. — М.—Л.: Наука, 1964. — 936 с.
123. Бей-Биенко Г.Я. (ред.) Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5-ти томах. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. — М. —Л.: Наука, 1965. — 667 с.
124. Бей-Биенко Г.Я. (ред.) Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5-ти томах. Т. 5. Первая часть Двукрылые, блохи. — Л.: Наука, 1969. — 807 с.
125. Бей-Биенко Г.Я. (ред.) Определитель насекомых Европейской части СССР. В 5-ти томах. Т. 5. Вторая часть двукрылые блохи. — Л.: Наука, 1970. — 943 с.

126. Медведев Г.С. Определитель насекомых Европейской части СССР в 5-ти томах. Т. 3. Перепончатокрылые, первая часть. — Л.: Наука, 1978. — 584 с.
127. Медведев Г.С. Определитель насекомых Европейской части СССР в 5-ти томах. Т. 4. Чешуекрылые, первая часть. — Л.: Наука, 1978. — 711 с.
128. Медведев Г.С. Определитель насекомых Европейской части СССР в 5-ти томах. Т. 4. Шестая часть. Большекрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионовы мухи, ручейники. — Л.: Наука, 1987. — 200 с.
129. Пучков В.Г. Полужесткокрылые семейства Rhopalidae (Heteroptera) фауны СССР (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 146). — Л.: Наука, 1986. — 132 с.

Содержание

	Стр.
Введение	3
1 Принципы организации насекомых.....	5
1.1. Насекомые и их место в животном царстве.....	5
1.2. Общие признаки представителей типа Членистоногих.....	7
1.3. Взаимоотношения признаков разных групп членистоногих...	12
1.4. Признаки насекомых, унаследованных от членистоногих предков...	20
1.5. Новоприобретённые признаки насекомых.....	24
2 Разнообразие насекомых и их крыловых аппаратов.....	28
2.1. Общая характеристика крыла.....	28
2.2. Критерии классификации крылатых насекомых.....	32
2.3. Древнекрылые насекомые.....	35
2.4. Отдельные группы новокрылых насекомых.....	43
2.5. Элементы крыловых аппаратов разных групп насекомых.....	48
3 Этапы эволюционного развития аэро- и гидробионтов.....	54
3.1. Геохронология и развитие форм локомоции.....	54
3.2. Палеонтологические свидетельства эволюции насекомых...	63
3.3. Варианты полёта у других летающих организмов.....	74
4 Общие положения о закономерностях эволюции.....	82
4.1. Эволюционные механизмы крылообразования.....	86
4.2. Рефрены крылообразования и вариантов конечности.....	88
4.3. Палеоэкологические предпосылки формирования крыла.....	101
4.4. Тенденции в эволюции крыла насекомых.....	104
4.5. Разнообразие аксиллярных аппаратов насекомых.....	118
Заключение	124
Глоссарий.....	125
Литература	132