УДК 575.86

© **А. П. Расницын**

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА, МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАДИСТИКА И ИСКОПАЕМЫЕ

[A. P. RASNITSYN. MOLECULAR PHYLOGENETICS, MORPHOLOGICAL CLADISTICS, AND FOSSIL RECORD]

Систематика и филогенетика живых организмов уже почти полвека, считая от англоязычной публикации принципов кладизма (Hennig, 1966), находятся на перепутье. Полемика кладистов и традиционалистов (а вначале еще и фенетиков) не утихает, несмотря на явное преобладание голосов сторонников кладизма. Причина, мне кажется, состоит в том, что доминирование создается уверенностью в своей правоте, а не строгостью теоретического обоснования кладизма и убедительностью результатов его применения.

Если говорить только о филогенетике, т. е. о методологии познания родственных отношений организмов, то различие между кладизмом и традиционным подходом оказывается не очень большим по сравнению с пропастью между кладистической и традиционной (филетической) таксономией (Расницын, 2002; Rasnitsyn, 2006; Жерихин и др., 2008), пока речь идет только о первоначальном («pen-and-paper», т. е. «ручном») кладизме самого В. Геннига и его самых верных последователей (Bechly, 2000; Клюге, 2000). Действительно, значение центрального в кладистике метода синапоморфии (сходства по признаку, который предположительно приобретен ближайшим общим предком) было почти сразу же признано и традиционной филогенетикой (Расницын, 1969 : 153—155; Пономаренко, Расницын, 1971), главное отличие которой состоит в использовании большего набора инструментов, включающего прямое прослеживание морфологических рядов и палеонтологических последовательностей форм и признаков (подробнее о методах филогенетики см. Rasnitsyn, 2006; Жерихин и др., 2008).

Иное дело компьютерная «экономная» кладистика, которая из всех прежних средств филогенетики оставила лишь принцип парсимонии, согласно которому эволюция по природе своей экономна, поэтому сходство чаще бывает унаследовано (представляет собой апоморфию), чем возникает независимо (как гомоплазия). Имея мощный компьютер и хорошее программное обеспечение, нетрудно рассчитать наиболее экономную кладограмму, т. е. генеалогическую схему анализируемой группы, содержащую наименьшее возможное число гомоплазий. Важнейшим достоинством этого подхода кладисты считают его объективность, т. е. исключение влияния личности исследователя (его знаний, способностей, интуиции, субъективных предпочтений и т. п.). Полный отказ от экспертной оценки методов и результатов кладисты считают достоинством, перевешивающим все воз-

можные недостатки и негативные последствия, к которым относятся произвольность базового постулата (кто показал, что эволюция экономна?) и в действительности далеко не полная объективность метода. Выбор признаков для анализа и конкретных методов расчета очень зависит от личности исследователя и привносит весьма заметную долю интуиции и субъективности.

Кладисты совершенно не склонны признавать важность перечисленных обстоятельств, поэтому полезно было бы проанализировать не только их методы, но и результаты. Для того чтобы выводы из этого анализа были убедительны и для кладистов, нужно сделать анализ максимально объективным, исключив по возможности все оценки, идущие от опыта и интуиции, и заменив их объективными количественными показателями.

Возможность независимой количественной оценки филогенетической гипотезы существует благодаря тому, что эволюция как исторический процесс оставляет следы двоякого рода: в строении существующих организмов и в геохронологической последовательности ископаемых остатков. Если найти способ оценить степень соответствия между кладограммой и палеонтологической летописью соответствующей группы организмов, можно ожидать, что кладограмма, лучше отражающая генеалогию группы, будет и лучше соответствовать палеонтологическим данным.

Идея сопоставления филогенетической гипотезы с палеонтологической летописью для их взаимного тестирования не нова, и целый ряд методов оценки уже разработан (см. обзор: Pol et al., 2004). Однако использование этого подхода для сравнительной оценки именно филогенетических методов пока еще весьма ограничено, что и побудило меня предпринять некоторые попытки в данном направлении (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2005). Поскольку помимо обычного компьютерного кладизма, который мы условно будем называть морфологическим, в последнее время интенсивно развивается молекулярный, считающийся особенно перспективным, его результаты также были использованы для сравнения. Молекулярный метод использует в качестве кладистического признака последовательность нуклеотидных остатков в генах.

Упомянутые публикации касаются только одной группы перепончатокрылых насекомых, хорошо мне известной, и методически весьма упрощены. В частности, датировки там оцениваются в лучшем случае с точностью до эпохи, что обычно соответствует десяткам миллионов лет. Тем не менее использованный метод оказался продуктивным, а полученные результаты полностью подтвердились новыми, более точными расчетами. Очевидно, справедлива старая истина, что корректный подход важнее точности расчетов. Предыдущие расчеты (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2005) дали как вполне ожидаемые, так и совершенно неожиданные результаты. Ожидаемы были лучшие результаты традиционного филогенетического метода по сравнению с кладистическим — просто потому, что в отличие от кладизма презумпции этого метода (подробнее см.: Расницын, 2002; Rasnitsyn, 2006) включают учет среди прочего последовательности появления групп и их признаков в палеонтологической летописи. Неожиданным оказалось отсутствие сколько-нибудь заметного преимущества молекулярных методов по сравнению не только с традиционным методом, но даже с морфологической кладистикой.

Изменения последовательности нуклеотидных пар в генах могут испытывать лишь очень опосредованное влияние естественного отбора, и трудно представить себе прямое селективное давление в каком-то определенном, сходном в разных группах направлении этих изменений. Поэтому предполагается, что сходные последовательности нуклеотидных остатков в ДНК независимо возникают только случайно, что для достаточно длинных по-

следовательностей маловероятно. В результате деструктивная роль гомоплазии, этого бича филогенетики, становится несущественной. Это рассуждение не абсолютно бесспорно, поскольку некоторые внешне сходные с гомоплазией явления известны и на молекулярном уровне, например, эффект «притягивания длинных ветвей» (long branch attraction) (Felsenstein, 1978). В результате такого «притягивания» филогенетически удаленные группы на молекулярной кладограмме могут оказаться сближенными, если они успели измениться гораздо сильнее, чем другие группы (то ли из-за действительно быстрой эволюции, то ли потому, что остались реликтами некогда большой и долго эволюционировавшей ветви). Однако «притягивание длинных ветвей» считается довольно редким эффектом, которым вряд ли можно объяснить несоответствие между молекулярной кладограммой и палеонтологической последовательностью.

Неожиданный и труднообъяснимый результат предыдущих наблюдений потребовал дальнейших исследований в выбранном направлении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы кладограммы насекомых, отобранные по следующим критериям. Для каждого сравнения используются одна или несколько молекулярных кладограмм, опубликованных не ранее 2001 г., что важно ввиду быстрого развития методов молекулярной филогенетики — ранние схемы могут содержать заметно больше ошибок. Второй элемент сравнения в каждом случае — «морфологическая» (не молекулярная) компьютерная кладограмма или кладограммы, построенные методом парсимонии или максимального правдоподобия: для наших целей это различие непринципиально. Важно, чтобы состав конечных таксонов в исходных отобранных кладограммах перекрывался достаточно широко и можно было в итоге оставить приемлемое число общих таксонов для дальнейших расчетов. Важно также, чтобы не менее половины этих общих таксонов были представлены в палеонтологической летописи. Третий, необязательный элемент сравнения — традиционная «интуитивная» кладограмма, субъективно заслуживающая доверия (моего или коллеги, рекомендовавшего мне эту кладограмму) и содержащая все те таксоны, которые являются общими для двух других отобранных кладограмм. Поскольку найти кладограммы, удовлетворяющие всем этим требованиям, оказалось непросто и в предыдущих исследованиях достаточно определенно выявилось преимущество традиционных кладограмм в степени соответствия палеонтологической летописи, их поискам было уделено меньше внимания. В результате в ряде случаев пришлось ограничиться сравнением только компьютерных кладограмм (см. рис. 1—14). Большую помощь в подборе кладограмм, уточнении датировок первого появления соответствующих таксонов (табл. 1) и в поисках соответствующей литературы мне оказали сотрудники Палеонтологического института РАН (ПИН) Д. В. Василенко, Е. Д. Лукашевич, А. Г. Пономаренко и Ю. А. Попов.

Как я уже упоминал, методы оценки соответствия между кладограммой и палеонтологической летописью неоднократно анализировались, и к настоящему времени исследователи сошлись во мнении, что наиболее перспективным инструментом такой оценки оказываются пробелы в летописи (gaps), т. е. скрытые интервалы (ghost ranges), в течение которых та или иная группа должна была уже появиться, но в летописи этот факт не отражен (Pol et al., 2004). Например, если два таксона по нашему мнению образуют сестринскую пару и, следовательно, должны были возникнуть одновременно, но один из них впервые найден, скажем, в конце юры, а второй — только в палеоцене, то меловой период оказывается скрытым интервалом существования второго таксона. Равным образом, если из пары предок—потомок потомок появляется в летописи раньше предка, интервал, разделяющий соответствующие два события, будет скрытым интервалом существования предкового таксона. Вполне очевидно, что наши оценки длительности скрытых интервалов всегда минимальны,

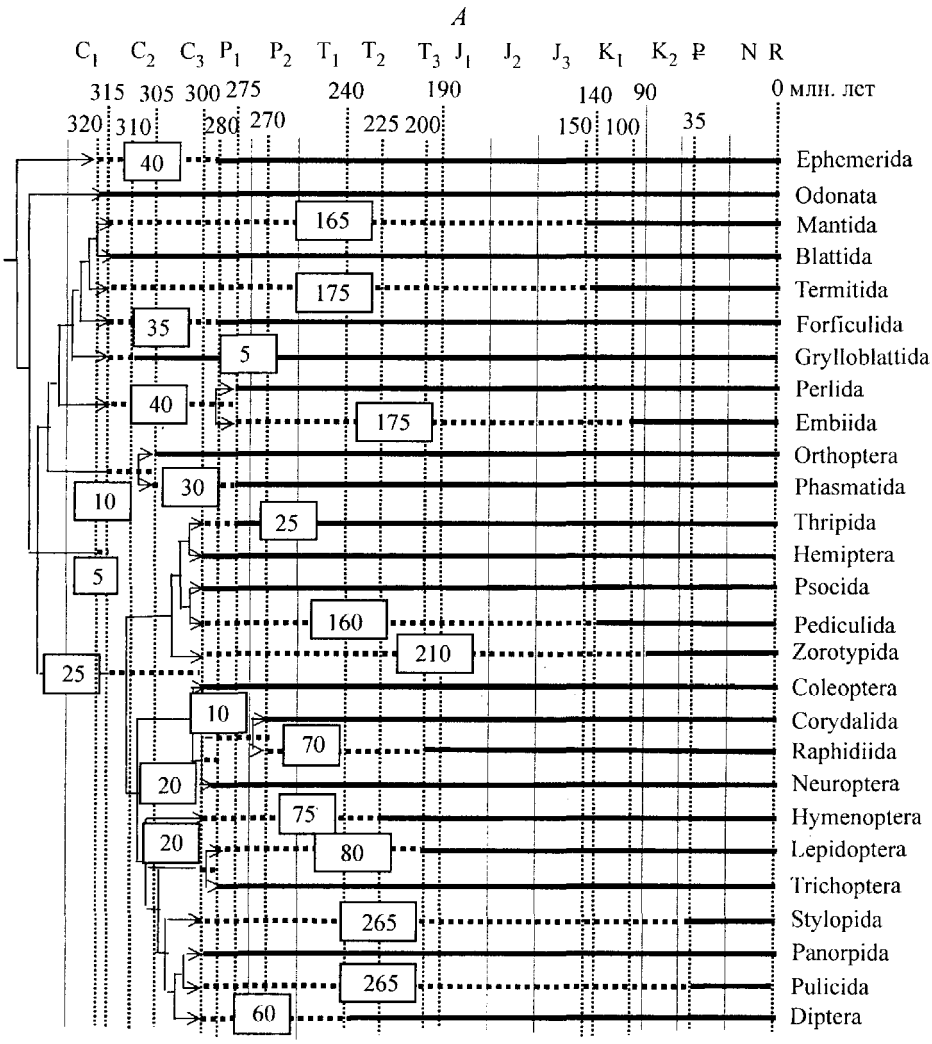


Рис. 1. Кладограммы отрядов крылатых насекомых.

А — морфологическая кладограмма (по: Wheeler et al., 2001, fig. 10), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Wheeler et al., 2001, fig. 12B), *В* — «интуитивная» кладограмма (по: Rasnitsyn, Quicke, 2002, fig. 1), *Г* — неразрешенная (unresolved) кладограмма для тех же таксонов. Условные обозначения к рис. 1—14.[1]

[1] Верхняя строка — эпохи геохронологической шкалы (их границам соответствуют тонкие вертикальные пунктирные линии, но если граница совпадает в пределах точности с уровнем первого появления какого-либо из анализируемых таксонов, она помечается соответственно); вторая (или вторая и третья) строка — датировки стратиграфических уровней первого появления таксонов в палеонтологической летописи (миллионы лет; уровни показаны более толстыми вертикальными пунктирными линиями); названия таксонов даны справа; *толстые горизонтальные линии* — палеонтологически подтвержденный интервал существования таксона; *толстый горизонтальный пунктир* — скрытый интервал (ghost range) существования таксона или клады (ветви кладограммы); *тонкие сплошные линии, завершающиеся стрелками* — линии родства; *цифры в прямоугольниках* — длительность скрытых интервалов в миллионах лет.

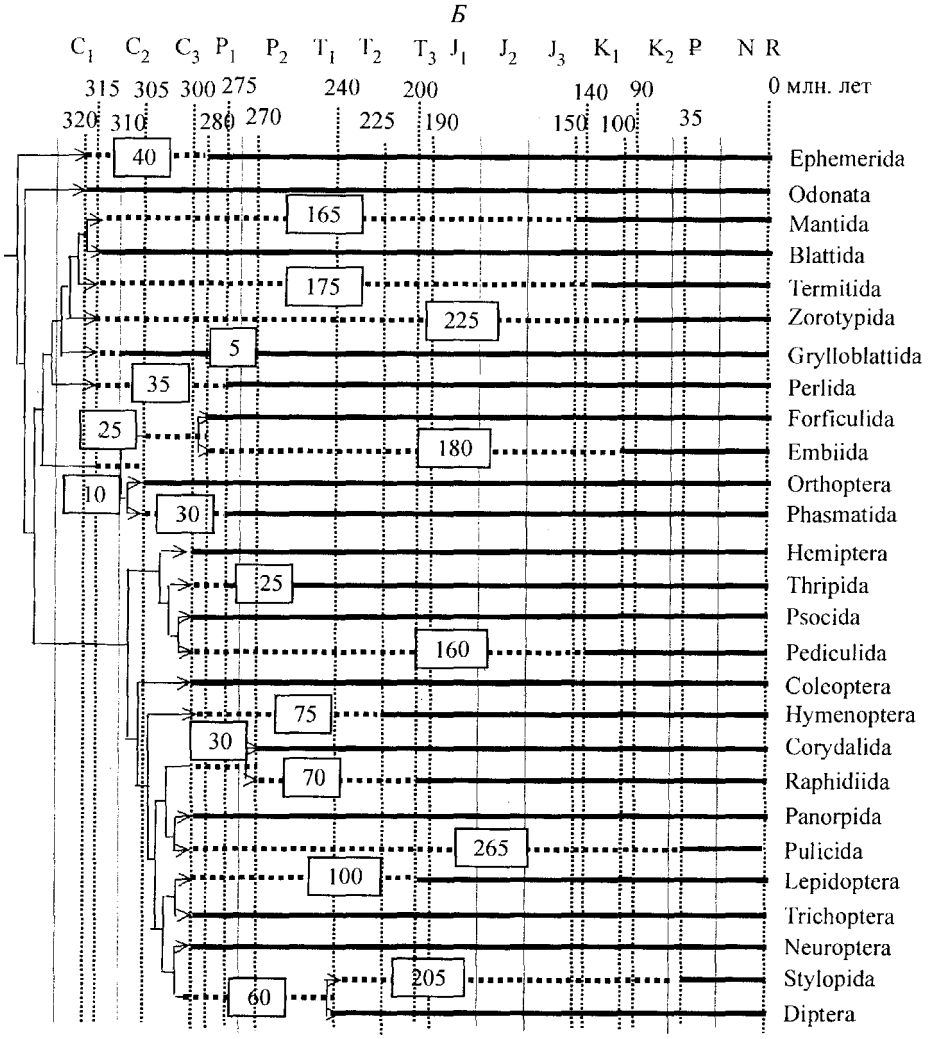


Рис. 1 (*продолжение*).

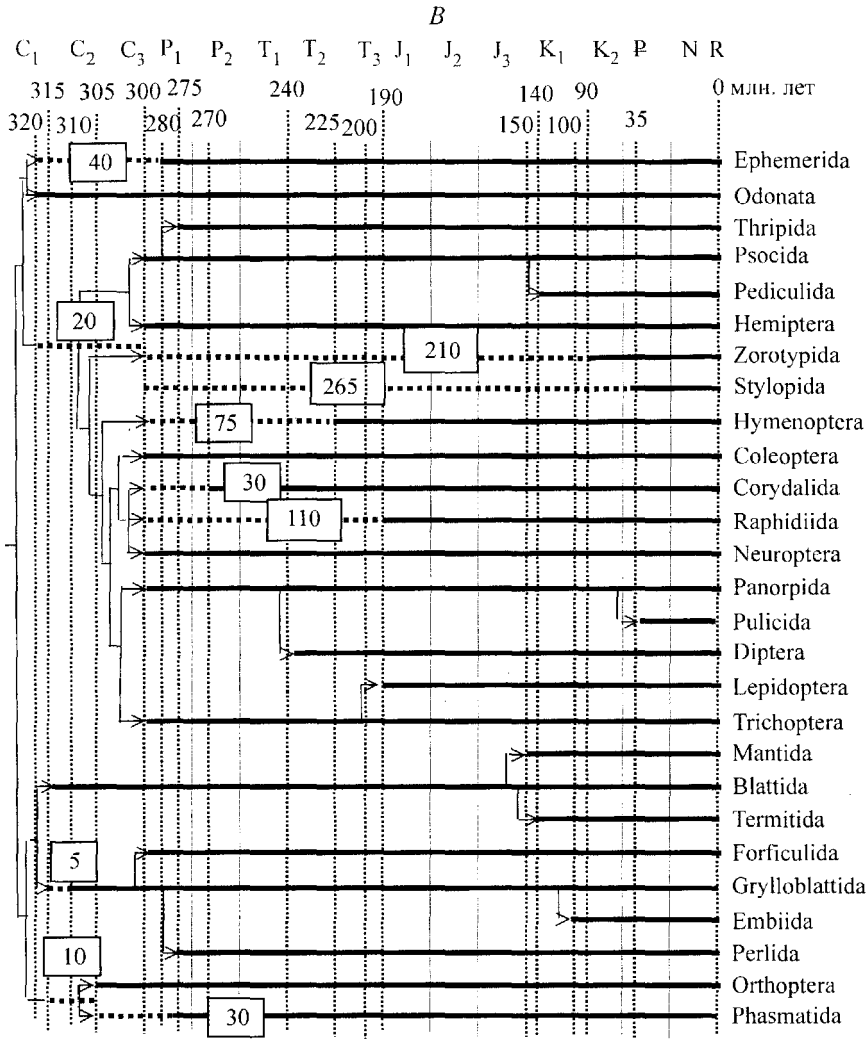


Рис. 1 (*продолжение*).

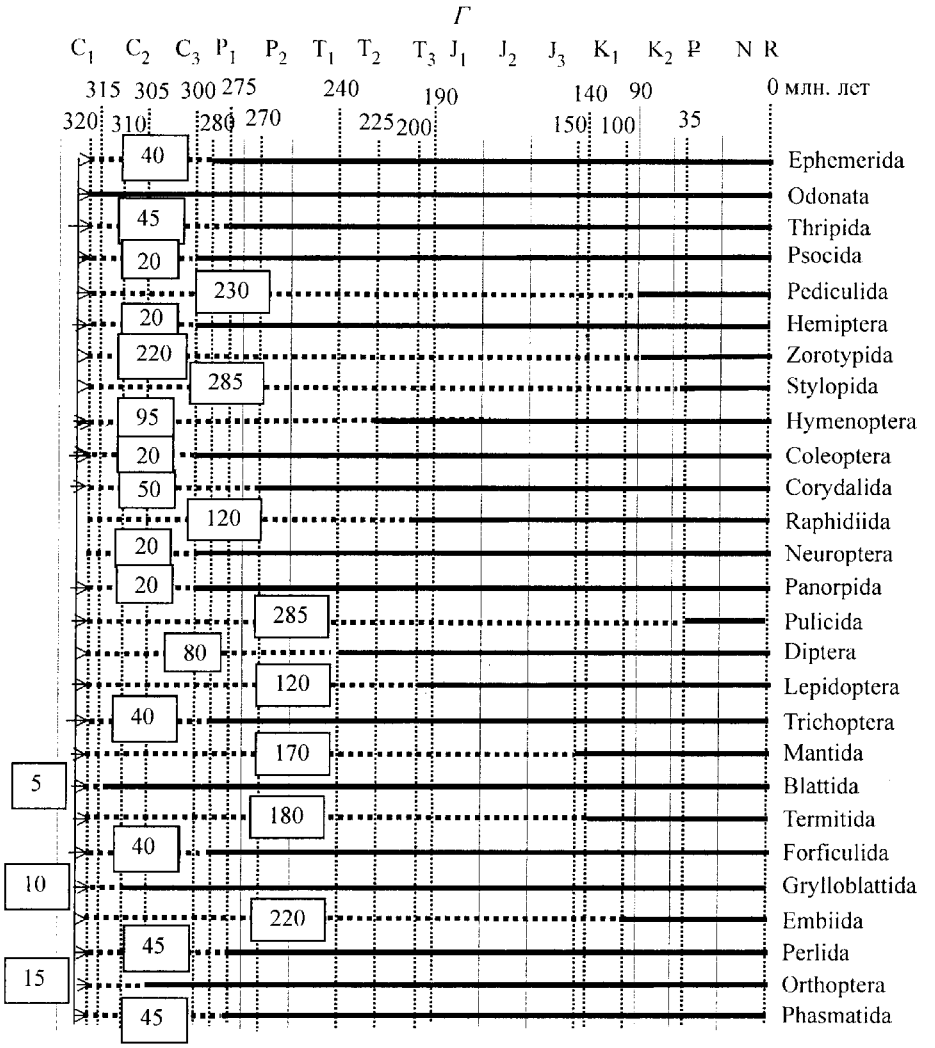


Рис. 1 (*продолжение*).

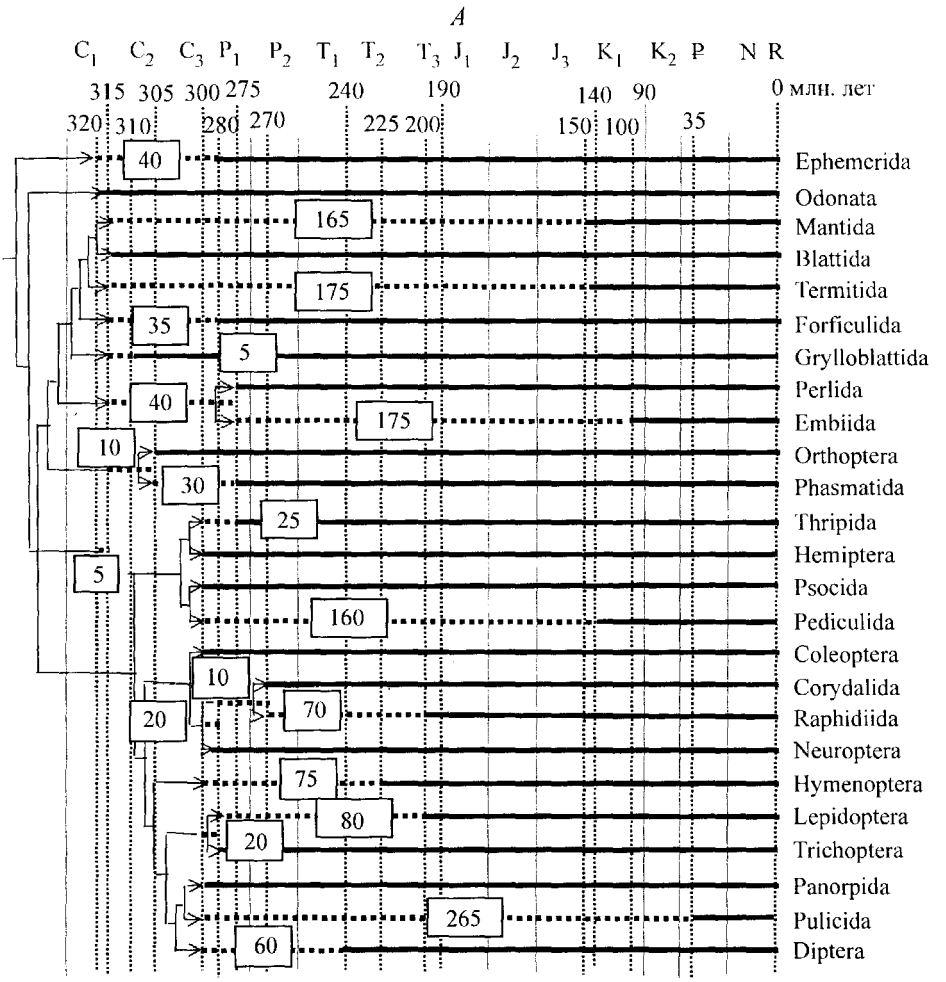


Рис. 2. Кладограммы отрядов крылатых насекомых (иной набор отрядов).

А — морфологическая кладограмма (по: Wheeler et al., 2001, fig. 10), *Б* — молекулярная кладограмм (по: Wheeler et al., 2001, fig. 12B), *В* — молекулярная кладограмма (по: Kjer et al., 2006, fig. 2), *Г* — «инту итивная» кладограмма (по: Rasnitsyn, Quicke, 2002, fig. 1), *Д* — неразрешенная кладограмма для тех ж таксонов.

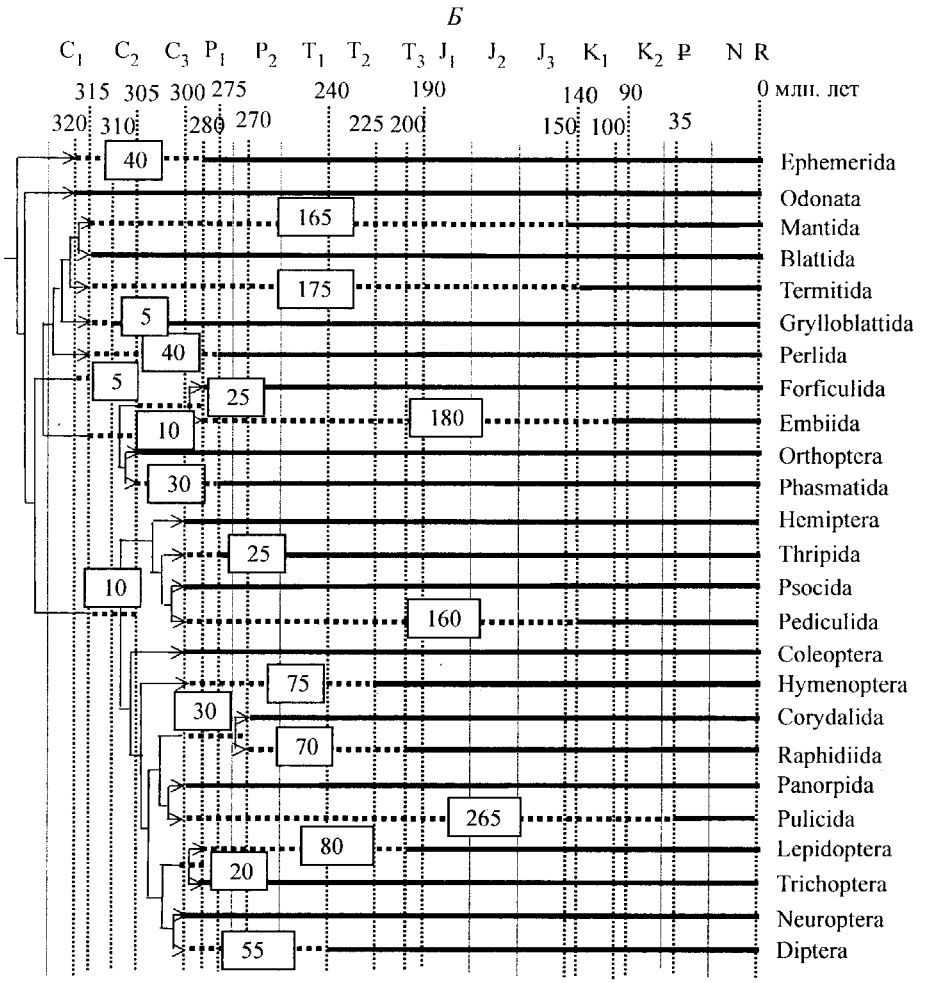


Рис. 2 (*продолжение*).

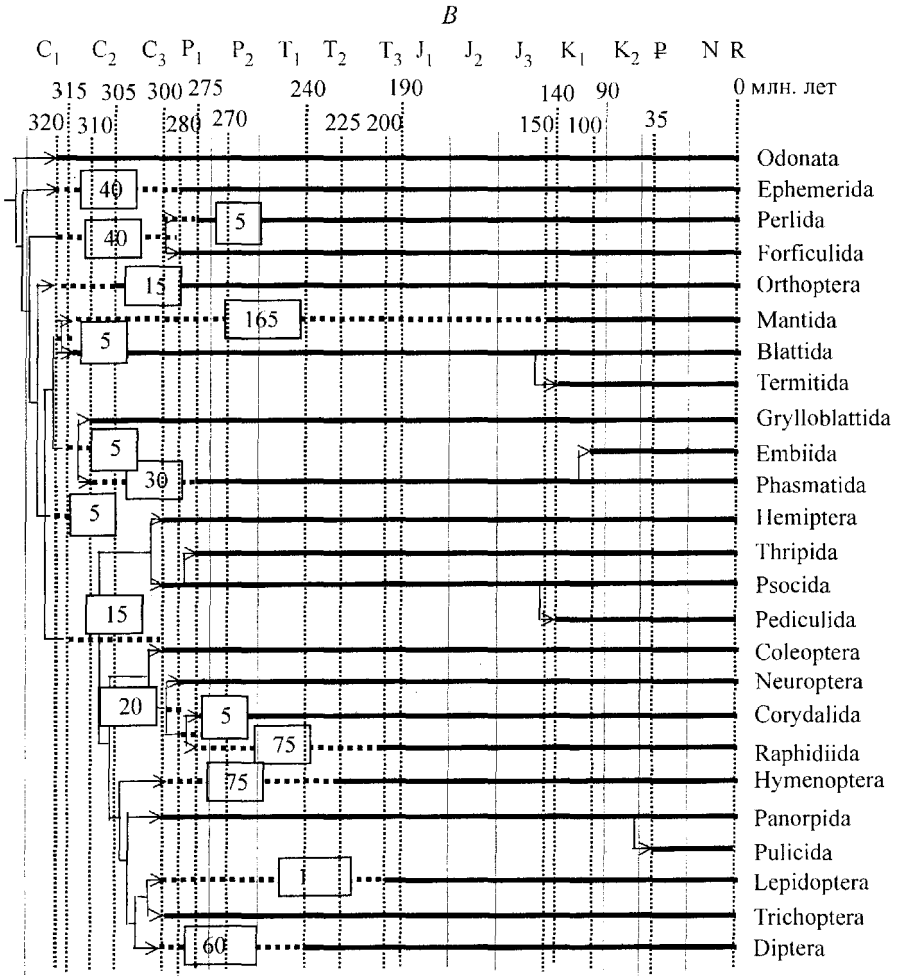


Рис. 2 (*продолжение*).

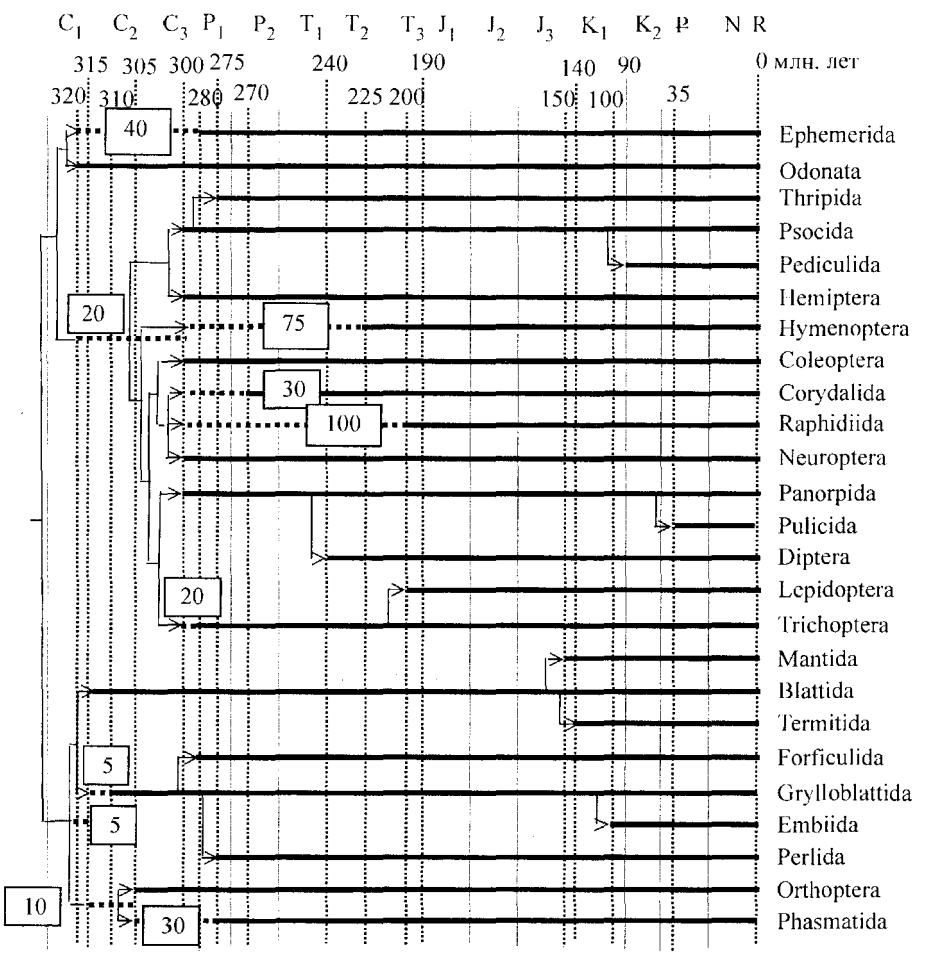


Рис. 2 (*продолжение*).

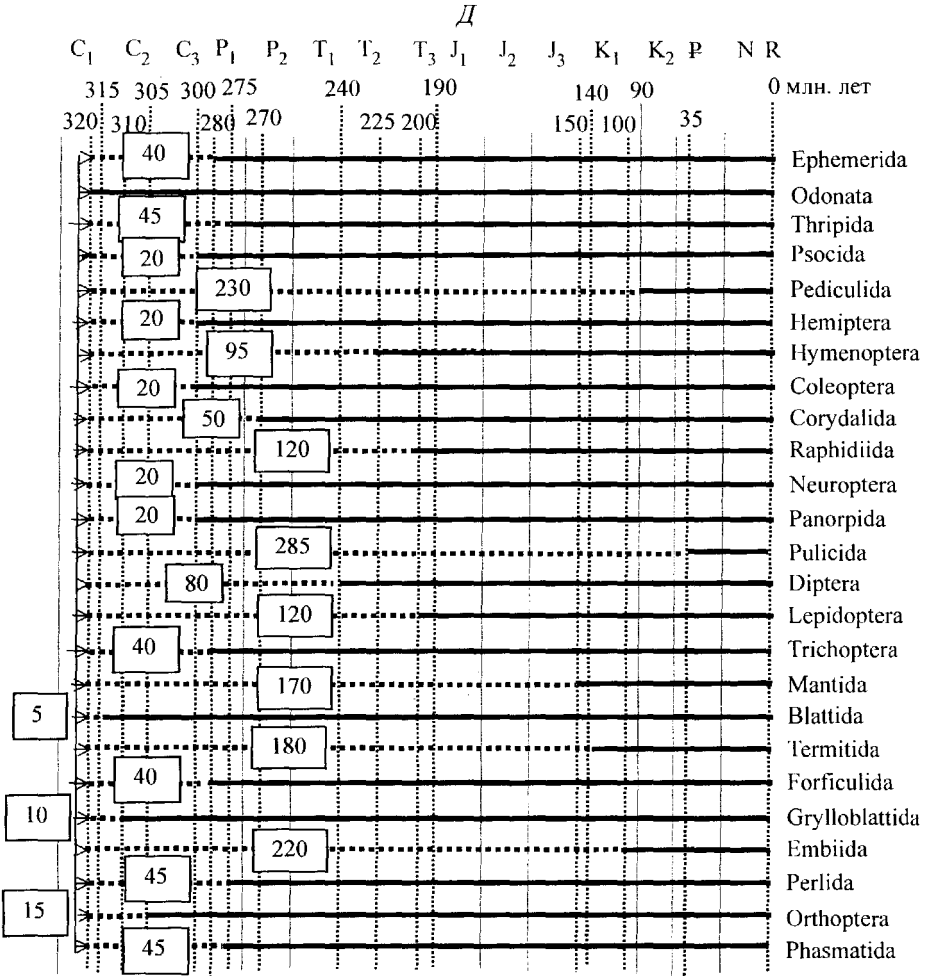


Рис. 2 (*продолжение*).

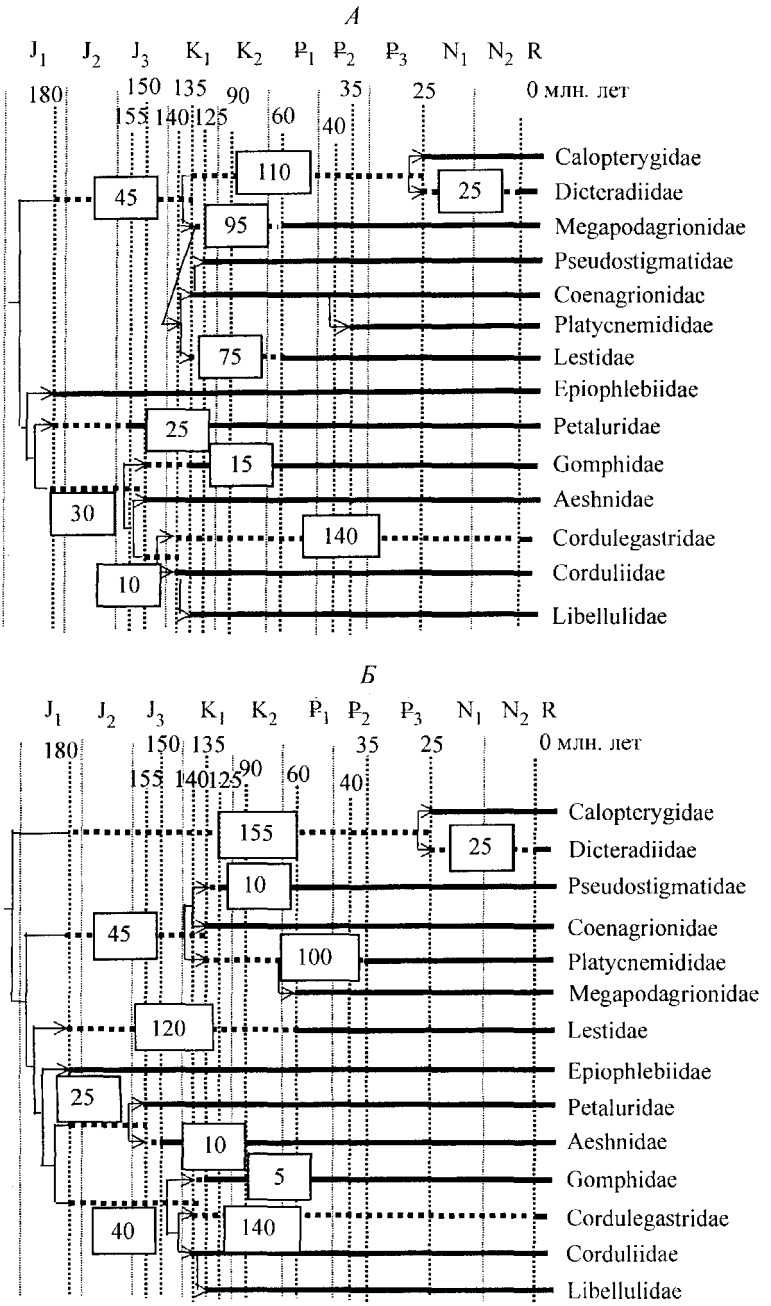


Рис. 3. Кладограммы семейств стрекоз.

А — морфологическая кладограмма (по: Rhen, 2003, fig. 4), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Fleck, 2008, fig. 3), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

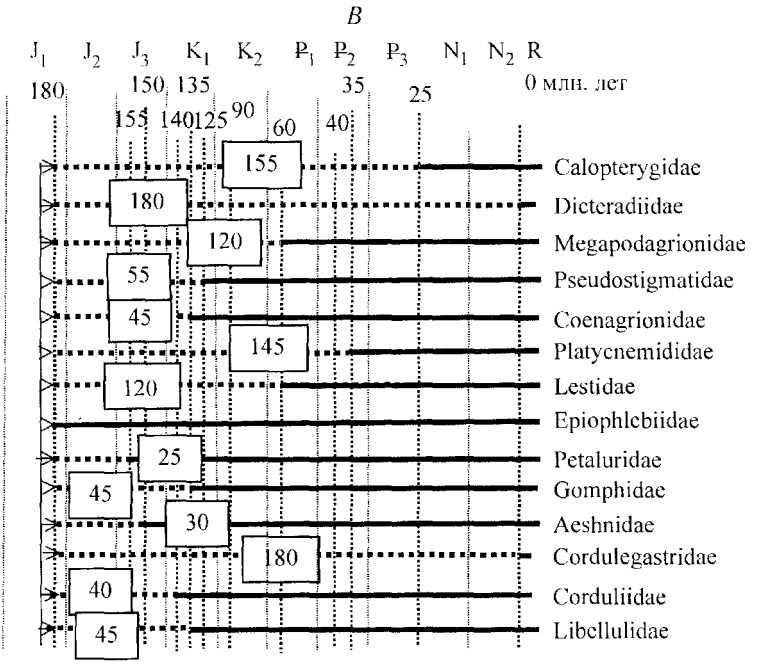


Рис. 3 (*продолжение*).

поскольку мы можем датировать только первые появления таксонов в летописи, но не моменты их возникновения. Это общее свойство палеонтологической летописи, которое приходится принимать как данность, и нет другого способа, позволяющего хоть как-то датировать события прошлого.

Не менее очевидно, что набор и продолжительность скрытых интервалов определяются не только датами первых находок таксонов, но и структурой кладограммы: если некоторую сестринскую пару таксонов мы перестаем считать таковой (т. е. обнаруживаем для этих таксонов другие сестринские группы), скрытыми оказываются (если вообще оказываются) совсем иные интервалы. Именно это обстоятельство и используется в методах оценки соответствия между филогенетическими отношениями и палеонтологическими датировками того или иного набора таксонов. Существующие методы допускают сравнение таких оценок и при различии таксономического состава сравниваемых кладограмм. Однако в нашем случае сопоставление кладограмм представляет не цель анализа, а лишь средство, тогда как целью является сравнение методов построения кладограмм. Поэтому различия, обусловленные неидентичностью набора таксонов в кладограмме, мы устраняем, чтобы упростить процедуру и, отказавшись от нормировки, ограничиться прямым сравнением кладограмм по суммарному объему скрытых интервалов. Именно так было сделано ранее (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2005). Оценка объема скрытых интервалов в этих работах была упрощена: в первом случае подсчитывалось и сравнивалось просто число длинных (продолжительнее двух геологических эпох) скрытых интервалов в каждой из кладограмм, во втором — дополнительно определялась их суммарная длина, но не в миллионах лет, а просто как сумма составляющих интервал геологических эпох. Даже эти грубые методы оказались эффективными, но теперь пришло время для использования более точных инструментов. Тем не менее по некоторым вполне объективным

Таблица 1

Датировки первых появлений таксонов

Таксон	Первая находка	Возраст, млн. лет	Источник
	Pterygota (рис. 1, 2)		
Blattida	Basal Westphalian	315	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Coleoptera	Niedermoschel	300	Каталог ископаемых ...
Corydalida	Soyana	270	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Diptera	Vosges	240	То же
Embiida	Burmese amber	100	» »
Ephemerida	Obora	280	» »
Forficulida	Obora	280	» »
Grylloblattida	Mazon Creek	305	» »
Hemiptera	Carrizo Arroyo	300	» »
Hymenoptera	Madygen	225	» »
Lepidoptera	English Liassic	200	» »
Mantida	Shar Teg	150	Vršanský, 2002
Neuroptera	Obora	240	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Odonata	Namurian	320	То же
Orthoptera	Commentry	305	» »
Panorpida	Carrizo Arroyo	300	Rasnitsyn et al., 2004
Pediculida	Baissa	140	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Perlida	Tshekarda	275	То же
Phasmatida	Tshekarda	275	» »
Psocida	Carrizo Arroyo	300	Rasnitsyn et al., 2004
Pulicida	Baltic amber	35	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Raphidiida	English Raet/Liassic	200	То же
Stylopida	Baltic amber	35	» »
Termitida	Baissa	140	Engel et al., 2007
Thripida	Tshekarda	275	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Trichoptera	Obora	280	То же
Zorotypida	Burmese amber	100	Engel, Grimaldi, 2002
	Odonata (рис. 3)		
Aeshnidae	Solnhofen	150	Притыкина, 1980
Calopterygidae	Aix-en-Provance	25	Nel, Paicheler, 1993
Coenagrionidae	Lower Wealden	135	Jarzembowski, 1990
Cordulegastridae	no		
Corduliidae	Gurvan-Ereniy-Nuru	140	Pritykina, 1986
Dicteradiidae	no		
Epiophlebiidae	Upper Liassic Luxembourg	180	Nel et al., 1993
Gomphidae	Montsec	135	Martinez-Delclos, Nel, 1994
Lestidae	Menat	60	Piton, 1940
Libellulidae	Montsec	135	Whalley, Jarzembowski, 1985
Megapodagrionidae	Menat	60	Nel et al., 1997
Petaluridae	Karatau	155	Притыкина, 1968
Platycnemididae	Baltic amber	35	Коллекция ПИН, определение Д. В. Василенко
Pseudostigmatidae	Santana	125	Carle, Wighton, 1990

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксон	Первая находка	Возраст, млн. лет	Источник
	Psocida Psocomorpha (рис. 4)		
Amphipsocidae	no		
Archipsocidae	Dominican and Mexican ambers	20	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Caeciliusidae	Baltic amber		То же
Ectopsocidae	no		
Epipsocidae	Baltic amber	35	» »
Hemipsocidae	no		
Lachesillidae	Yantardakh	85	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Myopsocidae	Dominican amber	20	Nel et al., 2006
Peripsocidae	no		
Philotarsidae	Baltic amber	35	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Psocidae	Baltic amber	35	То же
Stenopsocidae	no		
	Hemiptera Nepomorpha (рис. 5)		
Aphelocheiridae	Willershausen	5	» »
Belostomatidae	Solite	215	» »
Corixidae	English Lias	200	» »
Gelastocoridae	Santana	125	Ruf et al., 2005
Helotrephidae	no		
Naucoridae	Solite	215	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Nepidae	Solnhofen	150	То же
Notonectidae	Solite	215	» »
Ochteridae	English Lias	200	» »
Pleidae	no		
Potamocoridae	no		
	Hymenoptera Symphyta (рис. 6)		
Anaxyelidae	Daohugou	165	Rasnitsyn, Zhang, 2004
Apoidea	Baissa, Purbeck	140	Rasnitsyn et al., 1998
Argidae	Florissant	30	Расницын, 1980
Blasticotomidae	Florissant	30	То же
Cephidae	Baissa	140	» »
Cimbicidae	Menat	60	Nel, 2004
Ibaliidae	Florissant	40	Liu et al., 2007
Ichneumonidae	Baissa	140	Расницын, 1980
Megalodontesidae	Laiyang	140	Rasnitsyn, 2000
Megalyridae	Novospasskoe	180	Расницын, 1980
Orussidae	Agapa amber	95	То же
Pamphiliidae	Uda	180	» »
Pergidae	no		
Siricidae	Daohugou	165	Rasnitsyn, Zhang, 2004
Tenthredinidae	Baissa	140	Расницын, 1980
Trigonalidae	Baissa	140	То же
Vespidae	Baissa	140	Carpenter, Rasnitsyn, 1990
Xiphydriidae	no		
Xyelidae	Madygen	225	Расницын, 1980

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксон	Первая находка	Возраст, млн. лет	Источник
Hymenoptera Proctotrupomorpha (рис. 7)			
Ceraphronoidea s. str.	Baissa	140	Расницын, 1980
Chalcidoidea	Khutel-Khara	140	Rasnitsyn et al., 2001
Cynipoidea	Baissa	140	Расницын, Ковалев, 1988
Diapriidae	Baissa	140	Rasnitsyn et al., 1998
Heloridae	Daohugou	165	Rasnitsyn, Zhang, 2004
Ichneumonoidea	Baissa	140	Расницын, 1980
Monomachidae	Koonwarra	125	Rasnitsyn, 2000
Pelecinidae	Daohugou	165	Rasnitsyn, Zhang, 2004
Platygastroidea	Khotont	140	Rasnitsyn, 2000
Proctotrupidae	Baissa, Purbeck	140	Rasnitsyn et al., 1998
Roproniidae	Daohugou	165	Rasnitsyn, Zhang, 2004
Stephanoidea	New Jersey amber	90	Engel, Grimaldi, 2004
Hymenoptera Aculeata (рис. 8)			
Apidae	Menat	60	Piton, 1940
Bethylidae	Baissa, Pavlovka	140	Расницын, 1990
Bradynobaenidae p.	no		
Chrysididae	Baissa, Turga	100	То же
Chyphotinae + Typhictinae	no		
Formicidae	Khetana	100	Длусский, 1999
Mutillidae p.	Dominican amber	20	Brothers, 2003
Myrmosinae	Baltic amber	35	Bischoff, 1916.
Plumariidae	New Jersey amber	90	Brothers, Rasnitsyn, 2000
Pompilidae	Burmese amber	100	Engel, Grimaldi, 2006
Rhopalosomatidae	Santana	125	Darling, Sharkey, 1990
Sapygidae	Baltic amber	35	Brischke, 1886
Scoliidae	Yixian	140	Zhang et al., 2002
Sierolomorphidae	New Jersey amber	90	Rasnitsyn, 2002
Sphecidae	Baissa, Purbeck	140	Rasnitsyn et al., 1998
Tiphiidae p.	Santana	125	Darling, Sharkey, 1990
Tiphiinae + Brachycystidinae	Baltic amber	35	Brischke, 1886
Vespidae	Baissa	140	Carpenter, Rasnitsyn, 1990
Coleoptera Hydradephaga (рис. 9)			
Amphizoidae	no		Каталог ископаемых...
Aspidytidae	no		То же
Dytiscidae	Karatau	155	» »
Haliplidae	Labrador	100	» »
Hygrobiidae	Rott	25	» »
Noteridae	Pascapoo	60	» »
Coleoptera Staphyliniformia (рис. 10, 11)			
Agyrtidae	Turga	140	» »
Carabidae	Soguty	195	» »
Cupedidae	Vosges	240	» »
Dascillidae	Agdzhakend amber	100	» »
Derodontidae	no		» »

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксон	Первая находка	Возраст, млн. лет	Источник
Eucinetidae	Karatau	155	Каталог ископаемых...
Histeridae	Messel	40	То же
Hydraenidae	Novospasskoe	180	» »
Hydrophiloidea	Babiy Kamen'	250	» »
Leiodidae	Novospasskoe	180	» »
Ptiliidae	Burmese amber	100	» »
Scarabaeoidea	Daohugou	165	» »
Scirtidae	Baltic amber	35	» »
Scydmaenidae	Baissa	140	» »
Silphidae	Geiseltal	40	» »
Sphaeritidae	no		» »
Staphylinidae	Madygen	225	» »
Synteliidae	no		» »
Torridincolidae	no		» »
Trachypachidae	Babiy Kamen'	250	» »
Coleoptera Hydrophiloidea (рис. 12)			
Epimetopidae	no		» »
Georissidae	Gerofit	90	» »
Helophoridae	Oeningen	10	» »
Histeridae	Messel	40	» »
Hydrochidae	Green River	40	» »
Hydrophilidae	English Raet/Liassic	200	» »
Sphaeritidae	no		» »
Spercheidae	no		» »
Neuroptera (рис. 13)			
Ascalaphidae	Green River	40	Stilbopteryginae indet., Coll. USNM, Washington, D. C. (неопубликованные данные автора)
Berothidae	Yixian	140	Ren, Guo, 1996
Chrysopidae	Karatau	155	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Coniopterygidae	Karatau	155	Meinander, 1975
Dilaridae	Green River	40	Cockerell, 1920
Hemerobiidae	Karatau	155	Панфилов, 1980
Ithonidae	Baissa	140	Makarkin, 1999
Mantispidae	Karatau	155	Панфилов, 1980
Megaloptera	Soyana	270	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Myrmeleontidae	Rott	25	Statz, 1936
Nemopteridae	Santana	125	Martins-Neto, 1997
Neurorthidae	Baltic amber	35	Nel, Jarzembowski, 1997
Osmylidae	German Liassic	180	Bode, 1953
Polystoechotidae	Okanagan Heights	45	Makarkin, Archibald, 2003
Psychopsidae	Arkansas	85	Makarkin, 1994
Raphidioptera	English Raet/Liassic	200	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Sisyridae	Yantardakh	85	То же

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксон	Первая находка	Возраст, млн. лет	Источник
	Diptera Nematocera (рис. 14)		
Anisopodidae	German Lias	180	Handlirsch, 1925
Axymiyiidae	Daohugou	165	Zhang, 2004
Bibionidae	Santana	125	Grimaldi, 1990
Blephariceridae	Daohugou	165	Zhang, Lukashevich, 2007
Brachycera	German Lias, Novospasskoe	180	Rasnitsyn, Quicke, 2002
Cecidomyiidae s. l.	Daya	150	Ковалев, 1990
Ceratopogonidae	Lebanese amber	125	Szadziewski, 1996
Chaoboridae	Soguty	195	Лукашевич, 1996
Chironomidae	English Raetian	200	Krzeminski, Jarzembowski, 1999
Corethrellidae	Lebanese amber	125	Szadziewski, 1995
Culicidae	Burmese amber	100	Borkent, Grimaldi, 2004
Deuterophlebiidae	no		
Dixidae	Soguty	195	Лукашевич, 1996
Mycetophilidae	Baissa	140	Благодеров, 1995
Nymphomyiidae	Baltic amber	35	Wagner et al., 2000
Pachyneuridae	Karatau	155	Коллекция ПИН, определение Е. Д. Лукашевич
Perissommatidae	Kubekovo	165	Калугина, Ковалев, 1985
Psychodidae	Solite	215	Blagoderov et al., 2007
Ptychopteridae	Saxonian Raetic	200	J. Ansorge, pers. comm.
Scatopsidae	Karatau	155	Родендорф, 1962
Sciaridae	Shar Teg	150	Коллекция ПИН, определение Е. Д. Лукашевич
Simuliidae	Naryn-Ichety	180	Калугина, Ковалев, 1985
Synneuridae	Novospasskoe	180	Shcherbakov et al., 1995
Tanyderidae	German Lias	180	Ansorge, 1994
Thaumaleidae	Daya	150	Ковалев, 1989
Tipulidae	Madygen	225	Shcherbakov et al., 1995
Trichoceridae	Soguty	195	Коллекция ПИН, определение Е. Д. Лукашевич

причинам они не могут быть настолько точны, как нам бы этого хотелось (хотя бы до миллиона лет).

Палеоэнтомология — сравнительно молодая наука, и геологами до сих пор не изжито отношение к ископаемым насекомым как к чему-то экзотическому и не обязательному, поэтому местонахождений насекомых гораздо меньше, чем, например, растений. К тому же захоронения насекомых содержатся по преимуществу в континентальных отложениях, стратиграфия которых разработана гораздо хуже, чем морских отложений, из-за чего палеонтологическая летопись насекомых не только менее полна, но и недостаточно точна (Rasnitsyn, Quicke, 2002; Жерихин и др., 2008). В частности, сама временна́я последовательность некоторых (в том числе крупных) местонахождений остается спорной, и указание датировок с точностью до миллиона лет будет только вводить читателей в заблуждение. Поскольку в каждом сравниваемом наборе кладограмм используются стро-

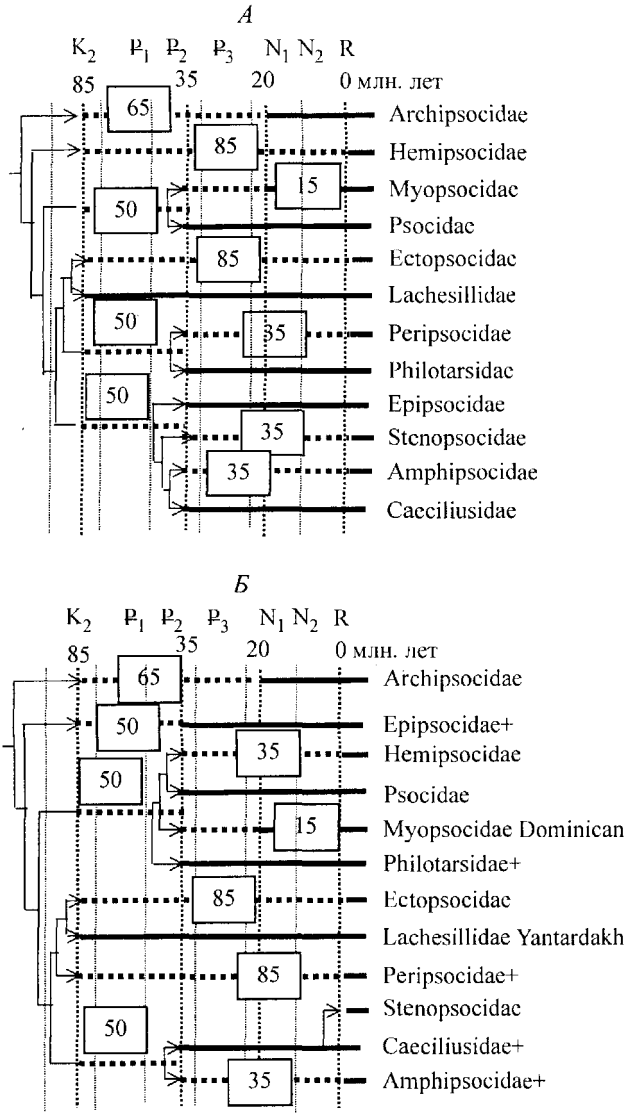


Рис. 4. Кладограммы семейств сеноедов подотряда Psocomorpha.

А — морфологическая кладограмма (по: Yoshizawa, 2002, fig. 75), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Johnson, Mockford, 2003, fig. 1), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

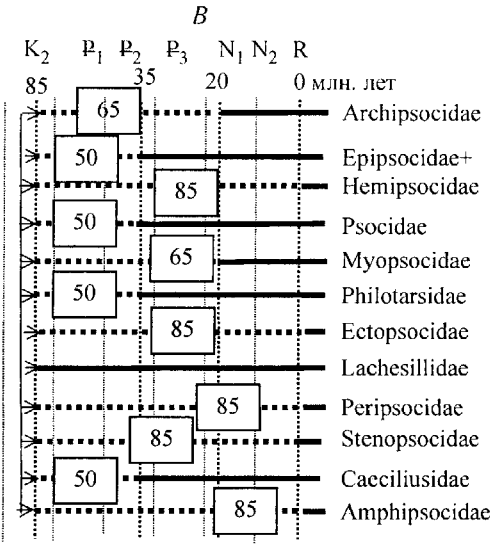


Рис. 4 (*продолжение*).

го одни и те же наборы таксонов, важно лишь следить, чтобы даты первых ископаемых находок конкретных таксонов всегда были одними и теми же, а стратиграфическая последовательность соответствующих местонахождений по возможности отвечала современному состоянию стратиграфии. Что же касается конкретных датировок, для упрощения расчетов все они были округлены до 5 млн. лет (табл. 1).

Для решения поставленной нами задачи разумно было бы привлечь иную модельную группу с более полной палеонтологической историей, чем у насекомых, например какую-то группу морских организмов с богатой палеонтологической летописью, но это уже дело другого исследователя.

Уже говорилось, что для оценки разных кладограмм с одинаковым набором таксонов вполне достаточно знать суммарный объем скрытых интервалов по каждой из них. Однако для более широких обобщений и, в частности, для сравнения не отдельных кладограмм, а их наборов, полученных с использованием различных филогенетических методов, приходится прибегать к нормированным оценкам. К сожалению, использовать для наших целей опубликованные метрики (Pol et al., 2004) не удается. Авторы рекомендуют к применению 2 показателя, учитывающих объем скрытых интервалов: модифицированную манхэттенскую дистанцию (modified Manhattan Stratigraphic Measure, MSM*) и показатель избыточности пробелов (Gap Excess Ratio, GER). Первый из них соотносит наблюдаемый объем скрытых интервалов с минимально возможным объемом для кладограммы с данным набором конечных таксонов и соответствующих датировок их первых находок: $MSM^* = L_m/L_0$, где L_0 — наблюденная, L_m — минимально возможная сумма скрытых интервалов (характеризующая кладограмму из тех же таксонов, но объединенных в соответствии с их возрастом, а не с предполагаемым родством). Второй показатель соотносит наблюденный объем скрытых интервалов как с минимальным, так и с максимальным объемом скрытых интервалов для данного набора таксонов: $GER = (L_m - L_0)/(L_M - L_0)$, где L_M — максимально возможный объем скрытых интервалов, характеризующий «полностью неразрешенную кладограмму», где все скрытые интервалы растянуты до датировки самого древнего таксона (см. последние кладограммы на рис. 1—14).

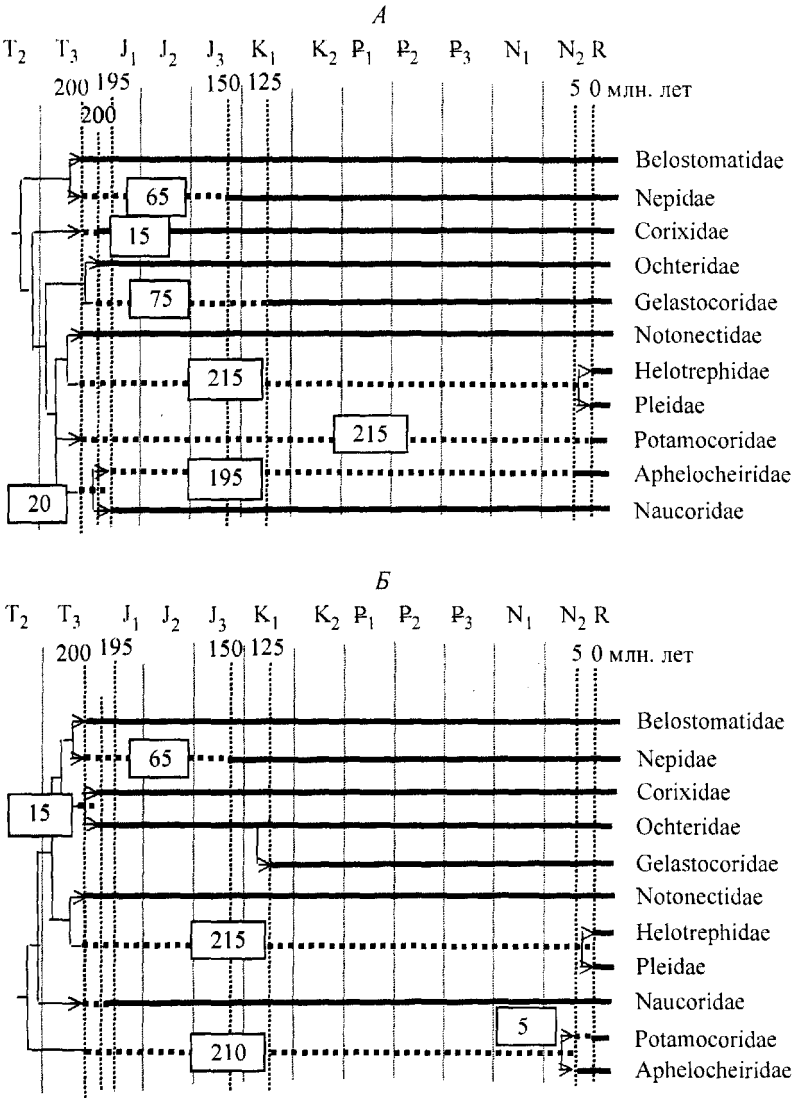


Рис. 5. Кладограммы семейств клопов инфраотряда Nepomorpha.

А — морфологическая кладограмма (по: Hebsgaard et al., 2004, fig. 2), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Hebsgaard et al., 2004, fig. 4), *В* — «интуитивная» кладограмма (по: Andersen, Weir, 2004), *Г* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

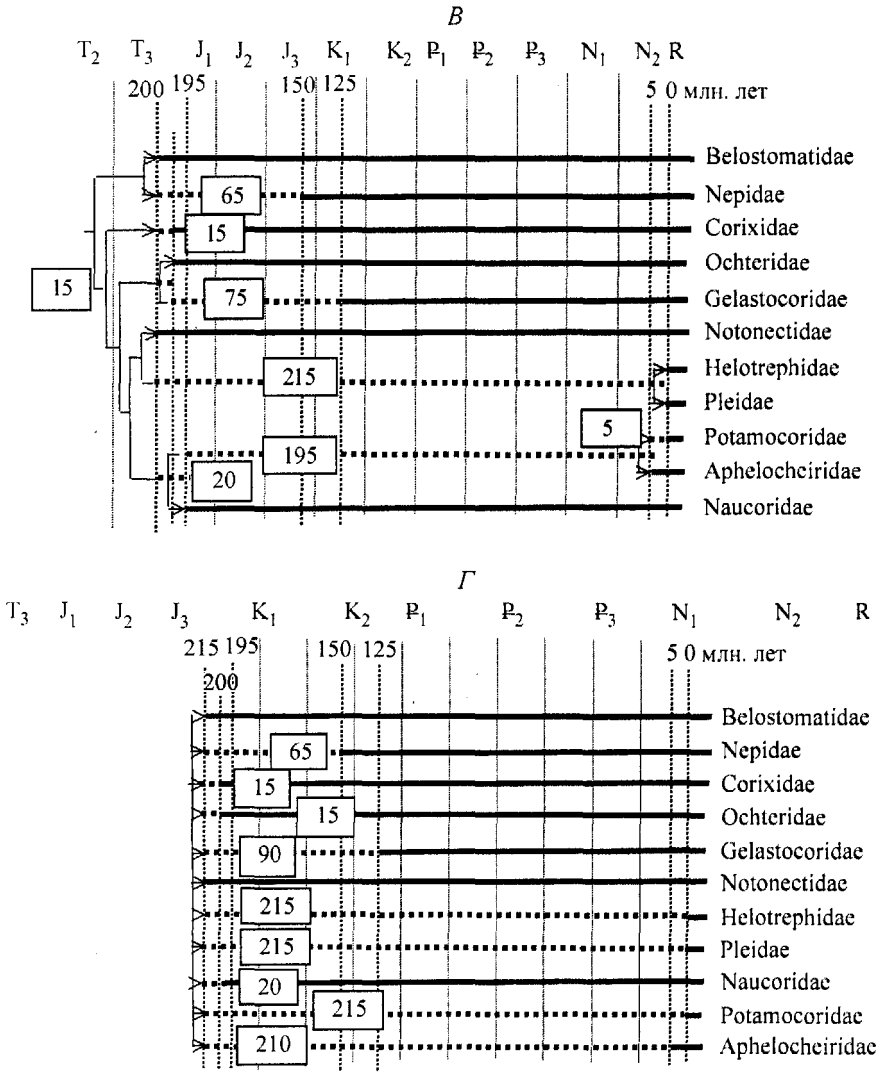


Рис. 5 (*продолжение*).

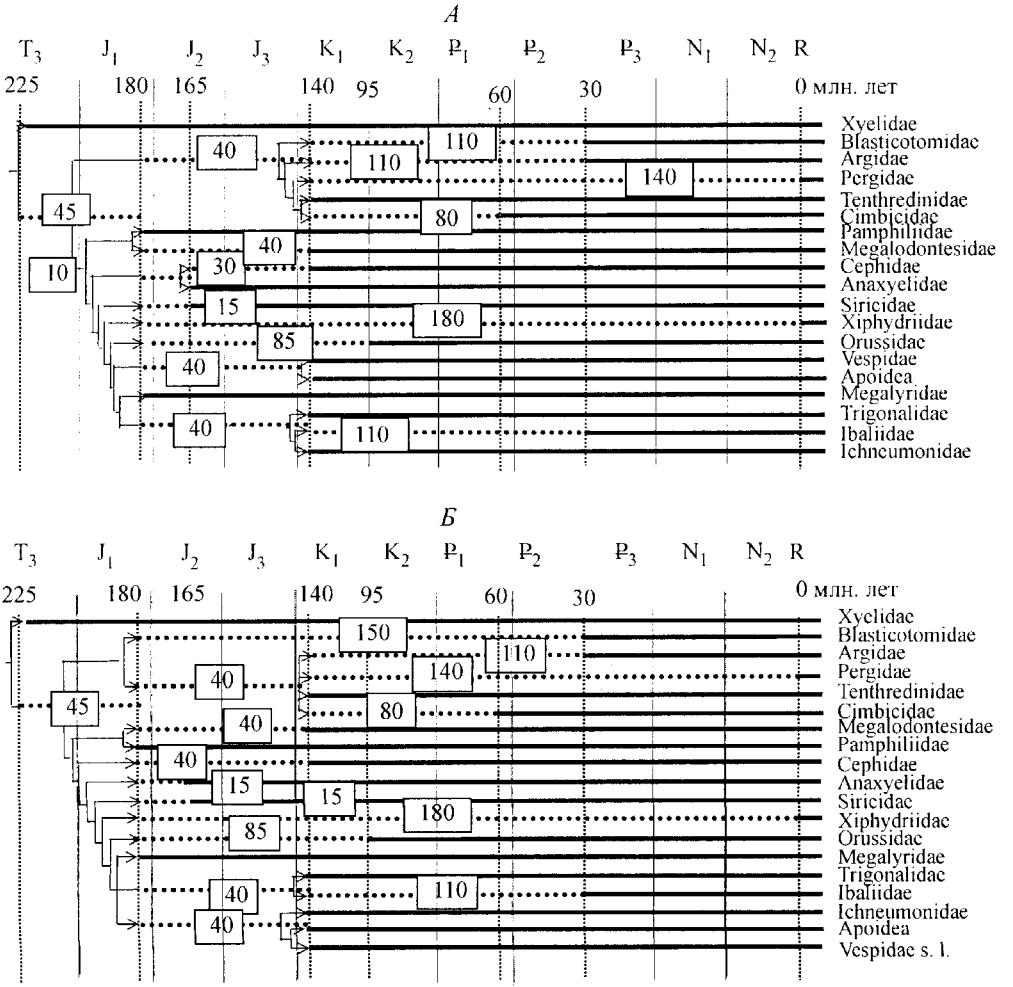


Рис. 6. Кладограммы семейств перепончатокрылых подотряда Siricina.

А — морфологическая кладограмма (по: Ronquist et al., 1999, figs 2, 7, 9), *Б* — морфологическая кладограмма (по: Quicke, Basibuyuk, 1999), *В* — морфологическая кладограмма (по: Schulmeister, 2003a, fig. 6), *Г* — молекулярная кладограмма (по: Schulmeister, 2003b, fig. 1), *Д* — «интуитивная» кладограмма (по: Расницын, 2005, рис. 6в), *Е* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

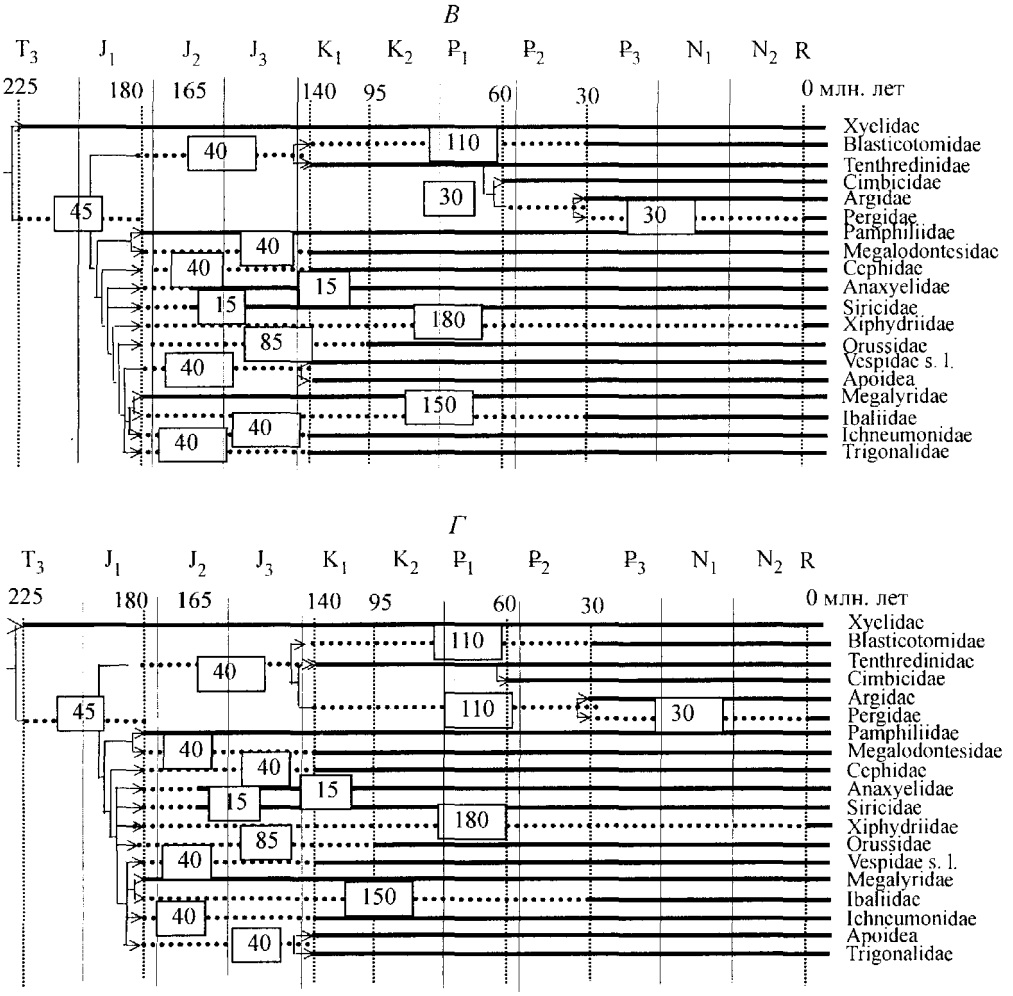


Рис. 6 (*продолжение*).

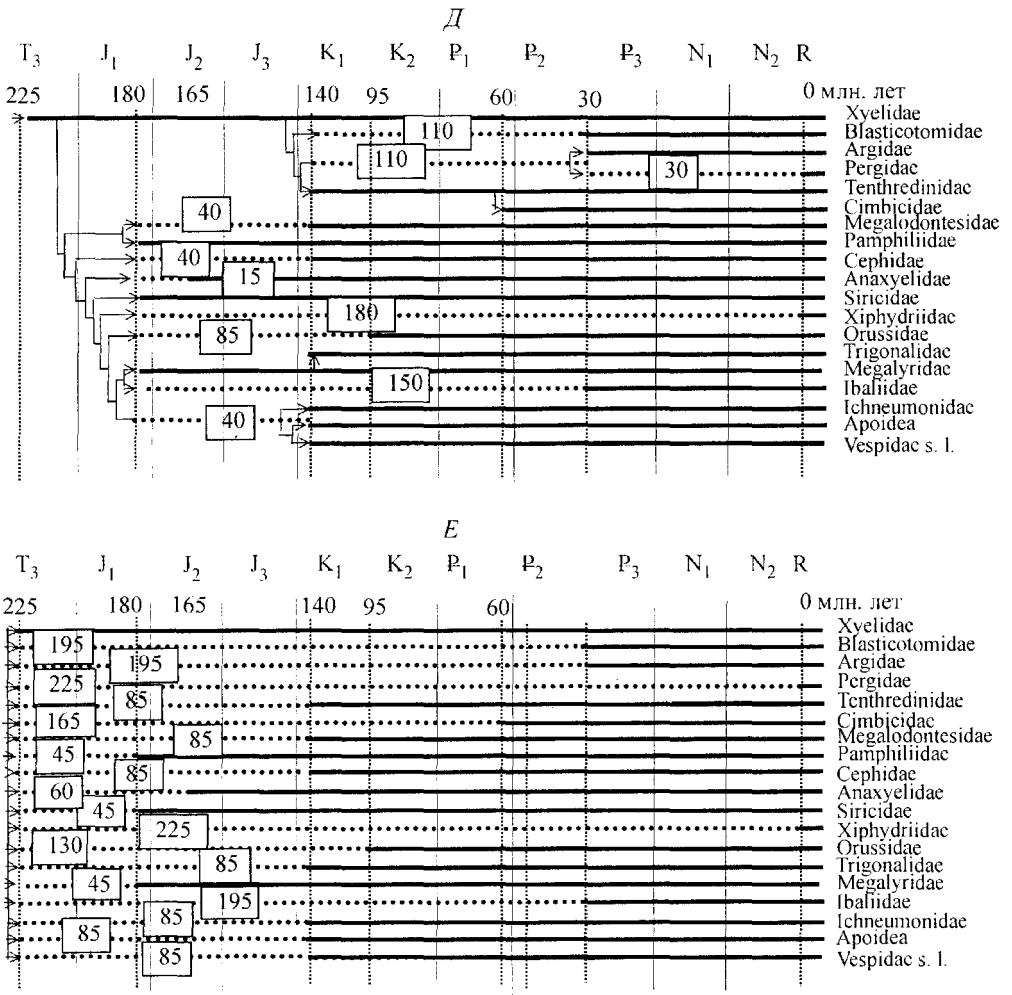


Рис. 6 (*продолжение*).

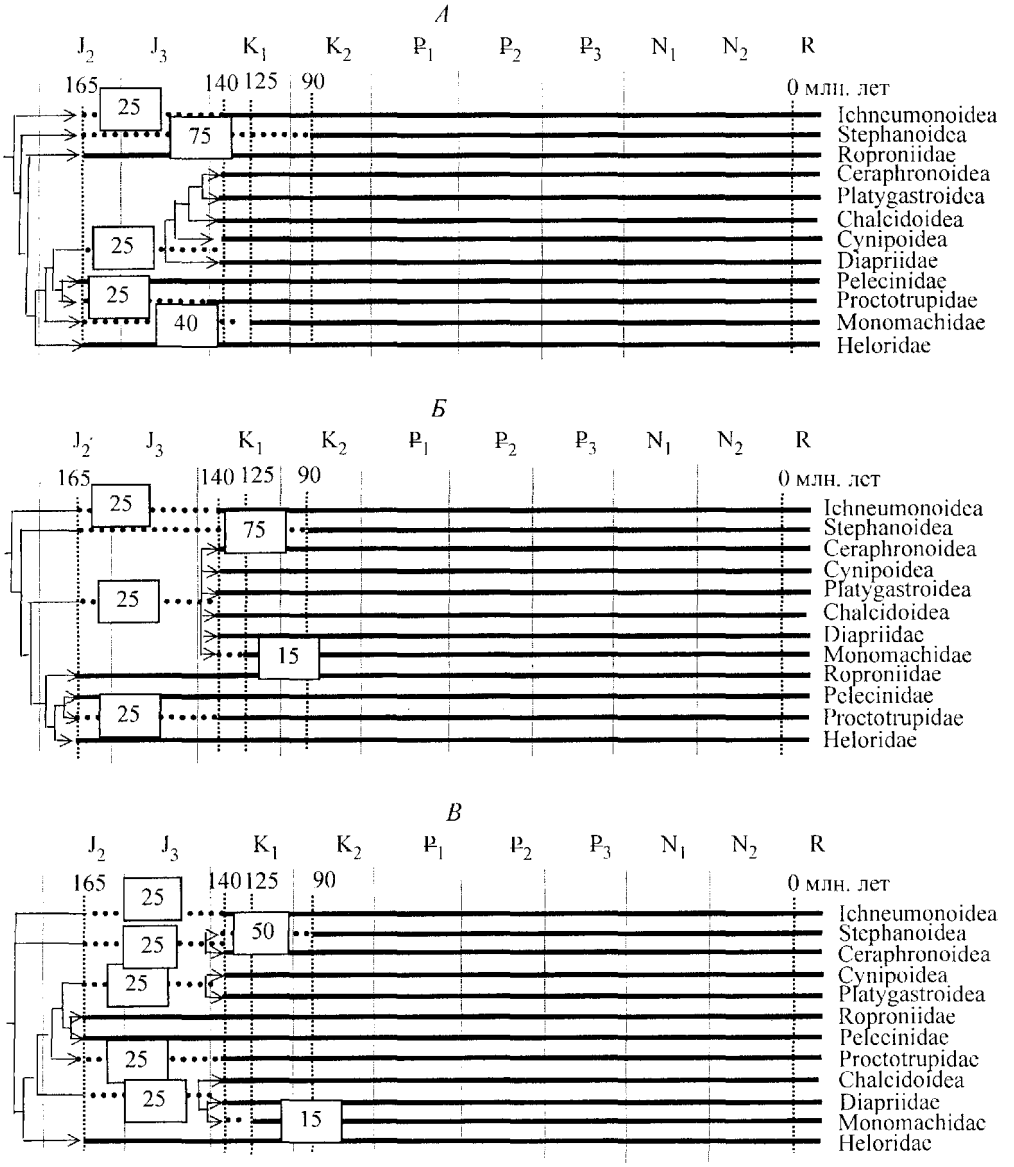


Рис. 7. Кладограммы семейств перепончатокрылых инфраотряда Proctotrupomorpha.

А — морфологическая кладограмма (по: Ronquist et al., 1999, fig. 7), *Б* — морфологическая кладограмма (по: Quicke, Basibuyuk, 1999), *В* — молекулярная кладограмма (по: Castro, Dowton, 2006, fig. 3), *Г* — «интуитивная» кладограмма (по: Расницын, 2005, рис. 4в), *Д* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

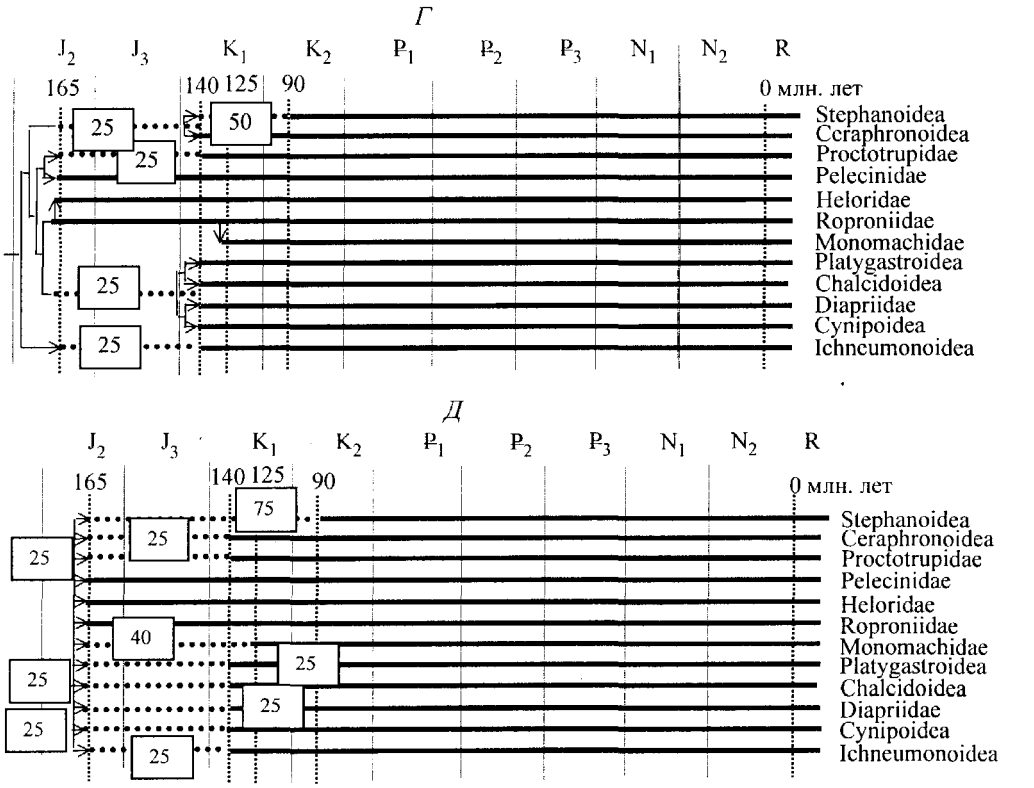


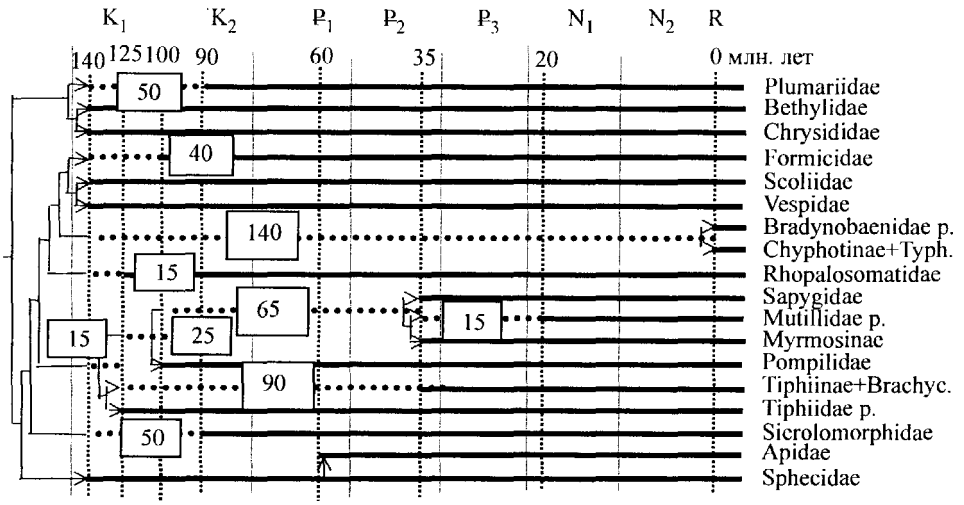
Рис. 7 (*продолжение*).

Проблема состоит в том, что минимально возможный объем скрытых интервалов представляет собой осмысленный показатель только в случае полного запрета на существование предковых (парафилетических) таксонов. Этот запрет естествен для кладистов, чья методология действительно запрещает парафилетические таксоны. Тем не менее де факто они иногда появляются даже в продуктах морфологической кладистики (см. рис. 6, *А*), в молекулярных кладограммах они почти обычны, а в традиционных, как известно, это вполне приемлемый тип таксонов. Но легитимизация предковых таксонов сразу же обеспечивает нулевой объем скрытых интервалов в кладограмме, оптимизированной по этому параметру (поскольку такая оптимизация допускает произвольное выведение таксона из любого другого в пределах данного набора). Поэтому нам приходится отказаться от использования двух указанных показателей и ввести новый, использующий для нормировки только максимальный объем скрытых интервалов. Это индекс скрытых интервалов (Ghost Range Index) $GRI = 1 - L_0/L_M$.

Теперь, наконец, попытаемся кратко сформулировать процедуру предлагаемого анализа (см. рис. 1—14).

1. Отобрав исходные кладограммы, отображающие филогенетические связи достаточно сходного круга таксонов и построенные с помощью как морфологической, так и молекулярной кладистики, а по возможности и заслуживающие доверия традиционные («интуитивные») кладограммы, ограничиваем их строго идентичным набором таксонов в каждой из них. Соответственно уточняем характер филогенетических связей оставшихся таксонов. Редуцированные указанным образом кладограммы будем называть изотаксонными (с одинаковым набором таксонов).

А



Б

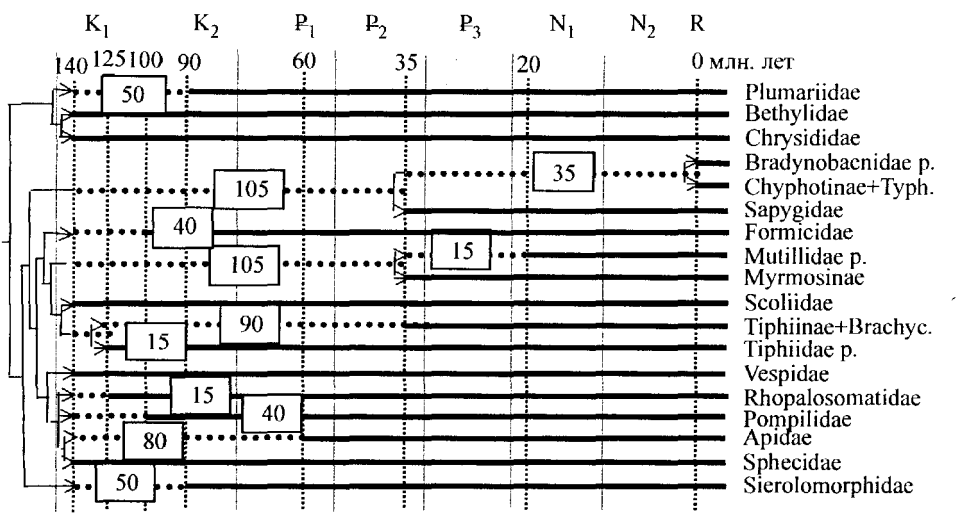
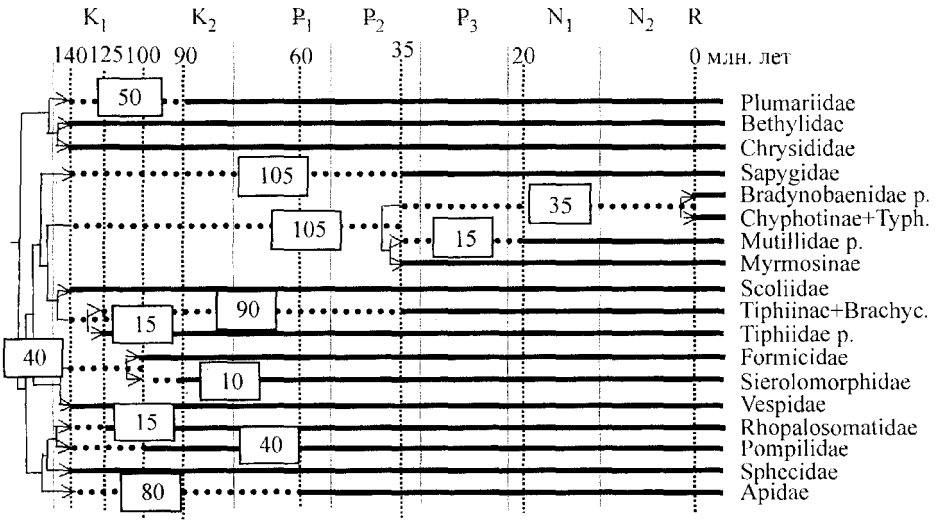


Рис. 8. Кладограммы семейств жалоносных перепончатокрылых (Aculeata).

А — морфологическая кладограмма (по: Brothers, Carpenter, 1993, fig. 10B), *Б* — морфологическая кладограмма (по: Quicke, Basibuyuk, 1999), *В* — морфологическая кладограмма (по: Ronquist et al., 1999, fig.13), *Г* — молекулярная кладограмма (по: Pilgrim et al., 2007, fig. 2), *Д* — «интуитивная» кладограмма (по: Rasnitsyn, 2000, fig. 1), *Е* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

В



Г

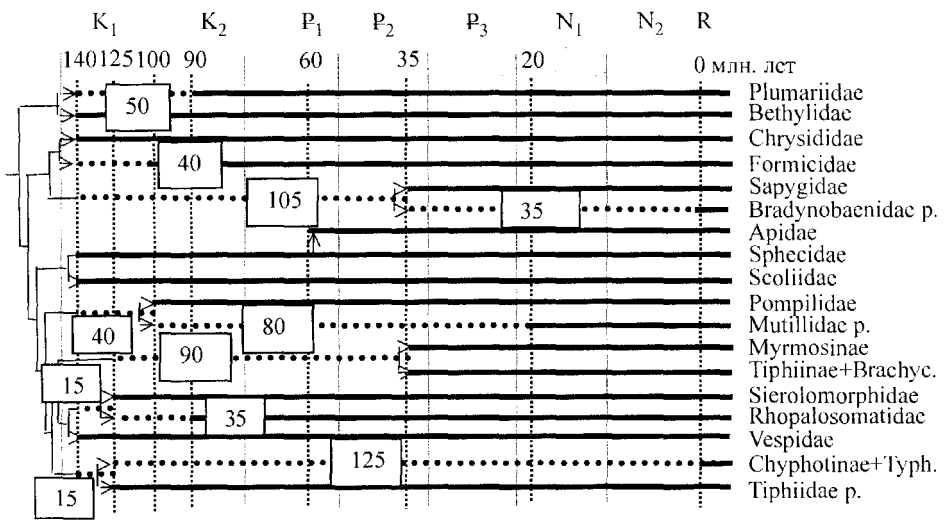
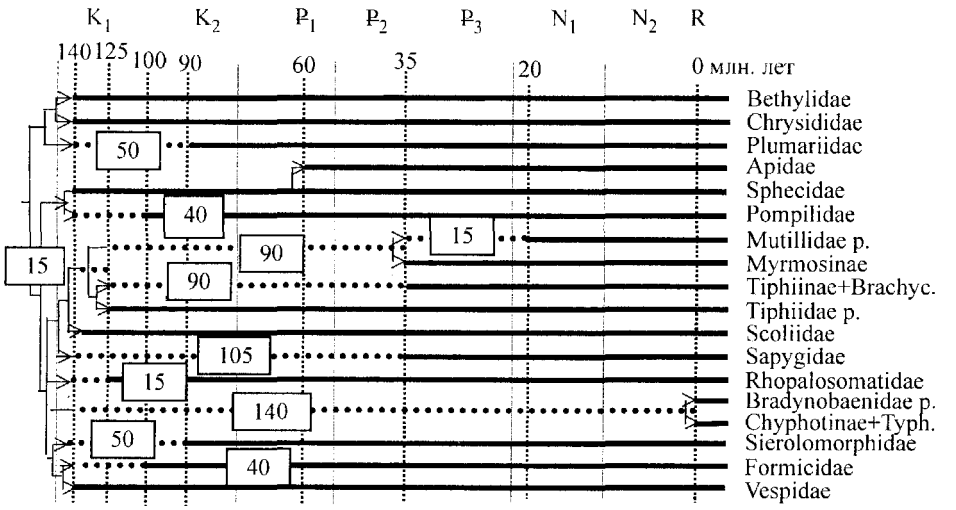


Рис. 8 (*продолжение*).

Д



E

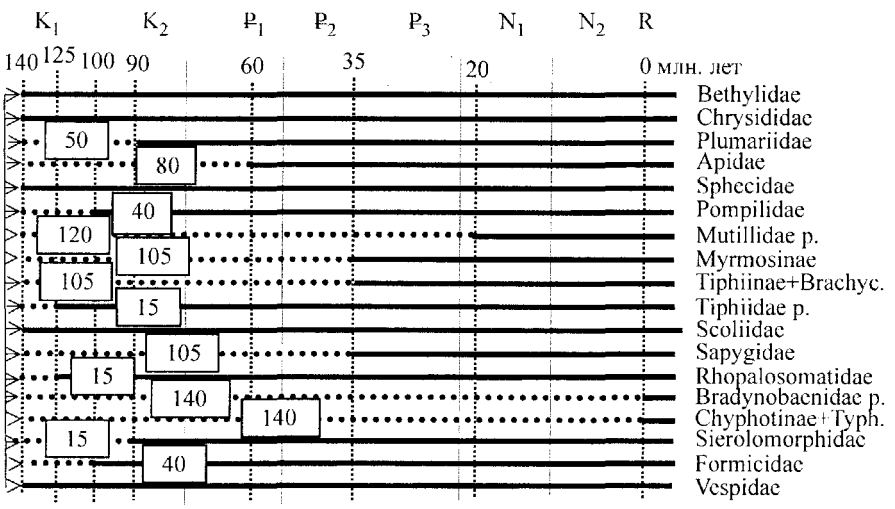


Рис. 8 (*продолжение*).

2. Накладываем каждую такую кладограмму на соответствующую (одинаковую для всех изотаксонных кладограмм) стратиграфическую сетку.

3. Ориентируясь на наиболее древний (раньше других зафиксированный в летописи) таксон в каждой кладе (ветви кладограммы), изображаем скрытые интервалы с помощью подходящих условных знаков (в нашем случае это *жирная пунктирная линия*).

4. Подсчитываем длительность каждого выявленного скрытого интервала и их суммарную длительность.

5. Повторяем ту же последовательность действий (1—4) по всей группе изотаксонных кладограмм.

6. В каждой группе добавляем «неразрешенную» изотаксонную кладограмму (лишенную дифференцированных внутренних связей, как будто каждый таксон независимо происходит от единственного для всех общего предка) и повторяем для нее ту же последовательность действий (1—4). Получаем результат, изображенный, например, на рис. 1, *Г*.

7. В каждой изотаксонной группе рассчитываем значение показателя GRI и сводим полученные величины в табл. 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные кладограммы после их преобразования в изотаксонные соответственно пунктам 1—6 описанной выше процедуры показаны на рис. 1—14, значения индексов скрытых интервалов приведены в табл. 2. Полученные результаты показывают с достаточной определенностью, что при всей изменчивости показателей их средние значения для молекулярного и морфологического вариантов кладистического метода существенно сходны и значительно (в 1.5 раза) меньше, чем для традиционного метода. Другими словами, молекулярный метод не обнаруживает лучшего соответствия палеонтологической летописи по сравнению с морфологической кладистикой, и оба они в этом отношении явно проигрывают традиционной («интуитивной») филогенетике.

Таким образом, полностью подтвержден парадоксальный результат предварительных наблюдений (Расницын, 2005). Действительно, как показано ранее, у нас есть определенные основания сомневаться в исходных постулатах морфологической кладистики, но как объяснить несоответствие результатов применения молекулярных методов палеонтологическим данным? Теоретически возможны, по-видимому, только 3 объяснения: 1) эволюционный процесс замещения оснований в молекулах нуклеиновых кислот подвержен гомоплазиям, маскирующим филогенетический сигнал, подобно эволюции других признаков; 2) кладистические постулаты не соответствуют характеру процесса эволюционного изменения последовательности оснований в молекуле ДНК и существенно искажают филогенетический сигнал; 3) палеонтологическая летопись насекомых настолько искажена тафономическими факторами, что не может служить независимым ориентиром для филогенетики. Ни одна из этих гипотез не может считаться более или менее серьезно подтвержденной независимыми наблюдениями, но в отсутствие приемлемой альтернативы все они должны быть изучены.

Способы проверки первой гипотезы пока не предложены. Вторая гипотеза исходит из того, что известны блестящие примеры молекулярной реконструкции филогенеза, основанные, как мне представляется, на фенетических, а не кладистических принципах (метод молекулярных дистанций). Это прежде всего анализ родственных отношений гоминоидов (Caccone, Powell, 1989), показавший полную внутреннюю непротиворечивость, равно как и соответствие хорошо обоснованным традиционным гипотезам о фило-

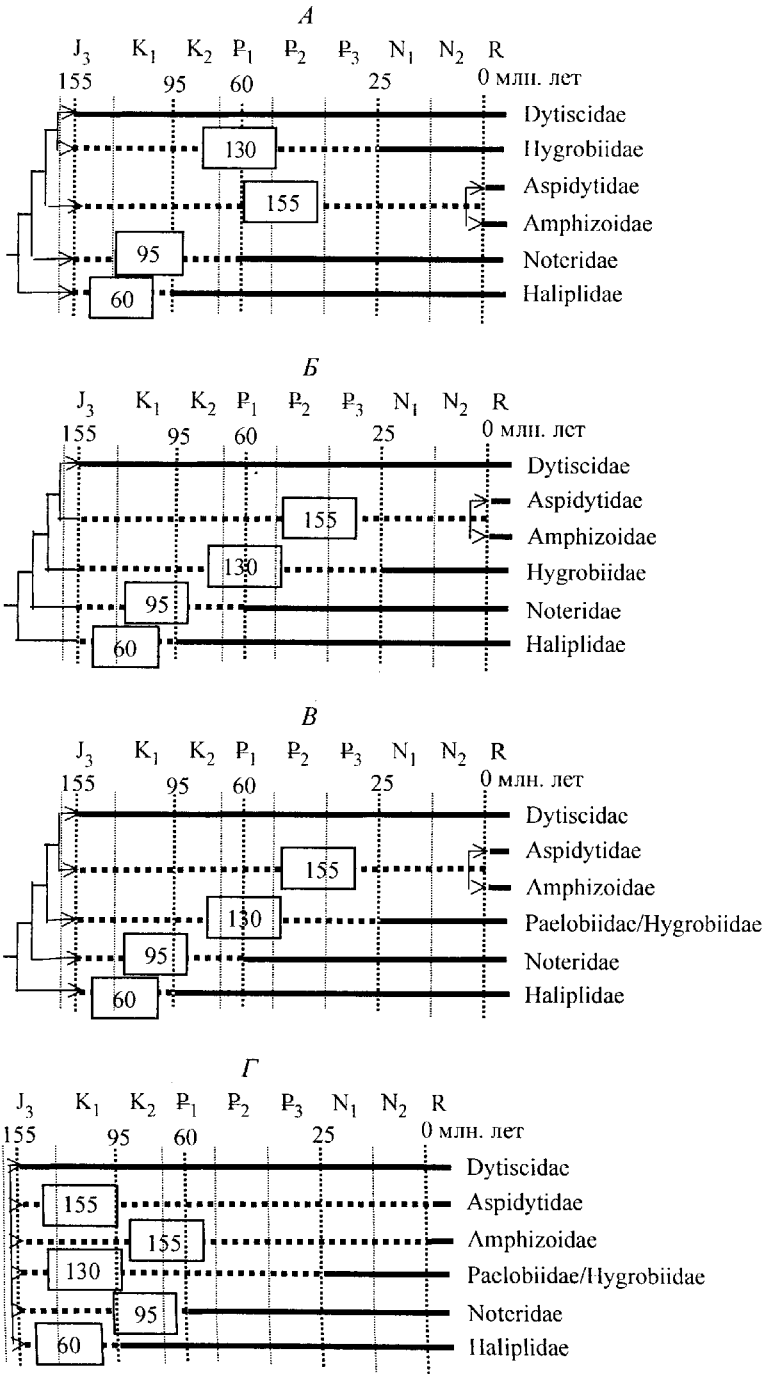


Рис. 9. Кладограммы семейств жуков инфраотряда Hydradephaga.

А — морфологическая кладограмма (по: Balke et al., 2005, fig. 5), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Balke et al., 2005, fig. 6), *В* — молекулярная кладограмма (по: Balke et al., 2008, fig. 1), *Г* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

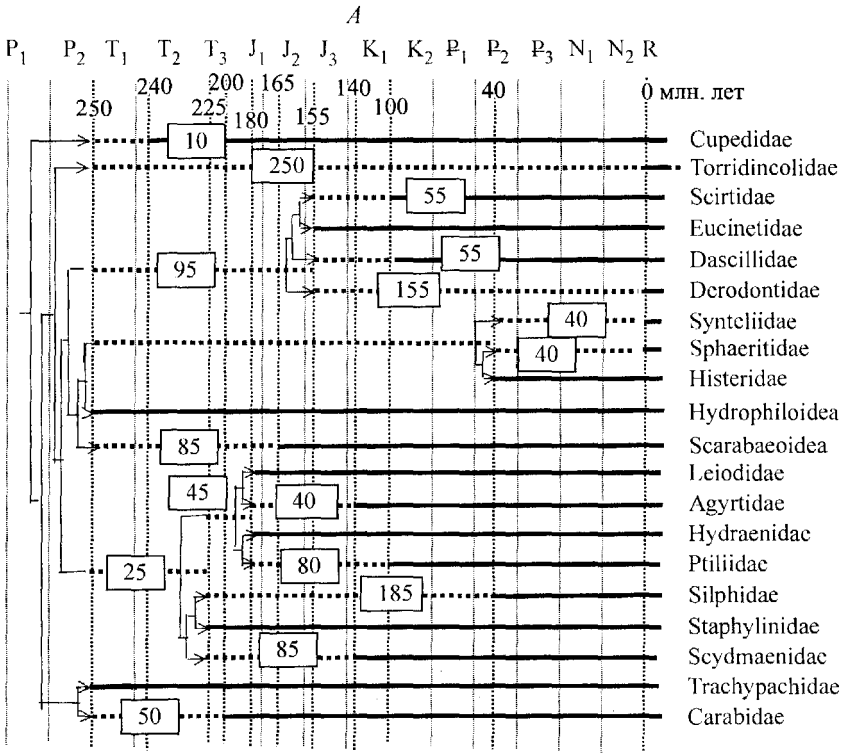
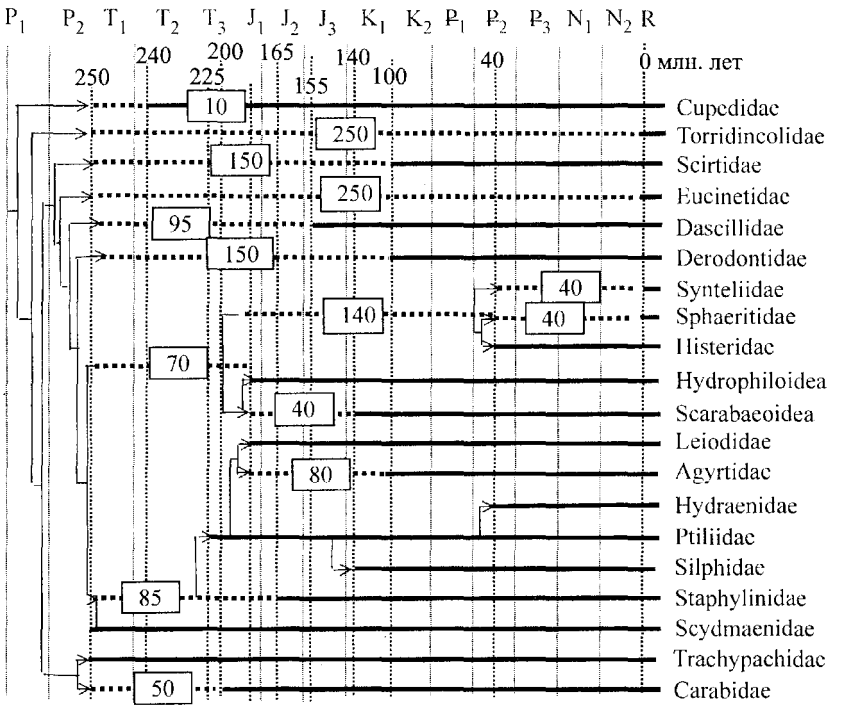


Рис. 10. Кладограммы семейств жуков инфраотряда Staphylinomorpha.

А — морфологическая кладограмма (по: Beutel, Leschen, 2005, fig. 15), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Caterino et al., 2005, fig. 4), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

генезе группы. Говоря о внутренней непротиворечивости, я имею в виду важный показатель соответствия результата логике подхода, что доступно молекулярной фенетике, но, увы, не другим филогенетическим методам. Использованный А. Каконе и Дж. Пауэлом молекулярный метод показал следующую филогенетическую структуру гоминоидов (с бабуином в качестве внешней группы): *Paphio hamadryas* + (*Hylobates syndactylus* + (*Pongo pygmaeus* + (*Gorilla gorilla* + (*Homo sapiens* + (*Pan paniscus* + *P. troglodytes*))))). Главное, однако, не в форме кладограммы, а в соответствующих таксономических дистанциях. Как известно, главным достоинством структуры молекулы ДНК как носителя филогенетического сигнала считается предполагаемая малая зависимость последовательности оснований от особенностей среды и параметров отбора. Эта ее особенность позволяет считать процесс замены оснований относительно равномерным и почти свободным от гомоплазий (конвергенций и параллелизмов). Если это так, то в ветви, первой отделившейся от эволюционного ствола, молекулярные дистанции до любых других членов этого ствола должны быть примерно одинаковыми, что мы и видим в данном случае: на каждом ярусе кладограммы значения дистанций близки и не перекрываются с характерными значениями дистанций других уровней. Дистанции между бабуином и гоминоидами ограничены величинами в интервале 6.58÷7.43, между гиббоном и всеми крупными гоминоидами — в интервале 4.48÷5.13, между орангутаном и остальными крупными гоминоидами — 3.28÷3.57. Дистанции между гориллой и шимпанзе с человеком варьируют от 2.34 до 2.76, между человеком и 2 видами шимпанзе — от 1.58 до 1.59, а дистанция между видами

Б



В

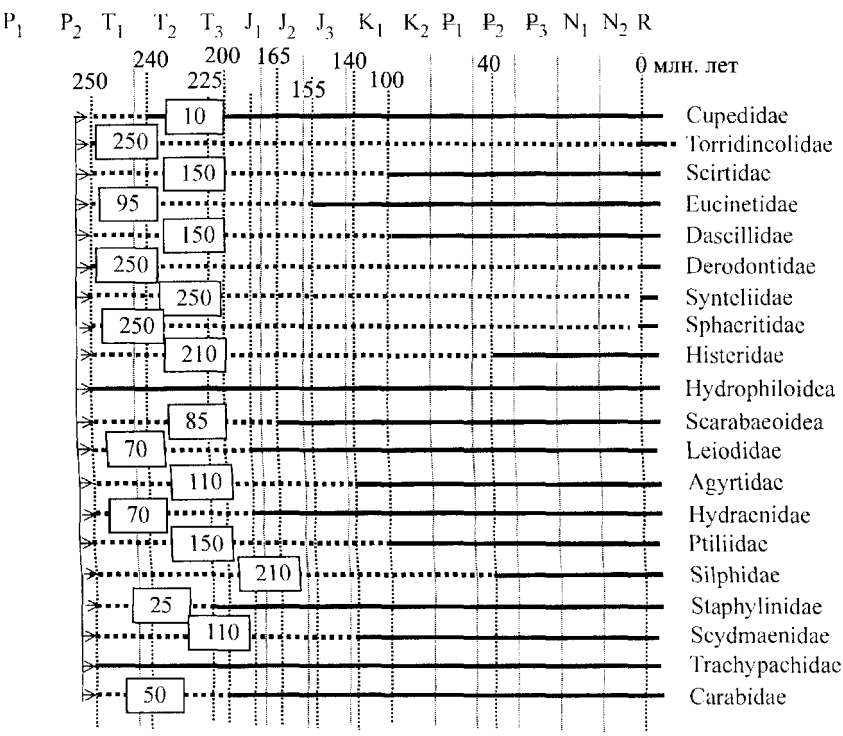


Рис. 10 (*продолжение*).

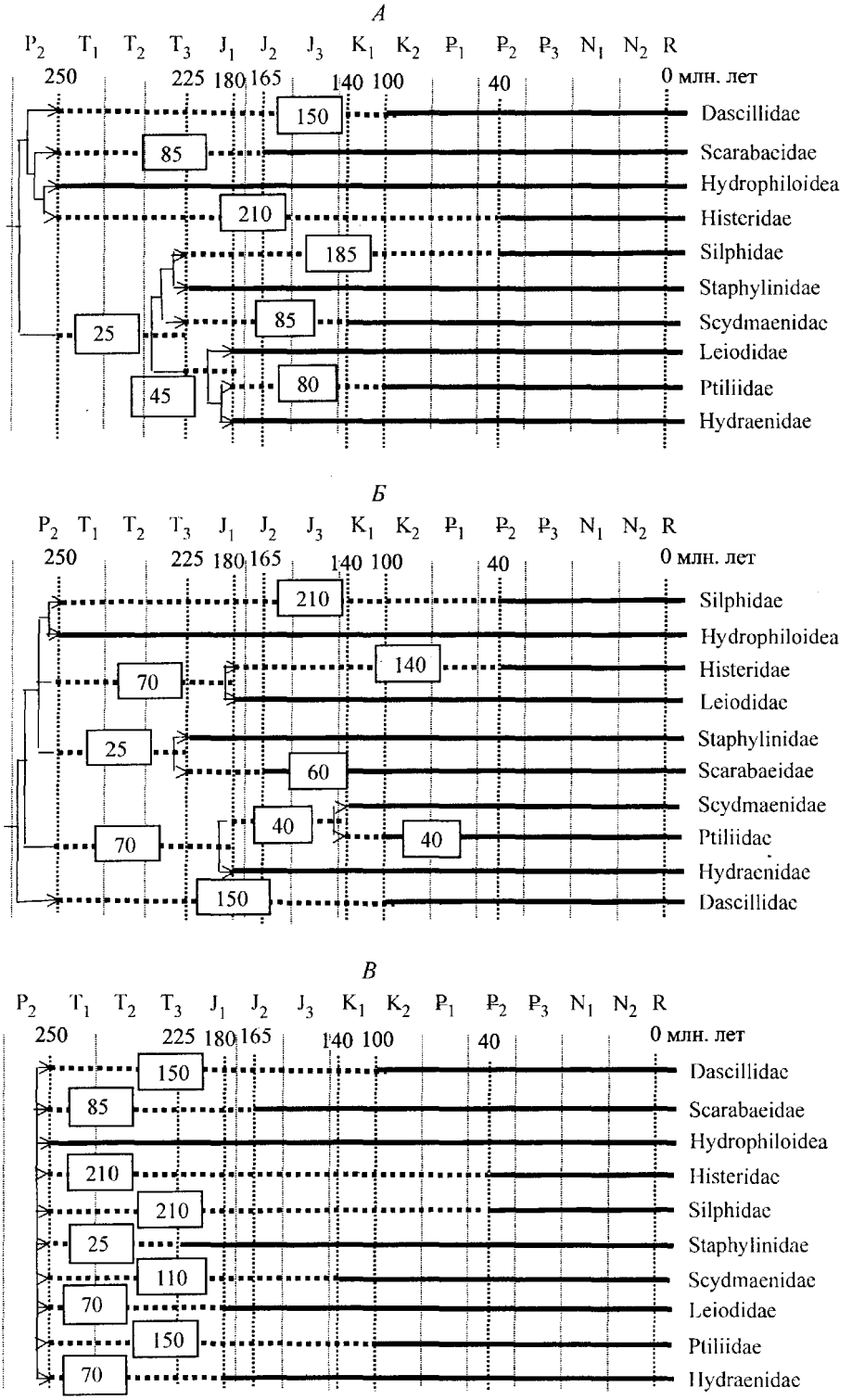


Рис. 11. Кладограммы семейств жуков инфраотряда Staphylinomorpha (другой набор семейств).

А — морфологическая кладограмма (по: Beutel, Leschen, 2005, fig. 15), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Korte et al., 2004, fig. 3), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

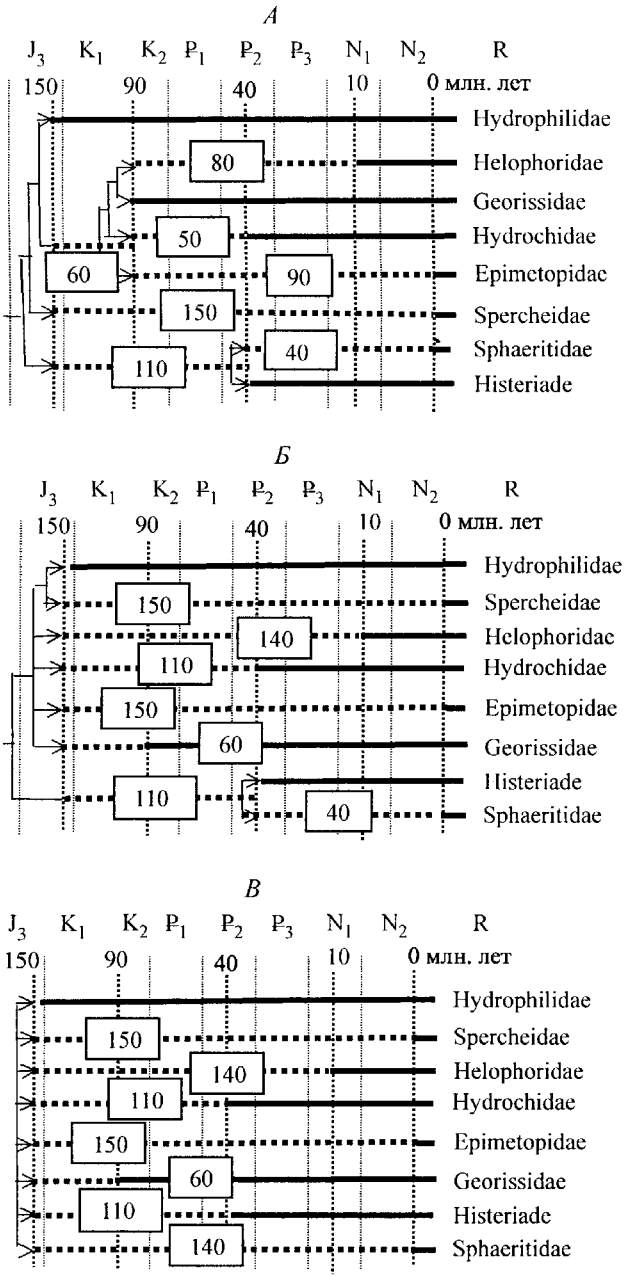


Рис. 12. Кладограммы семейств жуков надсем. Hydrophiloidea.

А — морфологическая кладограмма (по: Bernhard et al., 2006, fig. 15), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Korte et al., 2004, fig. 3), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

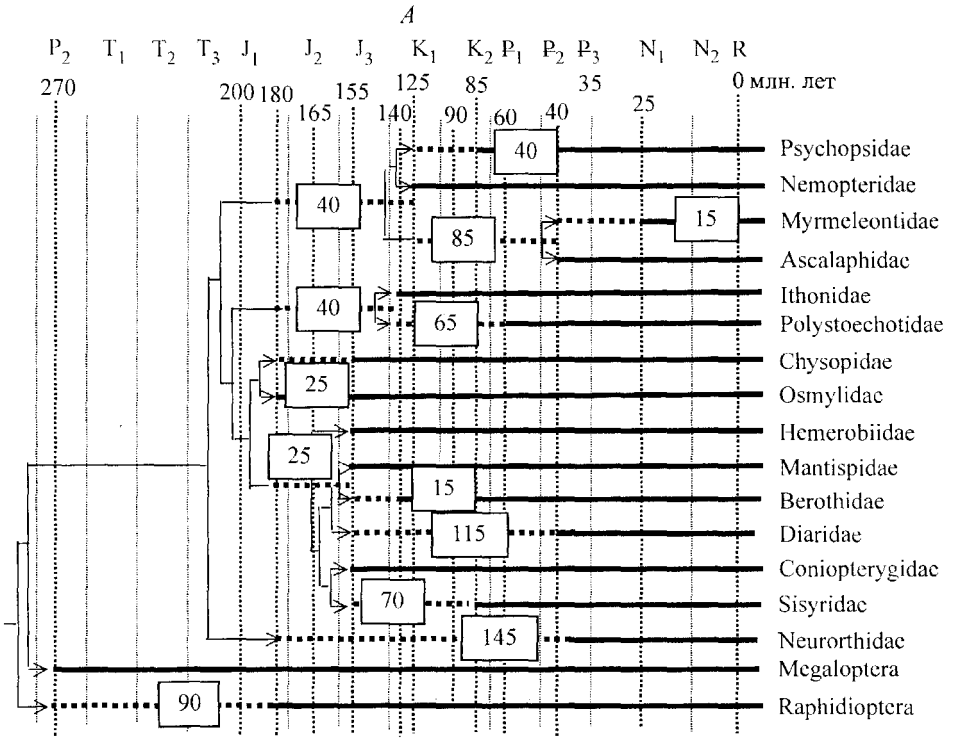


Рис. 13. Кладограммы семейств сетчатокрылых насекомых.

А — морфологическая кладограмма (по: Haring, Aspöck, 2004, fig. 3), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Haring, Aspöck, 2004, fig. 3), *В* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.

шимпанзе составляет 0.77. Таким образом, интервалы дистанций между узлами на каждом из последовательных уровней ветвления кладограммы не перекрываются ни в одном случае. Эта необыкновенно красивая картина заставляет предположить, что использование результатов молекулярной фенетики вместо молекулярной кладистики в нашем филогенетическом эксперименте могло бы указать на выход из тупика, в который этот эксперимент нас завел. Реализация данного проекта силами только энтомологов едва ли возможна и требует взаимодействия с молекулярными филогенетиками.

Пути тестирования третьей гипотезы (филогенетической неадекватности палеонтологической летописи насекомых) вполне очевидны. Это исследование аналогичными методами других групп организмов, более полно и равномерно представленных в палеонтологической летописи и не подверженных столь изощренному действию разнообразных тафономических факторов, формирующих летопись, как это описано Жерихиным (Жерихин и др., 2008) для насекомых. Поскольку речь идет прежде всего о тестировании молекулярного метода, эти группы должны быть таксономически разнообразны в современной биоте (не реликты). Они должны быть умеренно разнообразны экологически и как следствие — тафономически, а также иметь богатую палеонтологическую историю и достаточно высокое разнообразие морфологических признаков, позволяющих строить надежно тестируемые филогенетические гипотезы. В качестве первой из таких групп можно сразу назвать костистых рыб, второй — моллюсков; несомненно, можно найти и другие перспективные группы.

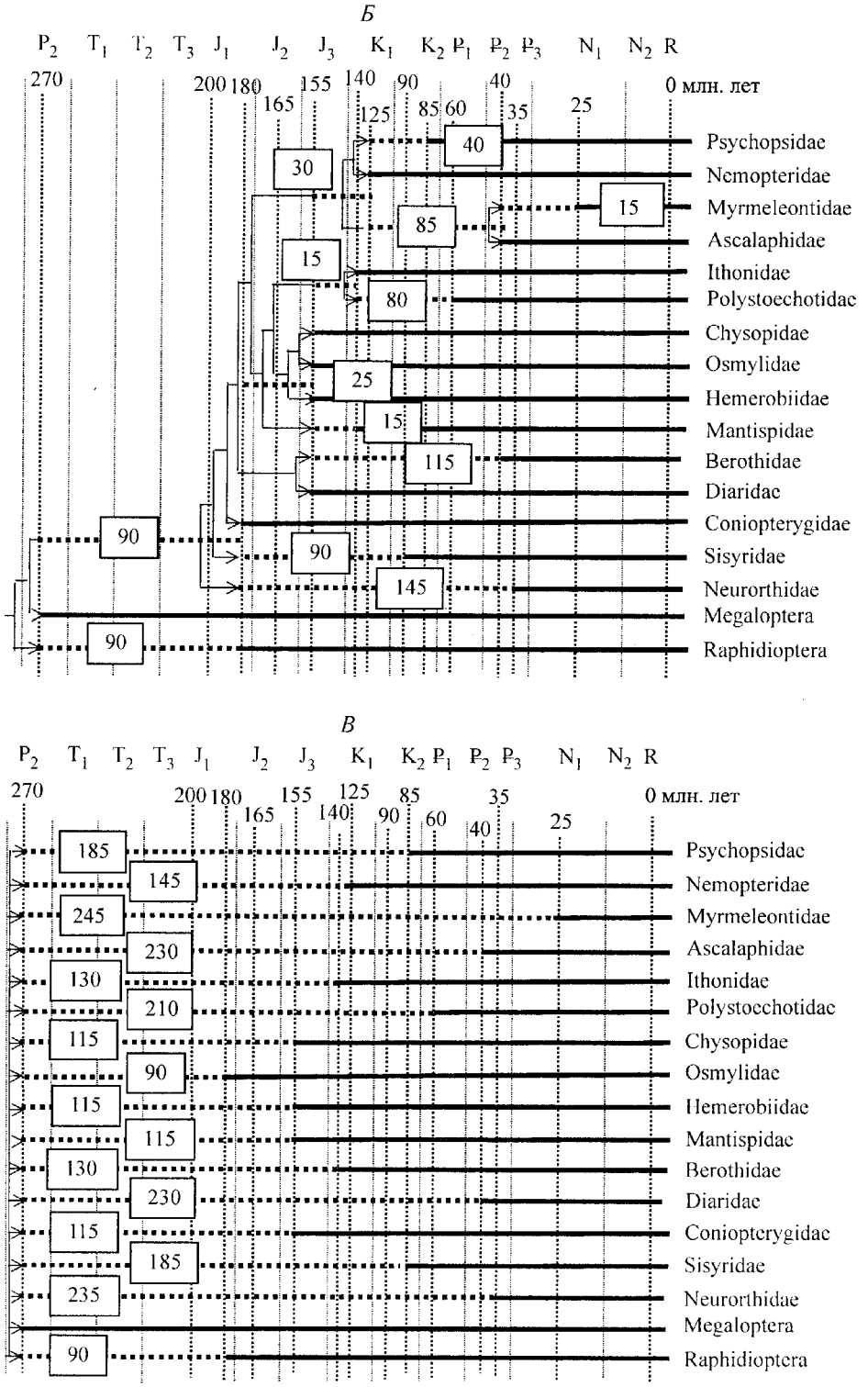


Рис. 13 (*продолжение*).

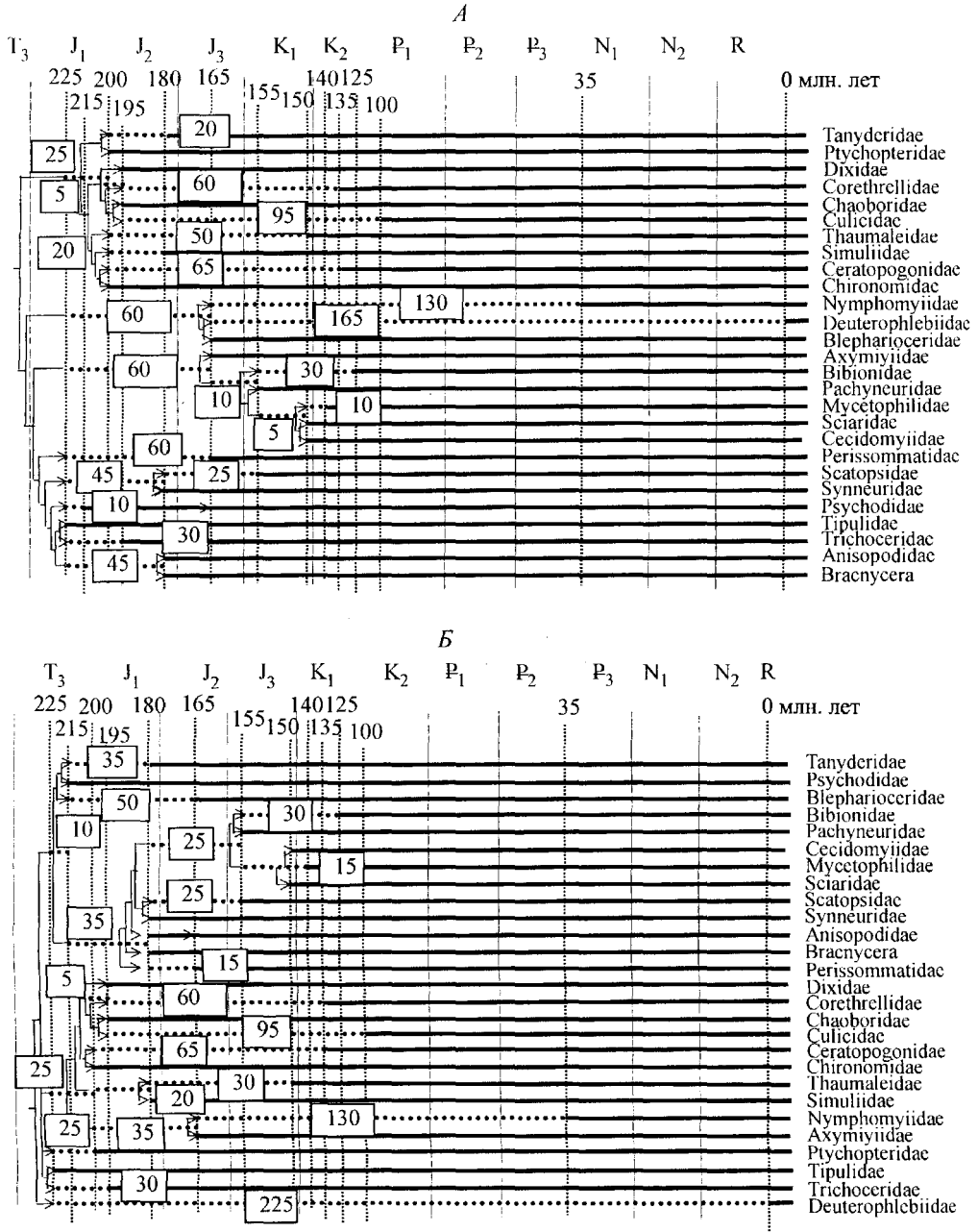
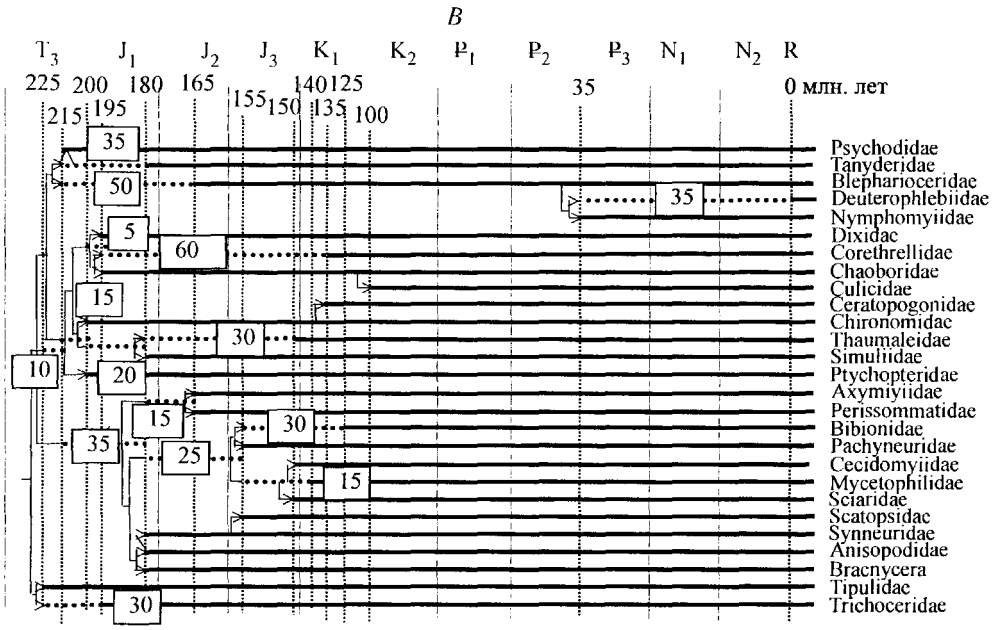


Рис. 14. Кладограммы семейств двукрылых насекомых подотряда Nematocera.

А — морфологическая кладограмма (по: Oosterbroek, Courtney, 1995, fig. 9), *Б* — молекулярная кладограмма (по: Bertone et al., 2008, fig. 6), *В* — «интуитивная» кладограмма (по: Blagoderov et al., 2002, fig. 306, с изменениями по Е. Д. Лукашевич, личное сообщение, 2008), *Г* — неразрешенная кладограмма для тех же таксонов.



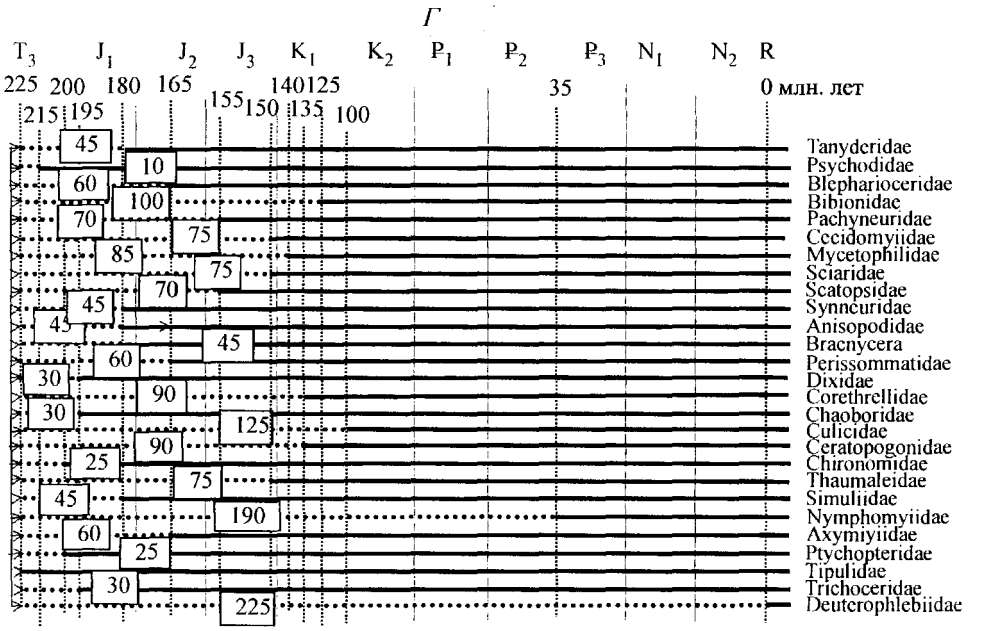


Рис. 14 (*продолжение*).

Таблица 2

Значения индекса скрытых интервалов (GRI) для кладограмм, полученных методами морфологической и молекулярной кладистики и традиционным

Группа \ Метод	Морфологическая кладистика	Молекулярная кладистика	Традиционный
Pterygota 1	0.2	0.23	0.67
Pterygota 2	0.24	0.24—0.66	0.83
Odonata	0.54	0.43	—
Psocomorpha	0.33	0.38	—
Nepomorpha	0.25	0.52	0.43
Symphyta	0.47—0.58	0.54	0.62
Proctotrupomorpha	0.35—0.43	0.35	0.48
Aculeata	0.36—0.50	0.37	0.35
Hydradephaga	0.26	0.26	—
Staphyliniformia 1	0.48	0.42	—
Staphyliniformia 2	0.48	0.42	—
Hydrophiloidea	0.33	0.12	—
Neuroptera	0.7	0.68	—
Nematocera	0.44	0.44	0.78
Среднее	**0.396**	**0.403**	**0.594**

Таблица 3

Зависимость между общим числом таксонов, задействованных в расчете морфологической кладограммы, и степенью соответствия между кладограммой и палеонтологической летописью

	Symphyta			Aculeata		
Всего семейств[1]	85[2]	51[3]	23[4]	85[2]	51[3]	21[5]
GRI	0.47	0.49	0.58	0.36	0.40	0.50

Примечание. [1] — Все семейства перепончатокрылых (не только соответственно Symphyta и Aculeata) в исходных кладограммах [послуживших основой для схем (рис. 6, 8), по которым рассчитывался индекс GRI]. [2] — Quicke, Basibuyuk, 1999. [3] — Ronquist et al., 1999, figs 2, 7, 9. [4] — Schulmeister, 2003a, fig. 6. [5] — Brothers, Carpenter, 1993, fig. 10B.

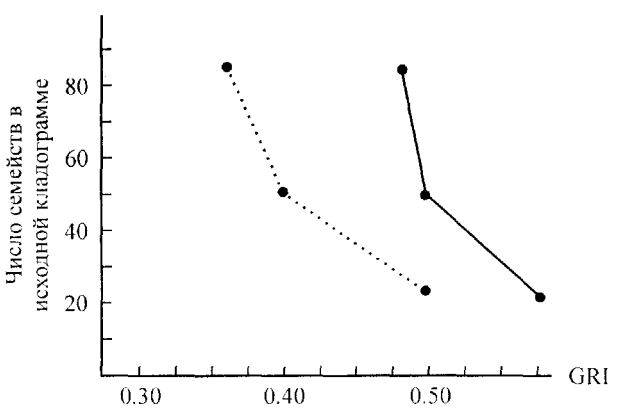


Рис. 15. Зависимость между степенью соответствия кладограммы палеонтологической летописи (*по оси абсцисс*) и числом таксонов в исходной кладограмме (*по оси ординат*).

Сплошной линией — Symphyta, *пунктирной* — Aculeata (по материалам табл. 3).

Дополнительно хотелось бы остановиться на неожиданном наблюдении, не относящемся к молекулярному кладизму, но сделанном в ходе данного исследования. Ранее (Расницын, 2002 : 63) по поводу компьютерного кладизма мною было замечено, «что компьютер требует учитывать состояние всех отобранных для анализа признаков у всех сравниваемых таксонов, а ручной анализ допускает использование каждого признака только там, где исследователь считает его полезными. Второй подход, конечно, субъективен, но зато он учитывает хорошо известное свойство, что один и тот же признак в разных частях системы может иметь совершенно разное значение. Например, изменение числа зубов разного типа имеет первостепенное значение в систематике большинства млекопитающих, но не у китов (и некоторых других отрядов). При компьютерном анализе филогенеза млекопитающих вариабельность этого признака у китов сильно обесценит различия в зубной формуле других отрядов. Конечно, здесь ситуация очевидна, и мы можем просто объявить этот признак «неприложимым» к китообразным, но в других случаях этот прием использовать не удастся, и в результате теряется масса филогенетически важной информации. Этот важный эффект можно назвать девальвацией признаков».

Девальвация признаков казалась важным и достаточно очевидным, но по преимуществу теоретическим фактором, однако выполненные расчеты неожиданно дали ему определенное подтверждение (табл. 3). Действительно, там, где парциальная кладограмма анализируемой группы (соответственно Symphyta или Aculeata) составляет лишь малую часть исходной кладограммы (отряд перепончатокрылых в целом: Ronquist et al., 1999; Quicke, Basibuyuk, 1999), соответствие между парциальной кладограммой и палеонтологической летописью (индекс GRI) оказывается существенно ниже, чем в тех случаях, когда кладограмма рассчитывалась специально для Symphyta (Schulmeister, 2003a) и для Aculeata (Brothers, Carpenter, 1993). Соответствующие *кривые* (рис. 15) явственно демонстрируют обратную зависимость между размером исходной кладограммы и значением GRI. Конечно, полученный материал совершенно недостаточен для окончательных выводов, но основанная на нем гипотеза представляется важной и заслуживающей дальнейшего тестирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Попытка проверки соответствия между палеонтологической летописью и каждым из ведущих современных филогенетических методов, а именно, молекулярного и морфологического кладизма и традиционной («интуитивной») филогенетики, дала достаточно четкий ответ, который, однако, весьма труден для интерпретации. Молекулярный и морфологический кладизм показали худшие результаты по сравнению с традиционной филогенетикой, что не кажется совершенно неожиданным. Труднее было допустить, что молекулярный метод даст худшие результаты по сравнению с традиционным, но совершенно неожиданны одинаково плохие результаты молекулярной и морфологической кладистики. Этот парадоксальный ответ ставит новые вопросы и практические задачи. С одной стороны, не может ли быть причиной неудачи молекулярного подхода методологический просчет, именно опора на кладистические принципы, а, скажем, не на молекулярные дистанции? С другой стороны, нельзя исключить, что тафономические искажения палеонтологической летописи насекомых настолько велики, что совершенно скрывают сохраняющийся в ней филогенетический сигнал. Первая гипотеза кажется хорошо фальсифицируемой привлечением филогенетических реконструкций, использующих мо-

лекулярные дистанции, а вторую гипотезу легко проверить на материале по группам, которым свойственны более однородные и благоприятные условия формирования палеонтологической летописи. Будем надеяться на продолжение работ в этом направлении и получение ответов на поставленные вопросы.

В заключение можно отметить, что предложенный подход к тестированию конкурирующих методологий и использованные показатели — объем скрытых интервалов и соответствующий индекс GRI — подтвердили свою работоспособность.

Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю признательность коллегам, помогавшим мне в этой работе — Д. В. Василенко, Е. Д. Лукашевич, А. Г. Пономаренко и Ю. А. Попову (ПИН РАН), а также Дж. Карпентеру (J. Carpenter, American Museum of Natural History, New York) за помощь в поисках филогенетической литературы и за общую многолетнюю поддержку в анализе принципов филогенетики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благодеров В. А. Грибные комарики трибы Sciophilini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. 1995. № 1. С. 55—63.

Длусский Г. М. Первая находка формикоидов (Hymenoptera, Formicoidea) в нижнемеловых отложениях Северного полушария // Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 62—66.

Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Введение в палеоэнтомологию. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2008. 371 с.

Калугина Н. С., Ковалев В. Г. Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.

Каталог ископаемых жесткокрылых 1993 // [http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/paleosys.htm].

Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. Часть 1. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань, 2000. 333 с.

Ковалев В. Г. Геологическая история и систематическое положение сем. Thaumaleidae (Diptera) // Энтомол. обозр. 1989. Т. 68, вып. 4. С. 798—808.

Ковалев В. Г. Двукрылые. Muscida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 239. С. 123—177.

Лукашевич Е. Д. Мезозойские Dixidae (Insecta: Diptera) и систематическое положение Dixamima Rohdendorf, 1964 и Rhaetomyia Rohdendorf, 1962 // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С.48—53.

Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 5—14.

Притыкина Л. Н. Стрекозы Каратау (Odonata) // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 26—54.

Притыкина Л. Н. Инфракласс Libellulones Laicharting, 1781. Стрекозообразные // Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 178. С. 127—134.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 123. 196 с.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 174. 192 с.

Расницын А. П. Отряд Vespida. Перепончатокрылые // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 239. С. 177—205.

Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. общ-ва. 2002. Т. 73. 107 с.

Расницын А. П. Летопись и кладограмма // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2005. С. 39—48.

Расницын А. П., Ковалев О. В. Древнейшие орехотворки из раннего мела Забайкалья (Hymenoptera, Cynipoidea, Archaeocynipidae fam. nov.) // Вест. зоол. 1988. № 1. С. 18—21.

Родендорф Б. Б. Отряд Diptera. Двукрылые // Основы палеонтологии. Членистоногие — трахейные, хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 307—345.

Andersen N. M., Weir T. A. Australian water bugs: their biology and identification // Entomonograph. 2004. Vol. 14. 344 p.

Ansorge J. Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of north-eastern Germany // Paläontol. Zeitschr. 1994. Bd 68, N 1/2. P. 199—210.
Balke M., Ribera I., Beutel R., Viloria A., Garcia M., Vogler A. P. Systematic placement of the recently discovered beetle family Meruidae (Coleoptera: Dytiscoidea) based on molecular data // Zool. Scripta. 2008. Vol. 37. P. 647—650.
Balke M., Ribera I., Beutel R. G. The systematic position of Aspidytidae, the diversification of Dytiscoidea (Coleoptera, Adephaga) and the phylogenetic signal of third codon positions // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2005. Vol. 43, N 3. P. 223—242.
Bechly G. Mainstream Cladistics versus Hennigian Phylogenetic Systematics // Stuttgart. Beitr. Naturkde. Ser. A. 2000. Bd 613. S. 1—11.
Bernhard D., Schmidt C., Korte A., Fritzsch G., Beutel R. G. From terrestrial to aquatic habitats and back again — molecular insights into the evolution and phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera) using multigene analyses // Zool. Scr. 2006. Vol. 35. P. 597—606.
Bertone M. A., Courtney G. W., Wiegmann B. M. Phylogenetics and temporal diversification of the earliest true flies (Insecta: Diptera) based on multiple nuclear genes // Syst. Entomol. 2008. Vol. 33. P. 668—687.
Beutel R. G., Leschen R. A. Phylogenetic analysis of Staphyliniformia (Coleoptera) based on characters of larvae and adults // Syst. Entomol. 2005. Vol. 30. P. 510—554.
Bischoff H. Bernsteinhymenopteren // Schrift. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg. 1916. Bd 56. S. 139—144.
Blagoderov V. A., Grimaldi D. A., Fraser N. C. How time flies for flies: diverse Diptera from the Triassic of Virginia and early radiation of the order // Amer. Mus. Novit. 2007. N 3572. P. 1—39.
Blagoderov V. A., Lukashevich E. D., Mostovski M. B. Order Diptera Linné, 1758. The true flies / Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 227—240.
Bode A. Die Insektenfauna des ostniedersächsischen oberen Lias // Paleontographica. 1953. Bd 103. S. 1—375.
Borkent A., Grimaldi D. A. The earliest fossil mosquito (Diptera: Culicidae), in Mid-Cretaceous Burmese amber // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2004. Vol. 97, N 5. P. 882—888.
Brothers D. J. The first fossil Ephutini (Hymenoptera: Mutillidae), a new species of Ephuta Say from Dominican amber // Acta Zool. Cracov. 2003. Vol. 46. S. 101—107.
Brothers D. J., Carpenter J. M. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera) // J. Hym. Res. 1993. Vol. 2. P. 227—304.
Caccone A., Powell J. R. Extreme rates and heterogeneity in insect DNA evolution // J. Mol. Evol. 1989. Vol. 30. P. 273—280.
Carle F. L., Wighton D. C. Chapter 3. Odonata // Grimaldi D. A. (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil / Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1990. Vol. 195. P. 51—68.
Carpenter J. M., Rasnitsyn A. P. Mesozoic Vespidae // Psyche. 1990. Vol. 97. P. 1—20
Castro L. R., Dowton M. Molecular analyses of the Apocrita (Insecta: Hymenoptera) suggest that the Chalcidoidea are sister to the diaprioid complex // Invertebrate Syst. 2006. Vol. 20. P. 603—614.
Caterino M. S., Hunt T., Vogler A. P. On the constitution and phylogeny of Staphyliniformia (Insecta: Coleoptera) // Molecular Phylog. Evol. 2005. Vol. 34. P. 655—672.
Darling D. C., Sharkey M. J. Chapter 7. Order Hymenoptera // Grimaldi D. A. (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brasil / Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1990. Vol. 195. P. 123—153.
Engel M. S., Grimaldi D. A. The first Mesozoic Zoraptera (Insecta) // Amer. Mus. Novit. 2002. N 3362. P. 1—20.
Engel M. S., Grimaldi D. A. The first Cretaceous spider wasp (Hymenoptera: Pompilidae) // J. Kansas Entomol. Soc. 2006. Vol. 79, N 4. P. 359—368.
Engel M. S., Grimaldi D. A., Krishna K. Primitive termites from the Early Cretaceous of Asia (Isoptera) // Stuttgart. Beitr. Naturkde., Ser. B (Geologie und Paläontologie). 2007. Bd 371. S. 1—32.
Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading // Syst. Zool. 1978. Vol. 27. P. 401—410.
Fleck G., Ullrich B., Brenk M., Wallnisch C., Orland M., Bleidissel S., Misof B. A phylogeny of anisopterous dragonflies (Insecta, Odonata) using mtRNA genes and mixed nucleotide / doublet models // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2008. Vol. 46, N 4. P. 310—322.
Grimaldi D. Chapter 9. Diptera // Grimaldi D. A. (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil / Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1990. Vol. 195. P. 164—183.
Handlirsch A. Kapitel 7. Palaeontologie // Schroeder Ch. (ed.). Handbuch der Entomologie. 1920 (1925). Bd 3. S. 117—306.
Haring E., Aspöck U. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach // Syst. Entomol. 2004. Vol. 29. P. 415—430.

Hebsgaard M. B., Andersen N. M., Damgaard J. Phylogeny of the true water bugs (Nepomorpha: Hemiptera—Heteroptera) based on 16S and 28S rDNA and morphology // Syst. Entomol. 2004. Vol. 29. P. 488—508.
Hennig W. Grundzuge eine Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsche Zentralverlag, 1950. 276 S.
Hennig W. Phylogenetic systematics: i-vi. Urbana: University of Illinois Press, 1966. 263 p.
Jarzembowski E. A. Early Cretaceous Zygopterids of S. England with a description of Cretacoenagrion alleni n. g. n. sp. Zygoptera Coenagrionidae Anisozygoptera Tarsophlebiidae // Odonatologica. 1990. Vol. 19, N 1. P. 27—37.
Johnson K. P., Mockford E. L. Molecular systematics of Psocomorpha (Psocoptera) // Syst. Entomol. 2003. Vol. 28. P. 409—416.
Kjer K. M., Carle F. L., Litman J., Ware J. A molecular phylogeny of Hexapoda // Arthropod Syst. Phylog. 2006. Vol. 64. P. 35—44.
Korte A., Ribera I., Beutel R. G., Bernhard D. Interrelationships of Staphyliniform groups inferred from 18S and 28S rDNA sequences, with special emphasis on Hydrophiloidea (Coleoptera, Staphyliniformia) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2004. Vol. 42. P. 281—288.
Krzeminski W., Jarzembowski E. Aenne triassica sp. n., the oldest representative of the family Chironomidae (Insecta: Diptera) // Pol. Pism. Entomol. 1999. Vol. 68, N 4. P. 445—449.
Liu Z., Engel M. S., Grimaldi D. A. Phylogeny and geological history of the cynipoid wasps (Hymenoptera, Cynipoidea) // Amer. Mus. Novit. 2007. N 3583. P. 1—48.
Makarkin V. N. Upper Cretaceous Neuroptera from Russia and Kazakhstan // Ann. Soc. Entomol. France. 1994. Vol. 30. P. 283—292.
Makarkin V. N. Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 6. Mesithonidae (Insecta) // Neues Jahrbuch Geol. Paläontol., Monatshefte. 1999. Bd 12. S. 705—712.
Makarkin V. N., Archibald S. B. Family affinity of the genus Palaeopsychops Andersen with description of a new species from Early Eocene of British Columbia (Neuroptera: Polystoechotidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2003. Vol. 96. P. 171—180.
Martinez-Delclos X., Nel A. Los Gomphidae (Insecta, Odonata, Anisoptera) del Cretacico Inferior de Espana // Rev. Espan. Paleontol. 1994. T. 9. P. 176—184.
Martins-Neto R. G. Neuropteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretacco inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. X Descricao de novos taxons (Chrysopidae, Babinskaiidae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Psychopsidae) // Cienc. Exat. Technol. 1997. T. 2, N 4. P. 68—83.
Meinander M. Fossil Coniopterygidae (Neuroptera) // Notul. Entomol. 1975. Vol. 45. P. 53—57.
Nel A. New and poorly known Cenozoic sawflies of France (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Pamphilioidea) // Deutsche Entomol. Zeitschr. 2004. Bd 51, N 2. S. 253—269.
Nel A., Jarzembowski E. A. New fossil Sisyridae and Nevrorthidae (Insecta: Neuroptera) from Eocene Baltic amber and Upper Miocene of France // Europ. J. Entomol. 1997. Vol. 94. P. 287—294.
Nel A., Paicheler J.-C. Les Odonates fossiles: Etat actuel des connaissances. Huiteme Partie: Les Calopterygoidea fossiles (Odonata, Zygoptera) // Bull. Soc. Ent. France. 1993. T. 97. P. 381—396.
Nel A., Waller A., Poinar G. O., Jr. The first fossil Myopsocidae (Psocoptera) in Dominican amber // Zootaxa. 2006. Vol. 1349. P. 63—68.
Nel A., Martinez-Delclos X., Paicheler H., Henrotay M. Les «Anisozygoptera» fossiles. Phylogénie et classification (Odonata) // Martinia. 1993. Numéro Hors Série, 3. P. 1—311.
Nel A., Martinez-Delclos X., Papier F., Oudard J. New Tertiary fossil Odonata from France. (Sieblosiidae, Lestidae, Coenagrioniidae, Megapodagrionidae, Libellulidae) // Deutsche Entomol. Zeitschr. 1997. Bd 44, N 2. S. 231—258.
Oosterbroek P., Courtney G. Phylogeny of the nematocerous families of Diptera (Insecta) // Zool. J. Linn. Soc. 1995. Vol. 115. P. 267—311.
Pilgrim E. M., von Dohlen C. D., Pitts J. P. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies // Zool. Scripta. 2008. Vol. 37. P. 539—560.
Piton L. E. Paleontologie du gisement eocene de Menat (Puy-de-Dom) (Flore et Faune) // Mem. Soc. Hist. Natur. d'Auvergne. 1940. T. 1. P. 1—303.
Pol D., Norrel M. A., Siddal M. E. Measures of stratigraphic fit to phylogeny and their sensitivity to tree size, tree shape, and scale // Cladistics. 2004. Vol. 20. P. 64—75.
Pritykina L. N. Two new dragonflies from the Lower Cretaceous deposits of West Mongolia (Anisoptera: Sonidae fam. nov., Corduliidae) // Odonatologica. 1986. Vol. 15, N 2. P. 169—184.
Quicke D. L. J., Basibuyuk H. Leverhulme Trust funded project on higher level phylogeny of the Hymenoptera. [http://www.bio.ic.ac.uk/research/dlq/dquicke.htm]. 1999.
Rasnitsyn A. P. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contr. Zoology. 2000. Vol. 69, N 4. P. 251—258.
Rasnitsyn A. P. Ontology of evolution and methodology of taxonomy // Paleontol. J. 2006. Vol. 40, Suppl. 6. P. 679—737.

Rasnitsyn A. P., Aristov D. S., Gorokhov A. V., Rowland J. M., Sinitshenkova N. D., Sukatsheva I. D. Important new fossil insects from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary // Lucas S. G., Ziegler K. E. (eds). Carboniferous-Permian transition / New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 2004. Vol. 25. P. 215—246.

Rasnitsyn A. P., Basibuyuk H. H., Quicke D. L. J. A putative extinct stem chalcidoid family from the lowermost Cretaceous or uppermost Jurassic in Mongolia (Hymenoptera, Chalcidoidea) // Proc. 13th Entomol. Congr. Entomol. Soc. South Africa. Pietermaritzburg 2—5 July 2001. Hatfield: Ent. Soc. S. A., 2001. P. 55.

Rasnitsyn A. P., Jarzembowski E. A., Ross A. J. Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Purbeck and Wealden (Lower Cretaceous) of southern England and their biostratigraphical and paleoenvironmental significance // Cretaceous Res. 1998. Vol. 19. P. 329—391.

Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers, 2002. 517 p.

Rasnitsyn A. P., Zhang Haichun. Composition and age of the Daohugou hymenopteran (Insecta, Hymenoptera = Vespida) assemblage from Inner Mongolia, China // Palaeontology. 2004. Vol. 47, N 6. P. 1507—1517.

Rehn A. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata // Syst. Entomol. 2003. Vol. 28. P. 181—239.

Ren D., Guo Z. On the new fossil genera and species of Neuroptera from Late Jurassic of Northeast China // Acta Zootaxon. Sinica. 1996. Vol. 21. P. 461—480.

Ronquist F., Rasnitsyn A. P., Roy A., Eriksson K., Lindgren M. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data // Zool. Scripta. 1999. Vol. 28. P. 13—50.

Ruf M. L., Goodwyn P. P., Martins-Neto R. G. New Heteroptera (Insecta) from the Santana Formation, Lower Cretaceous (Northeastern Brazil), with description of a new family and new taxa of Naucoridae and Gelastocoridae // Gaea (Acta Geologica Leopoldensia). 2005. Vol. 1, N 2. P. 68—74.

Schulmeister S. Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering of characters // Biol. J. Linn. Soc. 2003a. Vol. 79. P. 209—243.

Schulmeister S. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis // Biol. J. Linn. Soc. 2003b. Vol. 79. P. 245—275.

Shcherbakov D. E., Lukashevich E. D., Blagoderov V. A. Triassic Diptera and initial radiation of the order // Intern. J. Dipterol. Res. 1995. Vol. 6, N 2. P. 75—115.

Statz G. Ueber neue Funde von Neuropteren, Panorpen und Trichopteren aus den Tertiaren Schiefern von Rott am Siebengebirge // Decheniana. 1936. Bd 38. S. 208—255.

Szadziewski R. The oldest fossil Corethrellidae (Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber // Acta Zool. Cracov. 1995. Vol. 38. P. 177—181.

Szadziewski R. Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae) // Studia Dipterol. 1996. Vol. 3. P. 23—86.

Vršanský P. Origin and the early evolution of mantises // AMBA projekty. 2002. Vol. 6, N 1. P. 1—16.

Wagner R., Hoffeins Ch., Hoffeins H. W. Beschreibung einer weiteren Art der Gattung Heleodromia (Diptera, Empididae, Hemerodromiinae) aus dem Bitterfelder Bernstein // Studia Dipterol. 2000. Vol. 7, N 1. P. 19—23.

Whalley P. E. S., Jarzembowski E. A. Fossil insects from the Lithographic Limestone of Montsech (Late Jurassic — Early Cretaceous), Lerida Province, Spain // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology Series. 1985. Vol. 38, N 5. P. 381—412.

Wheeler W. C., Whiting M. F., Wheeler Q. D., Carpenter J. M. The phylogeny of extant insect orders // Cladistics. 2001. Vol. 17. P. 113—169.

Yoshizawa K. Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera') // Zool. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 136. P. 371—400.

Zhang H.-Ch., Rasnitsyn A. P., Zhang J.-F. The oldest known scoliid wasps (Insecta, Hymenoptera, Scoliidae) from the Jehol biota of western Liaoning, China // Cretaceous Res. 2002. Vol. 23, N 1. P. 77—86.

Zhang J. First description of axymyiid fossils (Insecta: Diptera: Axymyiidae) // Geobios. 2004. Vol. 37, N 5. P. 687—694.

Zhang J.-F., Lukashevich E. D. The oldest known net-winged midges (Insecta: Diptera: Blephariceridae) from the late Mesozoic of northeast China // Cretaceous Res. 2007. Vol. 28, N 2. P. 302—309.

Палеонтологический институт РАН,
Москва и Музей естественной истории,
Лондон.

Поступила 22 IX 2009.

SUMMARY

Palaeontological fit of different kinds of cladograms is considered using the ghost range method, ghost range being the time interval between dates of supposed and palaeontologically confirmed appearance of a taxon. Calculated was the absolute and relative amount of total ghost ranges in the published morphological and molecular cladograms and, in a part of cases, in the traditional ('intuitive') cladograms. The cladograms have orders of winged insects as well as families of some of these orders as terminal taxa, totally 42 cladograms for 14 sets of terminal taxa. New index is proposed to assess a relative amount of ghost ranges, the GRI = $1 - L_0/L_M$, L_0 being a total of ghost ranges in a particular cladogram, and L_M, a maximum possible sum of ghost ranges in a cladogram with the same set of terminal taxa. Like in the previous studies (Rasnitsyn, 2000, 2005), calculations imply that in their stratigraphic fit the intuitive cladograms are clearly superior over both the molecular and morphological cladistics. Unexpected and apparently unexplainable is another result that molecular cladograms show no advantage over the morphological cladistics. Additionally, the calculations present the first direct support of the hypothesis of character devaluation resulted from the computerized cladistic procedure (Rasnitsyn, 2002).