

УДК 57.6, 595.7

© Н. Ю. Клюге

КЛАДОЭНДЕЗИС И НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА ЭВОЛЮЦИЮ МЕТАМОРФОЗА У НАСЕКОМЫХ

[N. Ju. KLUGE. CLADOENDESIS AND A NEW LOOK
AT THE EVOLUTION OF INSECT METAMORPHOSIS]

В современной литературе «филогенетическим анализом», или «клади-стическим анализом», зачастую называют процедуры, которые заведомо не имеют отношения к филогении (например, анализ внутривидовых форм) либо не соответствуют научному мировоззрению (например, анализ филогении на основе принципа экономности эволюции, отвергаемого существующими теориями). В последнее десятилетие мною был разработан эффективный метод анализа филогении (кладоэндезис), представляющий собой прямое продолжение и усовершенствование традиционного изучения филогении путем построения естественной классификации.

Изначально принципы кладоэндезиса были разработаны для изучения филогении поденок (Ephemeroptera) (Kluge, 2004a); они позволили лучше понять гомологии в строении гениталий насекомых (Клюге, 2003), выявить ошибку в описании строения ног личинок скорпионниц — Mecoptera (Kluge, 2004b) и расширить понимание сущности метаморфоза насекомых. Благодаря применению принципов кладоэндезиса удалось значительно уточнить понимание метаморфоза в различных таксонах насекомых и процесс личинной трансформаций отдельных придатков (Kluge, 2005a, 2010d). Изучение процессов личинных трансформаций, помимо прочего, позволило выявить гомологию частей имагинальной максиллы у блох (Aphaniptera) (Клюге, 2002) и личиночной максиллы у двухоботных сетчатокрылых (Neuropteroidea-Birostrata) (Kluge, 2005b).

В данной статье на основе последовательного применения принципов кладоэндезиса обсуждается эволюция онтогенетической трансформации ног и антенн насекомых.

ПРИНЦИПЫ КЛАДОЭНДЕЗИСА

Термин «кладоэндезис» предложен в недавно опубликованной статье (Kluge, Novikova, 2011) для обозначения нового подхода к реконструкции филогении, который разрабатывается мною уже более десяти лет. Термин [«ветвещепление» от греческих слов *κλαδος* + *εν-δεσις*] подчеркивает, что особое внимание при этом подходе уделяется связи апоморфий каждого таксона с характеристиками таксонов более высокого ранга, так что признаки всех таксонов изначально формулируются как иерархически взаимосвязанные.

В этом отношении кладоэндезис противопоставляется модным сейчас матричным методам реконструкции филогении, при которых все признаки формулируются как независимые ни от чего и первоначально заносятся в прямоугольную матрицу, а не в иерархическую систему. При матричных методах филогения каждый раз реконструируется с нуля, как если бы до того ее никто никогда не реконструировал. Такой подход мог бы иметь смысл, если бы существовали методы построения филогении, позволяющие получить окончательный результат (как, например, при химическом анализе). Однако, поскольку при реконструкции филогении мы вынуждены выявлять эволюционные события, однократно происшедшие в прошлом, ни один метод анализа не может гарантировать правильный результат. Бессмысленно поэтому получать филогенетические реконструкции разными методами, чтобы потом сравнивать результаты. Единственным способом реконструкции филогении может быть привлечение всех возможных фактов и теорий для построения единственной модели с тем, чтобы максимально приблизить ее к истинной филогении. Необходимо при этом понимать, что получить результат с заранее заданной точностью в принципе невозможно. Поэтому, даже если не принимать во внимание заведомую ненаучность такого популярного метода матричного анализа, как анализ парсимонии, следует признать, что любые методы матричного анализа бесперспективны.

Кладоэндезис является прямым продолжением того традиционного метода анализа филогении, который был создан задолго до появления эволюционной теории и который породил саму эволюционную теорию и представление о филогении. Важнейшими вехами развития кладоэндезиса можно считать работы Аристотеля (который усмотрел иерархическую закономерность в разнообразии животных), К. Линнея (который разработал эффективный метод описания этой закономерности), французских авторов времен Великой французской революции — Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарка, П.-А. Латрейля и др. (которые поставили вопрос о природе этой закономерности) и Ч. Дарвина (который, объяснив механизм эволюции, сделал эволюционный подход в биологии общепризнанным). Эти авторы и их последователи были убеждены, что иерархическая упорядоченность разнообразия животных отражает реально существующие отношения и что если описать эту упорядоченность в виде иерархической классификации, это позволит понять ее природу. Ч. Дарвин четко сформулировал вывод о том, что строившаяся со времен К. Линнея иерархическая классификация живых организмов отражает их генеалогию (т. е. филогению по терминологии Э. Геккеля): «Таким образом, мы имеем здесь много происшедших от общего предка видов, которые группируются в роды, роды — в подсемейства, семейства и отряды, а все вместе — в один большой класс. Так, по моему мнению, объясняется важный факт естественного распределения организмов в группы, подчиненные одна другой...» («So that we here have many species descendent from a single progenitor grouped into genera; and the genera in sub-families, families, and orders, all in one great class. Thus, the grand fact of the natural subordination of all organic beings in groups under groups ... is in my judgment explained.») (Darwin, 1871: 373). Однако после работ Дарвина некоторые биологи стали считать, что классификация, которую начали создавать раньше, чем открыли филогению, не может быть отражением филогении, а представляет собой что-то иное (хотя что именно иное, никто из них объяснить не может). В действительности же «никогда не было сделано попытки дать этому [иерархичности отношений организмов в классификациях — Н. К.] другое объяснение» («no other explanation has ever been attempted») (Darwin, 1871: 373). Поэтому важным этапом в становлении кладоэндезиса являются работы В. Хеннига, который ввел понятие парафилии и ясно сфор-

мулировал принципы, по которым строится классификация, отражающая филогению (Hennig, 1950).

Главным принципом кладоэндезиса является то, что все данные записываются в виде классификации, в которой все признаки отнесены к иерархически соподчиненным таксонам. При этом новые данные вписываются в уже имеющуюся классификацию, которая по мере накопления новой информации дополняется и детализируется, а при выявлении ошибок — исправляется. Для того чтобы выполнять эту функцию, классификация должна быть способной вмещать в себя все вновь добываемые факты и позволять легко находить их. Разработанные Линнеем (Linnaeus, 1758) и Латрейлем (Latreille, 1802) принципы классификации в значительной степени обеспечили решение этой задачи: благодаря им накопление данных достигло такого уровня, который позволил создать теорию эволюции и реконструировать ту часть филогении, которая нам сейчас известна. Однако нерешенной проблемой до недавнего времени оставалось то, что существовавшие принципы систематики и номенклатуры ограничивали классификацию заранее заданным набором искусственных абсолютных рангов и поэтому не позволяли удобным способом записывать данные обо всех выявляемых иерархически соподчиненных филогенетических ветвях.

Для решения этой проблемы мною была разработана безранговая номенклатура, точнее, система из двух номенклатур («dual nomenclature system»), которая, не вступая в противоречие ни с Международным кодексом зоологической номенклатуры, ни с традициями в употреблении названий высших таксонов, позволяет снабдить однозначными названиями неограниченное число таксонов, распределенных по неограниченному числу иерархических уровней (Клюге, 1999; Kluge, 1999; Клюге, 2000; Kluge, 2009a, 2010c). Данная номенклатура успешно используется на практике: в частности, благодаря ей оказалось возможным произвести полноценную ревизию филогенетической системы поденок — Ephemeroptera (Kluge, 2004a, 2007a, 2007b, 2008, 2009, 2010a, 2010b; Kluge, Novikova, 2011). В этом отношении она принципиально отличается от «Филокода» и некоторых других умозрительных номенклатурных систем, непригодных для практического применения (Kluge, 1910c).

Помимо рациональной номенклатуры, новой особенностью кладоэндезиса является рациональное изложение материала. Вместо повторения в разных разделах, таких как диагноз, описание, сравнение и др., каждый признак записывается один раз в характеристике того таксона, аутапоморфией которого этот признак является. В описании признака даются ссылки на признаки таксонов более высокого ранга, относящиеся к той же детали строения; таким образом, аутапоморфии каждого таксона в явном виде сравниваются со строением, исходным для более высокого ранга.

Исходя из предположения, что каждый признак, обладающий эволюционным консерватизмом (см. раздел «Консервация признаков») и таксономической значимостью, является аутапоморфией некоего голофилетического таксона, можно выявлять новые голофилетические таксоны, продвигаясь в реконструкции филогении.

Если классификация и номенклатура таксонов ограничиваются заранее определенным набором рангов, создание новых голофилетических таксонов может оказаться невозможным; безранговая же номенклатура позволяет использовать классификацию для реконструкции филогении без каких-либо ограничений.

Большое значение для кладоэндезиса имеет введение термина «плезиоморфон» (Kluge, 2004a: 15). Плезиоморфон — это таксон, характеризующийся только плезиоморфиями, так что нет оснований считать этот таксон голофилетическим; в то же время парафилия этого таксона также может

быть недоказанной. Для доказательства парафилии таксона необходимо найти синапоморфию между частью этого таксона и другим таксоном; в этом случае появляется возможность расформировать прежний парафилетический таксон, объединив его часть с другим таксоном на основании найденной апоморфии, которая при этом становится аутапоморфией нового таксона. Таким образом, в филогенетической классификации нет заведомо парафилетических таксонов: как только парафилия таксона становится известной, таксон расформируют. Однако в любых классификациях неизбежно присутствуют плезиоморфоны: их парафилия лишь предполагается, но отсутствие прямого доказательства парафилии (т. е. отсутствие знаний о соответствующих апоморфиях) не позволяет расформировать эти таксоны. Необходимо ясно различать голофилетические таксоны и плезиоморфоны. Для этого предлагается перед названием каждого плезиоморфона писать слово «плезиоморфон» (или латинское «plesiomorphon»), а в таблицах, схемах и указателях, где требуется сокращение, писать сокращенное «pm» или «pm.» — например, «plesiomorphon Permoplectoptera», или «pm. Permoplectoptera». Употребление похожего термина «плезион» вместо термина «плезиоморфон» ошибочно (Kluge, 2004a).

КОНСЕРВАЦИЯ ПРИЗНАКОВ

Прежде чем перейти к обсуждению эволюции метаморфоза следует сказать о важном эволюционном механизме, не имеющем пока объяснения, — а именно о консервации признаков. В ходе эволюции признаки не только возникают и исчезают, но и консервируются и деконсервируются. Консервация признака выражается в том, что он становится неспособным к дальнейшим эволюционным изменениям. Если этот признак оказывается вредным, эволюция не может его уничтожить, но может тем или иным способом привести к тому, что этот признак перестанет мешать выживанию. Поэтому стабильность такого признака никак не может быть объяснена действием естественного отбора; в ее основе должен лежать какой-то генный механизм. Консервация признаков не поддается изучению методами экспериментальной генетики, поскольку признак, оказавшийся законсервированным, не может быть изменен в эксперименте. Явление консервации признаков хорошо известно: традиционные систематики выискивают законсервированные признаки, чтобы использовать их в качестве диагностических. Большая часть апоморфий, на которых основаны наши представления о филогении, является законсервированной: в отличие от незаконсервированных апоморфий их можно проследить во всем голофилетическом таксоне и тем самым убедиться в его голофилии.

Бытует мнение, будто существуют какие-то более консервативные и менее консервативные категории признаков (например, морфологические признаки якобы консервативнее поведенческих, мускулатура якобы консервативнее скелета и т. п.). Некоторые систематики пытаются убедить себя в том, что если признак оказался таксономически значимым в одном таксоне, то подобный ему признак, найденный в другом таксоне, будет иметь такое же таксономическое значение. Это было бы удобно для практической работы систематиков, однако это не так. В действительности, как писал Карл Линней, «то, что в одном роде важно для установления рода, в другом — вообще не имеет значения» («Quae in uno genere ad Genus stabiliendum valent, minime idem in altero necessario praestant») (Linnaeus, 1751: 114, § 169). Каждый законсервированный признак является конкретным признаком конкретного таксона, и его консервация является однократным эволюционным актом. Из-за того что законсервированными и таксономически значи-

мыми являются конкретные признаки конкретных таксонов, а не совокупности аналогичных признаков, таксономические признаки не могут быть адекватно записаны в матрицу таксон/признак, это лишает смысла и все матричные методы филогенетического анализа.

В кладоэндезисе представление о законсервированных признаках играет ключевую роль, поскольку традиционно строящаяся естественная классификация основана главным образом на выявлении законсервированных признаков среди прочих.

В качестве примера законсервированного признака можно привести наличие 6 ног у Hexapoda, точнее — наличие 3 сегментов груди, каждый из которых может иметь по одной паре ног. При всем огромном разнообразии насекомых далеко не всем им нужно иметь 3 пары ног: если ноги оказываются лишними, они не функционируют (как, например, передние ноги Nymphalidae) или утрачиваются; если 3 пар ног оказывается недостаточно, появляются дополнительные локомоторные органы (например, ложноножки). Но общее число сегментов, дифференцированных в качестве грудных, неизменно остается равным 3. В экспериментах на дрозофилах удастся изменить строение того или иного грудного сегмента (например, при мутациях bithorax заднегрудь становится сходной со среднегрудью и несет такую же пару крыльев, как на той), но общее число сегментов груди изменить не удастся. У других членистоногих аналогичный признак (число сегментов груди или аналогичной ей тагмы) может не иметь такой консервативности. Например, у морских пауков (Pantopoda) имеется 4 сегмента с ходильными ногами, но у отдельных видов их число увеличено до 5 или 6. У ракообразных (Eucrustacea) число сегментов груди различается в разных таксонах, а в некоторых случаях (например, у Notostraca и некоторых Anostraca) варьирует индивидуально.

Представление о консервировании признаков очень важно для понимания эволюции метаморфоза.

КЛАДОЭНДЕЗИС И ИЗУЧЕНИЕ МЕТАМОРФОЗА

Эволюцию метаморфоза насекомых зачастую рассматривают вне связи с филогенией; некоторые авторы предлагали классификации типов метаморфоза, не соответствующие филогенетической классификации насекомых. В действительности каждый тип метаморфоза возник однократно и присущ единственной филогенетической ветви.

Филогенетическая классификация обсуждаемых здесь таксонов представляется следующим образом.

1. Hexapoda Blainville 1816 (nom. hier.: Scarabaeus/fg3)
 - 1.1. Entognatha Stummer-Traunfels 1891 (nom. hier.: Podura/fg1)
 - 1.2. Amycerata Remington 1955 (nom. hier.: Scarabaeus/fg4)
 - 1.2.1. Triplura Ewing 1942 (nom. hier.: Lepisma/fg1)
 - 1.2.2. Pterygota Gegenbaur 1878 (nom. hier.: Scarabaeus/fg5)
 - 1.2.2.1. Ephemeroptera Hyatt & Arms 189 (nom. hier.: Ephemera/fg1)
 - 1.2.2.2. Metapterygota Börner 1909 (nom. hier.: Scarabaeus/fg6)
 - 1.2.2.2.1. Odonata Fabricius 1793 (nom. hier.: Libellula/fg1)
 - 1.2.2.2.2. Neoptera Martynov 1923 (nom. hier.: Scarabaeus/fg7)
 - 1.2.2.2.2.1. Plesiomorphon Polyneoptera Martynov 1923 (nom. hier.: Gryllus/f1=Forficula/g1)
 - 1.2.2.2.2.2. Eumetabola Hennig 1953 (nom. hier.: Scarabaeus/fg8)
 - 1.2.2.2.2.2.1. Metabola Burmeister 1832 (nom. hier.: Scarabaeus/fg9)
 - 1.2.2.2.2.2.2. Parametabola Crampton 1938 (nom. hier.: Cimex/f1=Cicada/g1)

- 1.2.2.2.2.2.1. Zoraptera Silvestri 1913 (nom. hier.: Zorotypus/fg1)
- 1.2.2.2.2.2.2. Acercaria Börner 1904 (nom. hier.: Cimex/f2=Cicada/g2)
- 1.2.2.2.2.2.2.1. Panpsocoptera Crampton 1938 (nom. hier.: Psocus/f1=Pediculus/g1)
- 1.2.2.2.2.2.2.2. Condylognatha Börner 1904 (nom. hier.: Cimex/f3=Cicada/g3)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.1. Thysanoptera Haliday 1836 (nom. hier.: Thrips/fg1)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2. Arthroidignatha Spinola 1850 (nom. hier.: Cimex/f4=Cicada/g4)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.1. Hemelytrata Fallen 1829 (nom. hier.: Cimex/f5=Cicada/g5)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2. Plantisuga Dumeril 1806 (nom. hier.: Aphis/fg1)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.1. Psyllaleyroda Kluge 2010 (nom. hier.: Psylla/fg1)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.1.1. Saltipedes Amyot & Serville 1843 (nom. hier.: Psylla/fg2)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.1.2. Scytinelytra Amyot & Serville 1843 (nom. hier.: Aleyrodes/fg1)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.2. Aphidococca Kluge 2010 (nom. hier.: Aphis/fg2)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.2.1. Gynaptera Laporte 1834 (nom. hier.: Aphis/fg3)
- 1.2.2.2.2.2.2.2.2.2.2.2. Gallinsecta De Geer 1776 (nom. hier.: Coccus/fg1)

В данной классификации «nom. hier.» означает типифицированное безранговое иерархическое название (nomen hierarchicum) того же таксона, для которого приведено нетипифицированное безранговое циркумскриптное название (nomen circumscribens). Обсуждения статусов названий, используемых в данной классификации, даны в предыдущих статьях (Kluge, 2010c, 2010d).

При описании метаморфоза наряду с общепринятыми терминами «личинка первого возраста», «личинка второго возраста», «нимфа второго возраста» и т. п. и соответствующих им сокращений «L1», «L2», «N2» оказалось необходимым использовать латинские термины (Kluge, 2010d). Каждый такой термин представляет собой одно сложное слово — примоларва (primolarva), секундоларва (secundolarva), секундонимфа (secundonympha) и т. п. Для описания процессов трансформации при линьке с одного возраста на другой используются прилагательные, образованные от этих терминов («примоларвальный», «секундоларвальный» и т. п.), что было бы невозможным при многословном обозначении возрастов. Термины «личинка» и «нимфа» не имеют общепринятых определений, поэтому при назывании возрастов следует везде использовать сквозную нумерацию: например, если первые два возраста считаются личиночными, а следующие нимфальными, то после секундоларвы следует тертионимфа (а не примонимфа). Поскольку последние возрасты бывают более стабильными, чем предшествующие, для их обозначения можно использовать термины ультимонимфа (ultimonympha) и пенультимонимфа (penultimonympha), или соответствующие им ультимоларва (ultimolarva) и пенультимоларва (penultimolarva). Для соблюдения единой сквозной нумерации возрастов у насекомых с полным превращением личинку последнего возраста следует называть «пенультимоларва»; в данном случае термины «ультимоларва» или «ультимонимфа» не используются, поскольку последний преимагинальный возраст имеет общепринятое название «куколка» (pupa).

Некоторые авторы, описывая метаморфоз насекомых с полным превращением, утверждали, что в ходе его происходит повторная закладка конечностей или даже повторный эмбриогенез. Имагинальные диски круглошовных мух (*Cyclorhapha*) иногда описывают как некие «эмбриональные» ткани, скрывшиеся внутри тела личинки, чтобы заново пройти что-то вроде

эмбриогенеза и породить взрослую муху. Принципы кладоэндезиса не допускают подобных фантазий, поскольку требуют рассматривать метаморфоз любого организма в контексте уже установленного филогенетического положения этого таксона. Круглошовные мухи (*Cyclorhapha*) относятся к *Hexapoda* Blainville, 1816, которые относятся к *Arthropoda* Siebold, 1848, относящимся в свою очередь к *Monostomata* Huxley, 1875 (= *Eumetazoa* Butschli, 1910). Таксон *Monostomata*, помимо прочего, характеризуется тем, что у относящихся к нему видов на ранних этапах эмбриогенеза происходит необратимая дифференциация бластодермы на эктодерму и энтодермально-мезодермальный зачаток. Для *Arthropoda* характерна однократная закладка конечностей каждого сегмента, а для *Hexapoda* — уникальный и очень консервативный план строения грудных конечностей (*ног*), не встречающийся у других членистоногих. В то же время всем *Arthropoda* свойственна способность к регенерации конечностей: при ампутации части конечности из оставшейся части развивается нормальная конечность с полным набором члеников (например, у *Hexapoda* из уцелевшего тазика с вертлугом может развиваться нога, состоящая из тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки). Таким образом, при регенерации нарушается онтогенетическая гомология члеников конечности, но сохраняется онтогенетическая гомология конечности в целом (о термине «онтогенетическая гомология» см.: Kluge, 2005a). Эти же возможности реализуются и в нормальном развитии при любых модификациях метаморфоза: в случаях замены конечностей новая конечность возникает не заново и не из какого-то мифического «имагинального диска», а развивается из остатков тканей предшествующей конечности; расчленение же конечности может при этом возникать заново. Даже такие причудливые образования, как имагинальные диски *Cyclorhapha*, представляют собой лишь особым образом модифицированные предлиночные складки покровов, свойственные всем членистоногим (Kluge, 2005a).

***Amyocerata*: эволюция личочных процессов в антенне**

Принято считать, что при наиболее примитивном метаморфозе развитие идет кратчайшим путем, а такие явления, как замена органа путем его отмирания и последующего восстановления, вторичны. Однако это не всегда так.

Таксон *Amyocerata* Remington, 1955 часто неверно называют *Ectognatha* или *Insecta*, что порождает путаницу и заблуждения (Клюге, 1996; Kluge, 1999; Клюге, 2000; Kluge, 2010c). В действительности *Amyocerata* — это голофилетический таксон в составе голофилетического таксона *Hexapoda*. Наиболее яркой аутапоморфией *Amyocerata* является строение антенн: исходно антенна состоит из одночленикового скапуса, одночленикового педицеллюса и многочленикового флагеллума; к основанию скапуса подходят мышцы от тенториума или иной скелетной опоры внутри головы; скапус вмещает мышцы, идущие от его основания к основанию педицеллюса; других мышц в антенне нет; в ходе эволюции антенн у амиоцерат может происходить лишь редукция мышц, но не появление новых члеников, имеющих мышцы. Следует обратить внимание на очень высокую консервативность этих признаков: независимо от размера, формы и функции антенн у амиоцерат у них никогда не бывает мышц в иных члениках кроме скапуса; в то же время мышцы скапуса устойчиво сохраняются даже при сильном укорочении антенны и редуцируются лишь в исключительных случаях. С тех пор как этот признак был выявлен Иммом (Imms, 1939), не было обнаружено никаких исключений.

В ходе онтогенеза при каждой линьке скапус (с находящимися в нем мышцами) и педицеллюс сохраняются, меняя лишь размер и/или форму;

флагеллум обычно также сохраняет прежнее число члеников, либо число его члеников увеличивается. Увеличение числа члеников флагеллума происходит за счет роста и деления наиболее проксимального членика; иногда имеются также одна или несколько дополнительных зон роста в других участках флагеллума (Imms, 1940). Интересно, что в ряде случаев одновременно с добавлением члеников в проксимальной части флагеллума происходит отмирание и отбрасывание нескольких дистальных члеников флагеллума; в ходе такой линьки общая длина флагеллума и общее число его члеников обычно увеличиваются. Остатки тканей отмерших члеников флагеллума не рассасываются полностью, а сбрасываются вместе с линочной шкуркой, так что такой тип линьки может быть выявлен при изучении пустых линочных экзuviaев (в отличие от сходных процессов в конечностях у некоторых насекомых, при которых все остатки рассасываются). У антенны, линька которой происходит таким способом, вершинный членик не имеет каких-либо морфологических особенностей, поскольку при каждой линьке функция вершинного членика переходит к одному из члеников, бывшему до этого срединным. В некоторых случаях отбрасывание дистальной части флагеллума можно было бы объяснить механическими причинами: вершинная часть флагеллума бывает такой тонкой, что при экдизисе находящиеся в ней ткани не могут выйти из старой кутикулы и обрываются. Однако в некоторых случаях обрыв тканей происходит в таком месте, где толщина флагеллума не препятствует линьке, и не при экдизисе, а задолго до него (Kluge, 2010d: Fig. 24). Линьки с таким предопределенным обрывом дистальной части флагеллума встречаются у *Triplura* (как у *Zygentoma*, так и у *Microcoryphia*), *Ephemeroptera* и *Plecoptera*. Судя по систематическому положению этих таксонов, такой парадоксальный способ роста флагеллума является исходным для *Amyocerata*.

Подобный процесс добавления проксимальных члеников и отмирания дистальных члеников происходит и у многочлениковых каудалий *Triplura*, *Ephemeroptera* и *Plecoptera*.

У поденок (*Ephemeroptera*) в ходе предпоследней линьки многочлениковый флагеллум личинки превращается в тонкий нерасчлененный кольчатый флагеллум субимаго. Как и при предшествующих личиночных линьках, дистальная часть живой ткани флагеллума отмирает, обрывается и остается в личиночном экзувии. Это происходит независимо от того, уменьшается ли при этой линьке общая длина флагеллума или нет.

У *Odonata*, многих *Polynoptera* (*Embliopectera*, *Isoptera*, *Dermatoptera*, *Spectra* и др.) и у всех *Parametabola* флагеллум антенны имеет постоянную вершину, не отбрасываемую при линьках. Судя по всему, такой способ развития возник независимо в разных филогенетических ветвях. У *Cercopoidea* (относящихся к *Parametabola*) при последней линьке происходит преобразование флагеллума, внешне сходное с личиночно-субимагинальным преобразованием флагеллума у поденок: 7-члениковый флагеллум личинки превращается в нерасчлененный кольчатый флагеллум имаго; но при этом в отличие от поденок никакие ткани не отбрасываются. В таксоне *Gallinsecta* (также относящемся к *Parametabola*) возникло необычное линочное преобразование всей антенны, при котором дистальная часть ткани флагеллума отмирает и отбрасывается (см. раздел «*Gallinsecta*: иллюзия конвергенции»); несмотря на это, антенна может иметь оформленные апикальные структуры, всегда находящиеся только на последнем членике (Kluge, 2010d).

У всех насекомых с полным превращением (*Metabola*) антенна личинки утратила строение, свойственное *Amyocerata* (см. следующий раздел). Несмотря на глубокие преобразования, происходящие при линьке с личинки на куколку и далее на имаго, никакого отмирания и отбрасывания тканей

в антенне не происходит. Принято считать, что полное превращение отличается от других типов метаморфоза более глубокими некротическими процессами, однако с вершиной антенны дело обстоит как раз наоборот: исходно для *Amyocerata* она развивается с некрозом, а у *Metabola* это свойство утрачено.

Metabola: полное превращение

Несмотря на общеизвестность типа развития с полным превращением и обилие литературы о нем, до последнего времени было неясно, в чем именно оно выражается. Внешне этот тип развития проявляется в наличии трех стадий: подвижной питающейся личинки, напоминающей червя; неактивной куколки, способной совершать лишь ограниченные движения или совсем неподвижной, и имаго. Оставалось неясным, что именно вызывает у большинства людей ассоциацию личинок (строение которых очень разнообразно) с червями и каков конкретно характер ограничения подвижности у всех куколок.

Уже к началу XX в. стало общепризнанным, что все насекомые с полным превращением образуют голофилетический таксон *Metabola* Burmeister, 1832, для которого зачастую ошибочно используются названия *Holometabola* Burmeister, 1835 и *Endopterygota* Sharp, 1899, исходно предложенные для таксонов иного состава. В современной литературе для этого таксона часто используют название *Oligoneoptera* Martynov, 1923, являющееся младшим циркумскриптным синонимом (Клюге, 2000; Kluge, 2010c) названия *Metabola*.

Доказательства голофилии *Metabola* можно сформулировать так: в любом таксоне, голофилия которого надежно установлена на основании бесспорных аутапоморфий, 1) либо все без исключения виды имеют полное превращение; 2) либо все без исключения виды имеют метаморфоз, отличный от полного превращения; 3) либо (если это больший таксон, включающий в себя *Metabola*) включены все виды, имеющие полное превращение.

Проверить это утверждение прямым путем невозможно, поскольку не все виды насекомых еще известны, а среди тех, которые получили научное описание, большая часть известна лишь по отдельным взрослым экземплярам. В XIX в. метаморфоз был известен для такого малого числа видов, что правильность этого утверждения могла вызывать сомнение. К настоящему времени число видов, метаморфоз которых известен, столь велико, что находка какого-либо исключения из сформулированного выше утверждения представляется невероятной. Сегодня еще можно предположить находку неизвестного вида бабочек с необычными морфологическими признаками, но уже невозможно допустить, что будет обнаружена бабочка, не имеющая полного превращения. Утверждение о голофилии *Metabola* полностью основывается только на принципах кладоэндезиса: оно вытекает из огромного опыта неопределенно большого числа систематиков и других исследователей и наблюдателей, обобщенного в обширной таксономической литературе. До настоящего времени исследователи даже не знали, чем собственно характеризуется полное превращение, однако это не мешало им правильно узнавать этот тип метаморфоза и отличать его от других.

Многие авторы пытались объяснить происхождение полного превращения какими-то причинами — экологическими, морфогенетическими, эмбриологическими либо иными. Однако если *Metabola* представляют собой голофилетический таксон, никакие из этих объяснений не могут быть верными: если бы существовала какая-нибудь причина, приведшая к появлению полного превращения, она приводила бы к повторному появлению такого же типа метаморфоза, и в таком случае таксон, объединяющий всех насеко-

мых с полным превращением, не был бы голофилетическим. Голофилия *Metabola* означает, что полное превращение возникло у одного позднепалеозойского вида, который существовал одновременно со множеством других видов крылатых насекомых; этот эволюционный акт был случайным и настолько маловероятным, что ни разу больше не повторился. Таким образом, следует ставить вопрос не о том, почему возникло полное превращение, а о том, какие именно конкретные свойства возникли у общего предка *Metabola* и были унаследованы всеми его потомками. С этой точки зрения полное превращение почти никто не рассматривал. В моей статье (Kluge, 2005a) сделана первая попытка сформулировать конкретные аутапоморфии *Metabola*, выявленные при изучении лишь нескольких представителей этой группы.

Ключевой особенностью *Metabola* оказалась своеобразная трансформация ног при линьке с личинки на имаго: живые ткани обычно сначала дегенерируют, сильно уменьшаясь в объеме и утрачивая мышцы, а затем растут так, что всегда образуется неподвижный коленный сгиб; поэтому после сбрасывания личиночной кутикулы у куколки ноги всегда оказываются согнутыми в коленях и лишены мышц, которые могли бы их разогнуть. Эта частная особенность законсервирована настолько прочно, что никакие эволюционные изменения не были способны ее изменить. В результате этого у всех *Metabola* куколки теми или иными способами приспособились к существованию с неподвижными ногами: в большинстве случаев это неактивное нахождение в укрытии, в более редких случаях (например у *Culicomorpha*) это приспособление к такому движению, при котором неподвижные ноги не мешают. Таким образом, стало понятно, чем определяется известное свойство куколок делать бесполезные движения туловищем, не имея способности передвигаться.

В предыдущей статье (Kluge, 2005a: 217) я, не имея данных по метаморфозу *Hymenoptera Symphyta*, процитировал статью Ивановой-Казас и Ивановой (1964), где утверждается, что «никаких дегенеративных изменений в гиподерме ног при этом не наблюдается»; на этом основании я отнес личинок *Hymenoptera Symphyta* к группе «коротконогих» вместе с *Lepidoptera*. Однако, как показали мои более поздние наблюдения за несколькими видами пилильчиков (*Tenthredinoidea: Diprion pini* L., *Cimbex femorata* L. и др.), их ноги развиваются по типу ног «длинноногих» личинок, т. е. личиночно-куколичная трансформация ног сопровождается не только полной утратой мышц, но и очень сильным уменьшением количества гиподермы.

Червеобразность личинок большинства *Metabola*, выраженная у разных групп в разной степени, по-видимому, объясняется тем, что личинка общего предка *Metabola* имела очень короткие ноги, сохранявшие полный набор члеников и мышц, свойственных *Hexapoda* (среди современных насекомых такие ноги присущи личинкам многих *Lepidoptera*); эта личинка передвигалась в значительной степени за счет движений туловища, которое имело червеобразную форму. Дальнейшая эволюция форм личинок шла в самых разных направлениях — и в сторону редукции ног до их полной утраты, и в сторону вторичного удлинения ног. Поскольку эволюция личинок во всех случаях начиналась с червеобразного строения, большая часть личинок сохраняет те или иные черты исходного облика. Однообразие роста куколичной ноги (с неизменным формированием коленного сгиба) и удивительное разнообразие способов предшествующей дегенерации части личиночной ткани ноги свидетельствуют о том, что укорочение личиночных ног произошло однократно у исходного предка *Metabola*, а вторичное удлинение личиночных ног происходило многократно в разных таксонах *Metabola*.

Новые наблюдения позволяют предположить, что все *Coleoptera Polyurhaga* имеют единый способ дегенерации личиночных ног с нарушением он-

тогенетической гомологии члеников, как это подробно описано мною для мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) и колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (Kluge, 2005a). У Coleoptera Adepnaga способ дегенерации ног совершенно иной. У плавунца *Dytiscus marginalis* L. и некоторых видов жужелиц (Carabidae) наблюдалось отмирание и растворение тканей дистальной части личиночной ноги без отслоения гиподермы от кутикулы, после чего куколочная нога развивается из тканей, оставшихся в проксимальной части личиночной ноги.

Помимо особой трансформации ног, таксон *Metabola* характеризуется уникальным развитием антенн: антенна личинки не имеет амиоцератного плана строения, у нее нет членика, соответствующего скапусу, и нет никаких мышц внутри; если она многочлениковая, ни один ее членик не соответствует какому-либо членику имаго. При метаморфозе антенна имаго развивается из всей антенны личинки без отмирания какой-либо ее части, но полностью утрачивает личиночное расчленение и приобретает новое, имагинальное. Таким образом, антенны личинки и имаго в целом и онтогенетически, и филогенетически гомологичны, но их отдельные членики не имеют ни онтогенетической, ни филогенетической гомологии. Мышцы скапуса возникают лишь в процессе куколочного развития. В отличие от ног, которые у некоторых *Metabola* в конце куколочного развития могут приобретать подвижность, антенны никогда не приобретают подвижности до самой линьки на имаго.

Другие аутапоморфии *Metabola* описаны автором ранее (Kluge, 2005a).

Gallinsecta: иллюзия конвергенции

Принято считать, что у кокцид (т. е. у червецов и щитовок — *Gallinsecta* De Geer, 1776) метаморфоз самцов имеет сходство с полным превращением. Действительно, в ходе онтогенеза самец кокциды проходит стадию личинки, которая активно питается, не имеет протоптероносов и сильно отличается от взрослого насекомого; стадию нимфы, непитающейся и ведущей неподвижный образ жизни в укрытии; и стадию крылатого имаго, сильно отличающегося от личинки. Сходство ультимонимфы *Gallinsecta* с куколкой *Metabola* усиливается тем, что ее антенны направлены назад и неподвижны (Kluge, 2010d: Fig. 4). У некоторых *Metabola* (Trichoptera, Raphidioptera, Chrysopidae и др.) куколка перед самой линькой на имаго (т. е. в состоянии фаратного имаго) приобретает способность разгибать ноги и ходить на них, но антенны при этом остаются неподвижными и направленными назад (Kluge, 2005a: Fig. 39).

Некоторые авторы даже утверждали, что метаморфоз кокцид представляет собой переходную форму между полным и неполным превращением, поскольку самки развиваются с неполным превращением, а самцы — с полным. Большинство авторов использует более обтекаемые выражения, говоря о конвергентном сходстве между метаморфозом самцов кокцид и полным превращением *Metabola*, но термин «конвергенция» означает лишь сходство, возникновение которого никак не объясняется современной эволюционной теорией.

Червецы и щитовки образуют таксон *Gallinsecta*, голофилия которого представляется бесспорной. Как видно из приведенной выше филогенетической классификации насекомых, у *Gallinsecta* и *Metabola* не может быть никаких общих признаков, которые отсутствовали бы в других таксонах *Eumetabola*. В данной классификации лишь таксон *Parametabola* имеет спорный статус (поскольку некоторые авторы не считают *Zoraptera* сестринской группой для *Acercaria*). Все прочие таксоны, разделяющие *Metabola* и

Gallinsecta, — Acercaria, Condylgnatha, Arthroidignatha, Plantisuga и Arhidocossa — бесспорно голофилетические. Важно отметить, что для доказательства голофилии этих таксонов не понадобились и никогда не понадобятся никакие матричные методы анализа филогении. Каждый из этих таксонов характеризуется уникальными аутапоморфиями, не встречающимися нигде более в живой природе (т. е. внешней группой является не произвольно выбранный вид, а совокупность всех живых организмов), и наличие этих аутапоморфий проверено неопределенно большим числом исследователей для всех известных им видов, что не поддается занесению ни в какую матрицу.

Необходимо было сравнить метаморфоз самцов Gallinsecta с полным превращением у Metabola, чтобы выяснить, есть ли между ними конкретные черты сходства. До недавнего времени этого сделать было невозможно, поскольку было неясно, чем конкретно характеризуется полное превращение. Теперь, когда стало ясно, что ключевой особенностью полного превращения является особая трансформация ног, и что неподвижность антенн у куколок Metabola вызвана их особым строением у личинки, появилась возможность сравнить эти онтогенетические процессы у Metabola и Gallinsecta.

В качестве представителя Gallinsecta мною был исследован крапивный червец — *Orthezia urticae* L. Трансформация ног и антенн при всех линьках обоих полов у этого вида подробно описана в предыдущей статье (Kluge, 2010d). Как выяснилось в ходе этого исследования, при линьках непитающихся «куколкоподобных» нимф самца не происходит никаких процессов, аналогичных трансформации ног и/или антенн при полном превращении: никакие их части не дегенерируют, все мышцы сохраняются, каждый членик следующего возраста развивается из соответствующего членика предыдущего возраста и перед линькой помещается внутри его кутикулы, так что на всех фазах личиночного цикла все членики в принципе сохраняют способность к активному движению.

Тот факт, что пенультимомифа и ультимомифа все время неподвижно находятся в укрытии, по-видимому, объясняется лишь тем, что им нет необходимости передвигаться. У всех Gallinsecta самцы имаго не питаются, но способны летать и спариваться, так что при превращении личинки в имаго исчезает ротовой аппарат и появляются крылья и гениталии. На стадиях пенультимомифы и ультимомифы ротовой аппарат уже полностью исчез, а крылья и гениталии еще имеют вид неподвижных протоптеронов и протопенниса, неспособных функционировать.

В ходе этого же исследования было обнаружено, что при линьках питающихся стадий (это два первых возраста самца и все возрасты самки) происходит уникальная трансформация всех придатков — и ног, и антенн. При каждой такой линьке дистальная часть каждого придатка полностью отмирает, а оставшаяся проксимальная часть утрачивает расчленение и всю внутреннюю мускулатуру. Далее придаток растет, заново приобретая мускулатуру и расчленение и достигая размера больше прежнего; при этом росте 1-й членик придатка (соответственно скапус антенны и тазик ноги) растет, впячиваясь в тело в вывернутом наизнанку состоянии, т. е. покровами внутрь и мышцами наружу. В таком состоянии эти членики пребывают до самого экдизиса, так что их вворачивание и приведение в нормальное положение (мышцами внутрь) происходит благодаря усилиям насекомого, когда оно вылезает из треснувшей старой кутикулы. У *O. urticae* питающиеся стадии держатся на растении при помощи ног; такое функционирование ног на протяжении всего личиночного цикла, при котором ноги претерпевают столь катастрофическую перестройку, возможно благодаря тому, что мышцы, идущие из туловища к проксимальным краям тазика, не дегенерируют и не меняют места своего прикрепления. В результате каждой такой линьки все

Место модифицированных линек в онтогенезе *Metabola* и *Gallinsecta*

Группы	Стадии развития
<i>Metabola: Chrysoperla carnea</i>	L ₁ → L ₂ → L ₃ →>> P → imago
<i>Gallinsecta: Orthezia urticae</i> , ♂	L ₁ => L ₂ => N ₃ → N ₄ → imago

Примечание. L₁ — примоларва, L₂ — секундарва, L₃ — тертиоларва, N₃ — тертионимфа (пенультимонимфа), N₄ — кватронимфа (ультимонимфа), P — куколка. → — обычная линька; →>> и => — модифицированные линьки.

Таблица 2

Модификации линек у *Metabola* и *Gallinsecta*

Тип линьки	Антенны			Ноги		
	изменение строения	отмирание	выворачивание	изменение строения	отмирание	выворачивание
→	—	—	—	—	—	—
→>>	+	—	—	+	±	—
=>	—	+	+	—	+	+

Примечание. См. табл. 1.

членики ног и антенн оказываются онтогенетически не гомологичными членикам соответствующего придатка в предыдущем возрасте. У *O. urticae* это не связано ни с какими морфологическими изменениями, поскольку внешне все следующие друг за другом возрасты выглядят так, как будто развитие протекает поступательно, без какой-либо дегенерации и замены.

Судя по фрагментарным данным, имеющимся для нескольких других видов *Gallinsecta*, можно предположить, что такое парадоксальное развитие у *O. urticae* является не исходным для *Gallinsecta*, а производным от более сложного развития, при котором после подвижной личинки 1-го возраста следует безногая личинка 2-го возраста, а далее — снова подвижная стадия с ногами и антеннами.

В любом случае метаморфоз *Gallinsecta* является уникальной аутапоморфией этого таксона: выворачивание части конечности наизнанку не известно ни у каких других насекомых, включая белокрылок (*Scytinelytra*) или мух (*Cyclorhapha*) с их очень необычными модификациями метаморфоза.

На табл. 1 и 2 приведены упрощенные схемы сравнения метаморфозов у самцов *Gallinsecta* и у *Metabola*, в которой *Gallinsecta* представлены крапивным червецом (*Orthezia urticae*), а *Metabola* — златоглазкой (*Chrysoperla carnea*), поскольку у них совпадает число возрастов. Если составить такую схему, которая учитывает все разнообразие метаморфозов у *Gallinsecta* и у *Metabola*, она будет сложнее, но ее смысл будет тот же: модифицированные линьки происходят у *Gallinsecta* и у *Metabola* на разных стадиях и различаются по характеру модификаций.

Работа выполнена при финансовой поддержке Совета по грантам президента РФ и государственной поддержке ведущих научных школ (грант НШ-3332.2010.4).

- Иванова-Казас О. М., Иванова Н. А. Метаморфоз ивового пилильщика *Pontania capreae* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). I. Гиподерма // Энтомол. обозр. 1964. Т. 43, вып. 2. С. 309—326.
- Клюге Н. Ю. Мифы в систематике насекомых и принципы зоологической номенклатуры // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 4. С. 939—944.
- Клюге Н. Ю. Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 224—243. Английский перевод: Kluge N. J. A system of alternative nomenclatures of supra-species taxa. Linnaean and post-Linnaean principles of systematics // Entomol. Rev. 1999. Vol. 79, N 2. P. 133—147.
- Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань, 2000. 336 с.
- Клюге Н. Ю. Гомология ротовых частей блох (Aphaniptera) // Энтомол. обозр. 2002. Т. 81, вып. 4. С. 808—816.
- Клюге Н. Ю. Об эволюции и гомологии генитальных придатков насекомых // Тр. РЭО. 2003. Т. 74. С. 3—16.
- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. 5th edition. New York: D. Appleton and Co, 1871. 447 p.
- Hennig W. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.
- Imms A. D. On the antennal musculature in insects and other Arthropods // Quart. J. Microscop. Sci. 1939. Vol. 81. P. 273—320.
- Imms A. D. On growth processes in the antennae of insects // Quart. J. Microscop. Sci. 1940. Vol. 81. P. 585—593.
- Kluge N. J. Mitos en sistemática y principios de nomenclatura zoológica / Myths in systematics and principles of zoological nomenclature // Bol. Soc. Entomol. Aragon. 1999. Vol. 26. P. 347—377.
- Kluge N. J. The phylogenetic system of Ephemeroptera. Kluwer Academic Publishers, 2004a. 442 p.
- Kluge N. J. Larval leg structure of Nannochorista and characteristics of Mecoptera // Russ. Entomol. J. (2003) 2004b. Vol. 12, N 4. P. 349—354.
- Kluge N. J. Larval/pupal leg transformation and a new diagnosis for the taxon *Metabola Burmeister, 1832* = *Oligoneoptera Martynov, 1923* // Russ. Entomol. J. (2004) 2005a. Vol. 13, N 4. P. 189—229.
- Kluge N. J. Metamorphosis and homology of mouthparts in Neuropteroidea (Hexapoda: Metabola), with remarks on systematics and nomenclature // Russ. Entomol. J. 2005b. Vol. 14, N 2. P. 87—100.
- Kluge N. J. *Oligoneuria itayana* sp. n. (Ephemeroptera, Oligoneuriidae) — a new mayfly species from Peruvian Amazonia // Russ. Entomol. J. 2007a. Vol. 16, N 2. P. 127—137.
- Kluge N. J. Review of Ameletidae (Ephemeroptera) of Russia and adjacent lands // Russ. Entomol. J. 2007b. Vol. 16, N 3. P. 245—258.
- Kluge N. J. A new taxon *Hermanellonota*, or subtribe *Hermanellini* subtr. n. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Hagenulini), with description of three new species from Peruvian Amazonia // Russ. Entomol. J. (2007) 2008. Vol. 16, N 4. P. 127—137.
- Kluge N. J. New version of the database «Ephemeroptera of the World» as the first experience of a permanent and objective web catalogue in biology // Aquatic Insects. 2009a. Vol. 31, supplement 1. P. 167—180.
- Kluge N. J. Higher system of Atalophlebiinae (Leptophlebiidae) with description of three new species of *Terpides* s. l. from Peruvian Amazonia // Russ. Entomol. J. 2009b. Vol. 18, N 4. P. 243—256.
- Kluge N. J. A new autapomorphy of the taxon Tricoryptera and redescription of *Ephemerythus* // Russ. Entomol. J. 2010a. Vol. 19, N 1. P. 21—30.
- Kluge N. J. Redescription of the taxon *Tricorygnatha* (Ephemeroptera, Tricorythus s. l.) based on new findings in Africa and Indonesia // Russ. Entomol. J. 2010b. Vol. 19, N 2. P. 79—104.

- Kluge N. J. Circumscriptional names of higher taxa in Hexapoda // *Bionomina*. 2010c. N 1. P. 15—55.
- Kluge N. J. Paradoxical molting process in *Orthezia urticae* and other coccids (Arthroidgnatha, Gallinsecta) // *Zoosyst. Ross.* 2010d. Vol. 19, N 2. P. 246—271.
- Kluge N. J., Novikova E. A. Systematics of the mayfly taxon *Acentrella* (Ephemeroptera, Baetidae), with description of new Asian and African species // *Russ. Entomol. J.* 2011. Vol. 20, N 1. P. 1—56.
- Latreille P. A. 1802. Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes. T. 3. Famille naturelle des genres. Paris, 1802. 463 p.
- Linnaeus C. 1751. *Philosophia botanica*. In qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figuris aeneis. Stockholmiae: apud Godofr. Kiesewetter, 1751. 362 p. Русский перевод: Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 452 с.
- Linnaeus C. *Systema Naturae per regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. T. I. Holmiae: Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758. 824 p.

Санкт-Петербургский государственный университет.

Поступила 15 VI 2011.

SUMMARY

Cladoendesis is a method of phylogeny analysis opposed to various matrix methods. In contrast to matrix methods, in cladoendesis phylogenetic trees are not built each time as new ones, but are reconstructed based on the former results. Each character of each taxon is compared with its ancestral condition in the ground-plan of the higher taxon. A revealed part of the phylogeny is represented in a form of hierarchical classification. In addition to the principles of natural classification, elaborated by C. Linnaeus, P.-A. Latreille and others, Ch. Darwin's and others' evolutionary theory, and principles of phylogenetic systematics elaborated by W. Hennig and others, cladoendesis includes rank-free dual nomenclature system (DualNom) and advanced method of text layout elaborated by the author. Important components of cladoendesis are usage of the term «plesiomorpon» and taking into account such important evolutionary events as conservation and deconservation of characters. Cladoendesis allowed the author to make comprehensive revision of the phylogeny of Ephemeroptera, find homology in the structure of the maxillae of adult Aphaniptera, larval maxillae of Neuropteroidea-Birostrata, larval legs of Nannomecoptera and genital parts of some insect taxa. It also allows understanding the nature and evolution of insect metamorphosis.

It is generally believed that initially insect ontogenesis proceeds the shortest way, while such phenomena as substitutions of organs by means of their atrophy and subsequent restoring, are secondary. In contrast to this, flagellum of the antenna of *Amyocerata* initially grows by adding proximal segments and simultaneous loss of distal segments; in many taxa, including *Metabola* (insects with complete metamorphosis), distal segments are not aborted.

Some authors tried to explain origin of the complete metamorphosis by various reasons — ecological, morphogenetic or others. This approach is wrong because all insects with complete metamorphosis constitute a holophyletic taxon *Metabola* Burmeister 1832, i. e. originate from a single ancestral species which got this kind of metamorphosis. If the complete metamorphosis could appear by some reason, it would appear, by the same reason, in some other species, and in this case the taxon *Metabola*, characterized by the complete metamorphosis, would be polyphyletic. Holophyly of *Metabola* is well proven by cladoendesis, but cannot be revealed by any matrix method. Basing on understanding of these facts, the author was able to discover the concrete features which appe-

ared in the common ancestor of Metabola, and, being conserved, were inherited by all its descendants. Among these features — the loss of scapus in larval antenna (that leads to peculiar transformation of antennae in metamorphosis) and the peculiar kind of leg transformation in course of molt from larva to pupa. During the larval/pupal molt, legs lose musculature and get immobile knee bend, so pupa is unable to use its legs. This conserved feature makes most insects to elaborate inactive mode of life in the pupal stage.

It is used to regard that male coccids (Gallinsecta De Geer 1776) have metamorphosis similar to the complete metamorphosis of Metabola. But phylogenetic position of Gallinsecta and Metabola, as revealed by cladoendesis, does not allow to assume common modifications in their metamorphoses. Now, when concrete autapomorphies of Metabola are known, it becomes possible to compare metamorphoses of Metabola and Gallinsecta. Examination of *Orthezia urticae* and some other coccids allows concluding, that metamorphosis of their males has no any modification common with the complete metamorphosis. Inactive mode of life of their nymphs is not connected with any anatomical reason, but purely with the fact that in the course of transformation from the feeding wingless larva to non-feeding winged imago, nymph has already lost mouth apparatus and has not yet got functional wings, so does not need to move. At the same time, actively feeding stages of Gallinsecta, both males and females, have an unusual mode of molt transformation of the legs and antennae; this is a unique autapomorphy of Gallinsecta, not found in any other insect taxon.