

УДК 595.746

**ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ОТРЯДА
ВЕЕРОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: STREPSIPTERA)***Р.М. Зелеев, А.Р. Сафин***Аннотация**

Представлен параметрический вариант системы отряда веерокрылых насекомых с разрешением до уровня семейств и отдельных родов на основе количественных признаков строения усиков и лапок самцов. Выявлены области таксономического пространства, соответствующие потенциальной изменчивости и намечены возможности описания неизвестных таксонов.

Ключевые слова: веерокрылые, *incertae sedis*, параметрическая система, таксономическое пространство, теоретическая изменчивость, потенциальная изменчивость, реализованная изменчивость, таксономический прогноз.

Введение

Сегодня в биологической систематике происходят резкие и неожиданные изменения, вызванные включением новых таксономических признаков, чаще всего связанных с молекулярно-генетическими методами исследования. В итоге возникают альтернативные системы, основанные на разных признаках и критериях, что загромождает систематику и усложняет возможности её использования на практике [1–4]. Это обстоятельство обостряет проблему, всегда стоявшую перед систематикой в целом: независимо от характера используемых признаков, на всех рангах выявляются таксоны, родство которых трудно определить однозначно. Для их включения в систему обычно употребляют категорию *incertae sedis* (лат. *неопределенное положение*), представляющую собой «неформализуемый» при используемом способе классификации остаток. Эта категория может быть встречена на любом таксономическом ранге, например в царстве животных – от типа до вида [5]. Широко известные примеры среди типов животных – это онихофоры, пентастомиды и тихоходки, среди классов типа членистоногих – пантоподы, среди отрядов насекомых – Strepsiptera, Mantophasmatodea и т. д. Общая черта таких таксонов – комбинативный характер сочетаний признаков, которые в «хороших» таксонах образуют привычные корреляции (синдромы). Неизбежность появления таких групп есть следствие повсеместного использования иерархической системы, где полная формализация (без остатка) всего известного биоразнообразия без существенного снижения степени рациональности [6] принципиально невозможна. Поэтому, несмотря на известную избыточность формы [7], параметрический метод описания таксонов *incertae sedis* (в силу комбинативного характера связи признаков) может дать определённые преимущества в полноте и прогностичности в сравнении с традиционной для

современной систематики иерархией. Он также может помочь глубже понять эволюционные закономерности формообразования [8], выходящие далеко за рамки проблемы включения в систему таксонов *incertae sedis*. Нами была предпринята попытка построения параметрической системы отряда веерокрылых насекомых (*Strepsiptera*) – в качестве примера таксона такой категории – с детализацией до уровня семейств и некоторых родов. Эти подчинённые таксоны в определительных таблицах признаков самцов имеют однозначные количественные характеристики, что представляет очевидное удобство для формализации системы отряда, без чего указанную попытку невозможно реализовать.

1. Краткая характеристика отряда

Веерокрылые (*Strepsiptera*, Kirby, 1813) – небольшой (около 600 видов) отряд высокоспециализированных насекомых-эндопаразитов с ярко выраженным половым диморфизмом, гиперметаморфозом в жизненном цикле и неясным систематическим положением [9–13]. Палеонтологические свидетельства не проясняют родственных связей с другими отрядами, поскольку найденные в ископаемом состоянии веерокрылые отличаются от рецентных видов лишь более плезиоморфным состоянием того же уникального для данного отряда набора признаков. Система веерокрылых окончательно не устоялась. Это связывают со скрытым образом жизни, создающим трудности их поиска и идентификации, особенно самок (для многих видов они неизвестны). Приводим краткое описание внешней морфологии самцов веерокрылых (имаго), поскольку именно их признаки легко диагностируемы и специфичны для отдельных групп, и поэтому использованы для создания системы отряда.

Взрослые самцы – свободноживущие, с хорошо расчленённым телом, тонкими, мягкими и полупрозрачными покровами. Их обычные размеры – 1–6 мм, хотя известны крупные тропические формы (самки рода *Stichotrema*) достигающие 2–3 см [14]. Самцы рецентных видов живут обычно около 5 ч, не питаются, так как их ротовой аппарат редуцирован до мандибул и максиллярных щупиков (иногда исчезают и мандибулы). В примитивном семействе *Mengenillidae*, помимо этого, есть слившиеся с нижней губой нефункционирующие максиллы, верхняя губа, а у отдельных вымерших форм ротовой аппарат включал и дополнительные элементы (например, галеа), и по-видимому, функционировал. На голове расположены веерообразные усики из 4–8-члеников. Эти членики, кроме первых двух (скапус и педицеллюс) и последнего, могут иметь боковые выросты (максимально возможное их число – до 5), зрительно создающие эффект веера. Глаза самцов веерокрылых – это сумма 20–70 простых глазков, не соприкасающихся друг с другом, поэтому не образующих типичных фасеток, как у большинства насекомых, и отличающихся рядом других уникальных особенностей [15]. Контуры глаз внешне напоминают плод малины [16]. Сходно внешне строение глаз (шизохроического типа) у трилобитов из отряда *Phacopida* [17], а также у ногохвосток [18] и некоторых групп многоножек [19–21]. Отдалённо такие глаза напоминают и теменные глазки остальных насекомых, но у самих веерокрылых глазков этого типа нет. Грудной отдел в целом (особенно заднегрудь) самцов хорошо развит и дифференцирован, но передне- и среднегрудь

упрощены до узких колец. Заднегрудь развита благодаря летательной (задней) паре веерообразно-складываемых крыльев (заднемоторность полёта), снабжённых 5–8 продольными жилками, которые легко принять за складки крыловой пластинки. Назначение неразвитой передней пары крыльев – они представлены лишь короткими узкими и плотными пластинками, внешне сходными с жужжальцами двукрылых – не вполне ясно, хотя возможна их роль в регуляции полёта благодаря большому количеству чувствительных элементов у их основания [16]. Две передние пары ног сближены и более развиты (особенно их удлинённые тазики), чем третья пара. На всех трёх парах конечностей отсутствуют вертлуги, а у большинства ныне живущих видов на лапках также нет ещё и коготков. Число члеников лапок в разных семействах меняется от 2 до 5, их форма в примитивных группах цилиндрическая, а у некоторых специализированных родов – двулопастная (сердцевидная). У обоих полов есть не функционирующие кишечник и мальпигиевы сосуды, а также 10 сегментов в составе брюшка.

Строение самок менее значимо для систематики, хотя есть примеры использования и их признаков [22, 23]. Они, как и личинки, начиная со второй стадии обоих полов, – эндопаразиты, осмотрофно питаются соками хозяев, и остаются на них пожизненно. Мягкое червеобразное и безногое тело самки покрыто личиночной и куколочной оболочками и обычно рассматривается как результат неотении [16]. Однако наличие головогруды с расположенным на ней половым отверстием (признак, никогда не встречающийся у остальных насекомых) указывает на специализированное новообразование. Хитинизированная головогрудь по достижении самкой половозрелости выпячивается за пределы тела хозяина и благодаря нахождению здесь полового отверстия участвует в копуляции. Из придатков тела имеются лишь рудименты мандибул. У свободноживущих самок семейства *Mengenillidae* (и, вероятно, у вымерших форм) есть ещё короткие конечности, и даже усики и глаза, а половое отверстие занимает исходное положение – на конце брюшка [24]. Самки живородящие, с очень высокой плодовитостью (до 750000 особей расселительных личинок-триунгулин). Для рода *Halictoxenos*, кроме того, известна полиэмбриония [22]. Длительность онтогенеза занимает от 2–4 месяцев до года, с 1–2 генерациями в год. Зимуют обычно оплодотворенные самки или личинки внутри зараженных хозяев. Круг хозяев у веерокрылых ограничен 5–7 отрядами насекомых и специфичен для большинства семейств. Отдельные адаптации паразитов весьма сложны и совершенны. Например, известна их способность изменять поведение хозяев для повышения эффективности собственного размножения [16, 25].

Особенности онтогенеза веерокрылых позволяют их считать насекомыми с полным превращением (*Holometabola* = *Oligoneoptera* = *Endopterygota*), но родственные связи с другими отрядами неясны. В литературе упомянуты четыре возможных варианта родства.

1. Веерокрылые как часть отряда *Coleoptera*, родственные группе веероусых жуков (*Rhipiphoridae*). Эта версия [26] основана на ряде признаков сходства: онтогенез с гиперметаморфозом и дополнительной расселительной личиночной стадией – триунгулиной; вееровидные антенны; резко уменьшенные элитры. Но поскольку триунгулины и гиперметаморфоз независимо возникали у *Oligoneoptera* как минимум пятикратно, а разветвлённые антенны имеются

у многих насекомых других отрядов, ни один из этих признаков не является надёжным свидетельством такого родства. «Жужжальца» веерокрылых также отличаются от элитр веероусых жуков, поскольку не могут выполнять покровных функций.

2. Веерокрылые – сестринская, относительно жуков, группа насекомых, с которыми она входит в состав надотряда Elytrophora. Это – наиболее распространенная до недавнего времени точка зрения, высказывавшаяся рядом крупных систематиков [20, 27, 28].

3. Наиболее популярная сегодня гипотеза, базирующаяся на последних морфологических и особенно молекулярных данных [22, 29], предполагает включение в надотряд Мекоптероидов в качестве сестринской группы Diptera. Этот взгляд основывается на анализе рибосомной РНК и предполагаемой гомологии передних крыльев веерокрылых жужжальцам двукрылых (их локализация на другом сегменте груди вызвана, как полагают, гомеозисной мутацией). Сходство с двукрылыми – и в упомянутой ранее высокой плодовитости веерокрылых (для жуков это большая редкость), и в наличии оперкулума в пупарии самцов (как у представителей двукрылых из подотряда Cyclotropha).

4. Веерокрылые – сестринская группа для всех насекомых с полным превращением (Endopterygota), поскольку этот отряд отличается от остальных насекомых с полным превращением выпячивающимися зачатками крыльев на стадии куколки, способом закладки глаз у личинок-триунгулин и некоторыми другими чертами [30, 31].

Сегодня ни один из этих вариантов родства не может быть признан окончательным. Система отряда за время его изучения неоднократно менялась. Так, до 1989 года к семейству Mengeidae [9, 32] относили представителей ныне живущего семейства Mengerillidae. Сейчас на основании морфологических и филогенетических данных название семейства Mengeidae присвоили одной из вымерших групп, где оно окончательно закрепилось в систематике отряда. Менялись также число и объём семейств, принадлежность их к разным подотрядам, а отдельных родов – к семействам. Не оставались постоянными даже названия и ранги отдельных таксонов [22]. Тем не менее общепризнано деление веерокрылых на два подотряда: немногочисленных, примитивных и почти вымерших Mengerillidia и высокоспециализированных Stylopidia – большинство современных видов. Приводим краткое описание известных семейств по признакам самцов.

Подотряд Mengerillidia

Mengeidae – вымершие формы отряда, известные по находкам в балтийском янтаре (эоцен), для которого описано всего два вида: *Mengea tertiaria*, *Mengea mengei*. Самки, по-видимому, были свободноживущими, хозяева неизвестны. Усики 7-члениковые, лапки с 5 цилиндрическими члениками [12, 33].

Protoxenidae – самая примитивная, даже среди вымерших, группа веерокрылых, включает единственный известный сегодня вид *Protoxenos janzeni*, обнаруженный в балтийском янтаре (эоцен, Германия), размерами до 7 мм [17, 22]. Усики 8-члениковые, лапки, как у видов предыдущего семейства, цилиндрические. Наименее редуцированный ротовой аппарат позволяет предположить возможность его использования для питания. Хозяева также неизвестны.

Cretostylopidae. Семейство выделено благодаря находке в 2005 г. в средне-меловом бирманском янтаре самого древнего представителя отряда веерокрылых, названного *Cretostylops engeli* [34, 35]. Его родственные связи в рамках отряда неясны ввиду недостаточности сведений, но его относят к этому же подотряду, обычно в ранге *incertae sedis*. Усики 8-члениковые, лапки такие же 5-члениковые. Несмотря на более древний возраст, данная форма по примитивности состояния некоторых признаков уступает предыдущему семейству, в частности, имеет более редуцированную верхнюю губу и не имеет галеа на максилле [13]. Но развитая жевательная поверхность мандибул, как и у ранее указанного вида, также говорит о возможности самцов питаться самостоятельно. Особенность только представителей этих двух семейств состоит и в организации глаз, более сходных с типичными для большинства насекомых, по-видимому, плезиоморфными, фасеточными глазами, чем с глазами остальных веерокрылых [16].

Mengenillidae. Наиболее распространённые из ныне живущих примитивных веерокрылых. Самки – свободноживущие, с функционирующими антеннами, глазами, ногами и брюшным половым отверстием (у самок остальных рецентных видов отряда половое отверстие, как указывалось выше, открывается на головогрудь). Это – специализированные паразиты щетинохвосток (*Zygentoma*): род *Mengenilla* – паразит *Ctenolepisma*, род *Eoxenos* – паразит *Lepisma* [9]. Семейство включает 3 рода из Средиземноморья, Азии и Австралии. Усики самцов 6-члениковые, лапки 5-члениковые, есть нефункционирующие максиллы [36].

Bahiaxenidae – последнее из выделенных семейств, описано в 2009 г. по находкам в Бразилии (штат Байя) вида *Bahiaxenos relictus*, представленного как «живое ископаемое», единственный живой представитель отряда с 8 члениками усиков и выступающей верхней губой. Как и у всех остальных представителей этого подотряда, лапки имеют 5 цилиндрических члеников с коготками. Самки, личинки и хозяева неизвестны [13].

Подотряд Stylopodia

Corioxenidae. Обширная группа (не менее 12 родов и 36 видов), паразиты ряда семейств клопов. Усики 5–7-члениковые, мандибулы отсутствуют, лапки 5-члениковые с 1–2 коготками либо 4-члениковые без коготков. На этом основании виды этого семейства могут быть разделены на несколько самостоятельных групп. Так, род *Triozocera* поднимается до ранга семейства [36], но, к сожалению, не указывается критерий выделения и входят ли туда другие роды этого семейства.

Myrmecolacidae (Pierce, 1909) включает 5 родов (в том числе один вымерший) и 98 видов, в основном паразитов *Orthoptera* и *Hymenoptera*, в которых развиваются самки и самцы соответственно. Это достаточно редкое явление, встреченное ещё и у наездников (*Aphelinidae*, *Coccophaginae*), было названо гетеротрофной гетерономией и впервые описано в литературе А.А. Оглоблиным в 1938 г. [16]. Усики 7-члениковые, лапки 5-члениковые без коготков.

Stylopidae (Kirby, 1813) – первая описанная в литературе группа веерокрылых. Паразитируют в основном на перепончатокрылых (*Andrenidae*, *Colletidae*, *Halictidae*), включают 8 родов (в том числе один вымерший) и около 400 видов.

Именно на примере этого семейства было показано, что при спаривании самка использует феромоны для привлечения самца [22], что придаёт функциональный смысл сложной морфологии усиков. Жилкование крыльев сильно редуцировано. Усики 4–6-члениковые, лапки 4-члениковые без коготков.

Xenidae. Малочисленная группа (3 рода), иногда включаемая в состав Stylopidae в ранге подсемейства, паразиты перепончатокрылых семейств Sphecidae и Vespidae. Усики и лапки 4-члениковые.

Bohartillidae (Kinzelbach, 1969) известен 1 род с 3 видами: *Bohartilla megalognatha* – ископаемое из доминиканского миоценового (20 млн лет) янтаря и рецентные *B. kinzelbachi* и *B. joachischeveni*. Отличиями вымерших представителей семейства, найденных в янтаре, по мнению Кинзельбаха и Поля [17, 22, 36] являются более тонкие усики, челюсти и длинные ноги. Усики 7-члениковые, лапки 4-члениковые без коготков. Хозяева неизвестны.

Elenchidae (Perkins, 1905). Семейство включает 5 родов (в том числе один вымерший) и 24 вида. Паразитируют на представителях цикадид из семейств Eurybrachyidae, Flatidae, Fulgoridae, Ricaniidae и Dictyopharidae. Усики 5-члениковые, лапки 2-члениковые без коготков.

Halictophagidae (Perkins, 1905). Самая географически распространённая группа (Великобритания, Шри-Ланка, Филиппины, Гваделупа, Венесуэла, Пуэрто-Рико). Паразитируют на клопах, цикадах, прямокрылых, двукрылых и других насекомых. Включают 7 родов и 112 видов. Ряд источников [11, 23, 37, 38] выделяет из него семейство Callipharixenidae, но состав родов этого семейства и признаки, лежащие в основе этого выделения, также не указываются. Усики 4–7-члениковые, лапки 3-члениковые без коготков.

2. Подходы к построению параметрической системы отряда

В доступной нам литературе [39–42] есть примеры построения систем отдельных таксонов с помощью параметрических таблиц. Каждый из используемых в них признаков образует ось координат, размеченную в пределах диапазона изменчивости этого признака. В полученном таксономическом пространстве становятся заметными как «сгущения» для отдельных таксонов низшего ранга – участки, наиболее «освоенные», так и незанятые ими. Для обозначения этих участков предложены [8] термины, удобные для решения наших задач по построению системы веерокрылых. *Теоретическая изменчивость* – всё пространство комбинаций признаков, используемых в анализе данного таксона. *Реализованная изменчивость* – совокупность участков таксономического пространства, заполненных конкретными значениями признаков известных подчинённых таксонов низшего ранга (в нашем случае – семейств и родов отряда веерокрылых). *Потенциальная изменчивость* – часть таксономического пространства, охватывающая зону компактного расположения всех реализованных форм изменчивости, в рамках которого ожидается нахождение новых или ископаемых форм таксона.

Вне зоны потенциальной изменчивости в таксономическом пространстве теоретической изменчивости выявляются участки «эволюционных запретов», в которых не предполагается возможность обнаружения каких-либо таксонов в будущем. Природа этих запретов – предмет специального исследования, но, вероятно,

они имеют палеоэкологическую природу. Сама геометрия пространства и характер его заполнения, по-видимому, также имеют историческую причинность, природа которой нуждается в расшифровке [43, 44]. Потенциально таксономическое пространство может включать очень большое число измерений. Но для удобства восприятия системы конкретного таксона рекомендуется сводить всё разнообразие характерных для него признаков к трём пространственным осям, используя именно те признаки, которые более детально дифференцируют подчинённые таксоны (например, семейства в пределах данного отряда). Случаи наложения их ареалов в таксономическом пространстве, например, когда в одну клетку пространства попадают несколько неродственных таксонов, дают основание для пересмотра ранга известных подчинённых групп, и детализация их отношений предполагает «раскрытие» в этой клетке новых пространственных осей с признаками, которые более удобны для дифференциации подчинённых таксонов в данном конкретном случае. Благодаря такой «вложенности» таксономических пространств иерархически соподчинённых групп определённый палеоэкологический смысл приобретает сама иерархия используемых в систематике признаков [45].

Приведенные выше данные позволяют построить параметрическую систему отряда веерокрылых насекомых с использованием дискретных признаков – числа члеников усиков и лапок самцов. Указанные роды рассмотрены в рамках конкретных семейств с учётом именно этих признаков. Классификаций же, основанных на других характеристиках: строении груди, крыльев и ротового аппарата самцов, а также признаках триунгулин и самок, мы старались избегать, чтобы получить целостную структуру системы по принципам рациональной номенклатуры [6]. Значения использованных нами признаков, как следует из приведённых данных, в отдельных семействах и родах веерокрылых существенно отличаются, а у представителей семейств *Halictophagidae* и *Stylopidae* число члеников усиков, а для *Corigoxenidae* ещё и число лапок варьируют даже в пределах этих таксонов. Это даёт основание для разделения по указанным формальным признакам их на подчинённые группы. Следует обратить внимание и на семантику используемых нами признаков. В соответствии с предложенным нами ранее принципом функциональных модулей [43, 44], эти признаки относятся к сфере ответственности локомоторного модуля, что вполне объяснимо ввиду особенностей биологии самцов: они предназначены лишь для максимально эффективного поиска самки за отпущенное им время жизни (без питания) до 5 ч. Поэтому вполне логично использование именно этой категории признаков и для уточнения места в системе подчинённых рангов (например, подсемейств, триб, родов, а возможно, и видов), поскольку при смене ранга рассматриваемого таксона возникает необходимость применения иных наборов признаков, работающих на данном таксономическом уровне. Такими признаками могут быть более тонкие черты в строении тех же усиков и лапок, (например, относительные размеры и пропорции члеников, характер расположения чувствительных элементов и т. п.), крыльев или специфика устройства их глаз. Что касается признаков двух других функциональных модулей, то, по-видимому, метаболический модуль следует применять для большей детализации, например, вымерших таксонов, самцы которых могли питаться, либо при использовании

признаков самок (хотя, видимо, осмотрфное питание не предполагает развития сложной морфологии). Репродуктивный модуль также представляется не вполне удобным на практике, хотя бы в силу малых размеров самих насекомых.

3. Параметрическая система отряда веерокрылых

Отмеченные ранее параметры семейств и некоторых входящих в них родов, наиболее однозначно их характеризующие: количество члеников усиков и количество члеников лапок, приведены в табл. 1. Диапазоны изменений этих признаков (в осях системы координат) мы расположили в соответствии с порядком убывания от максимального числа элементов к минимальному, что, на наш взгляд, отражает распространённую во многих таксонах эволюционную тенденцию редукции значений признаков.

Табл. 1

Показатели, характеризующие отдельные семейства и некоторые роды веерокрылых насекомых

		Число члеников усиков				
		8	7	6	5	4
Число члеников лапок	2	Зона эволюционных запретов			<i>Elenchus</i> (Elenchidae)	
	3		<i>Halictophagus</i> (Halictophagidae)	<i>Dipterophagus</i> (Halictophagidae)	Вакантное место	<i>Driozocera</i> (Halictophagidae)
	4		<i>Myrmecolax</i> (Myrmecolacidae) <i>Triozocera</i> (Corioxenidae) <i>Bohartilla</i> (Bohartilidae)	<i>Stylops</i> (Stylopidae) <i>Coenocholax</i> (Myrmecolacidae) <i>Corioxenos</i> (Corioxenidae)	<i>Hylechtrus</i> (Stylopidae)	<i>Xenos</i> (Xenidae) <i>Halictoxenos</i> (Stylopidae)
	5		п/отр. <i>Mengenillidia</i> † <i>Protoxenos</i> † <i>Cretostylops</i> <i>Bahiaxenos</i>	п/отр. <i>Mengenillidia</i> † <i>Mengea</i> (Mengeidae)	п/отр. <i>Mengenillidia</i> <i>Mengenilla</i> , <i>Eoxenos</i> (Mengenillidae)	<i>Dundoxenos</i> (Corioxenidae)

Из табл. 1 следует, что все комбинации этих двух использованных признаков, встречаемые в известных семействах веерокрылых, тяготеют к определенному сектору таксономического пространства. Клетки таблицы, занятые названиями, используемыми для обозначения места в таксономическом пространстве соответствующих семейств и отдельных родов, иллюстрируют так называемую «реализованную изменчивость». Теоретической изменчивостью в нашем случае является всё пространство, ограниченное значениями признаков: число члеников усиков 4–8, число члеников лапок 2–5. Зона «эволюционных запретов» здесь, по-видимому, следует считать пространство, расположенное в левой верхней части таблицы, в которой могли быть расположены формы с 8-члениковыми усиками и лапками с 2–4 члениками. Маловероятность существования указанных форм определяется не столько неполнотой палеонтологической летописи, сколько относительной скоррелированностью процессов редукции числа члеников усиков и лапок. Обращает на себя внимание нахождение

в одной клетке реализованной изменчивости представителей нескольких семейств, при этом, к примеру, клетка со значениями «5 члеников усиков» и «3 членика лапок» оказывается совершенно «незаселённой» (в табл. 1 она обозначена как «вакантное место»), и здесь возможно в дальнейшем нахождение пока не описанного таксона веерокрылых.

В рамках параметрического подхода к систематике корректен вопрос о направлении дальнейшего роста разнообразия отряда. Наиболее эволюционно продвинутыми следует считать таксоны, расположенные ближе к правому верхнему краю таблицы: Elenchidae, Xenidae, отчасти Halictophagidae и Stylopidae. Для всех них характерны не только минимальные значения используемых нами признаков, но и соответствующие их предполагаемому эволюционному статусу значения многих других признаков, не использованных в нашей системе отряда, а также ряд продвинутых черт их биологии. Пределами дальнейшей эволюции отряда в рамках данного таксономического пространства следует считать крайние состояния редукции используемых признаков: уменьшение числа члеников лапок до одного, а для члеников усиков, по-видимому, возможный предел редукции уже достигнут – 4 членика. Такой набор обусловлен функциональными особенностями самого усика: первые два членика (скапус и педицеллус), в отличие от последующих, сохраняют подвижность, и ни у кого из известных насекомых не имеют выростов, так же как и терминальный членик. Именно наличие боковых выростов определяет специфику усиков у самцов веерокрылых. При движении усиков их веер может складываться и раскрываться, что, вероятно, обеспечивает высокую чувствительность к феромонам самок и препятствует развитию привыкания к ним. Если в усике остаётся меньше 4 члеников, то необходимая для веерного эффекта форма становится геометрически невозможной, и усик внешне приобретает жгутовидную форму, что не соответствует общему габитусу самцов отряда веерокрылых.

Для повышения степени детализации параметрической системы отряда целесообразно использовать ещё одно пространственное измерение, что сделает её трёхмерной. В качестве третьего измерения удобно использовать характер расположения боковых выростов на члениках усиков. Разнообразие используемых признаков семейств и родов веерокрылых при таком способе изображения становится более информативным – многие группы, находившиеся в одной клетке, оказываются разнесёнными по отдельным «кубикам» трёхмерного таксономического пространства. Нами была выполнена объёмная модель параметрической системы, благодаря чему выявилось несколько неосвоенных ячеек пространства (они практически не заметны в двухмерном варианте системы). Так, в одной из них может оказаться пока неизвестный представитель с 4 члениками лапок и 6 члениками усиков, из которых 4-й и 5-й имеют по боковому выrostу. Характер распределения по семействам отдельных родов в соседних ячейках таксономического пространства позволяет достаточно уверенно отнести этот пока не найденный *де факто* таксон к семейству Corioxenidae. Остальные семейства, как и эти, не помещающиеся в рамках одной ячейки табл. 1 (Halictophagidae, Stylopidae), в нашей модели также занимают достаточно компактный ареал таксономического пространства.

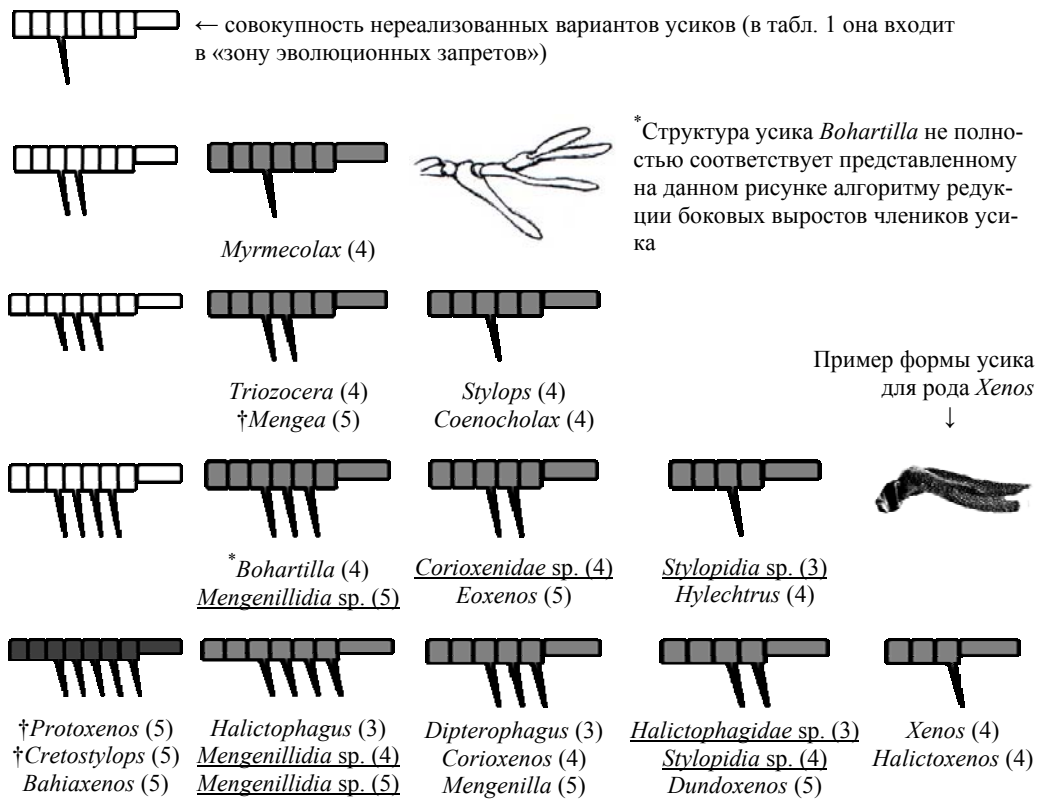


Рис. 1. Распределение форм усиков у представителей некоторых родов веерокрылых в трёхмерном пространстве признаков: количество члеников усиков (горизонтальные ряды), ход редукции боковых выростов члеников усиков (вертикальные столбцы) и количество члеников лапок (цифровые значения в скобках при названиях родов). Вымершие формы отмечены значком †, предсказываемые таксоны подчеркнуты

К сожалению, имеющиеся в нашем распоряжении графические средства не позволили изобразить (без потери наглядности) трёхмерный вариант параметрической системы отряда. Поэтому мы сочли возможным изобразить двухмерный вариант параметрической системы отряда (рис. 1), где измерение, отражающее число члеников лапок, количественно выражено в скобках соответствующей цифрой после латинского названия рода (эту ось можно мысленно простроить перпендикулярно плоскости листа). На рис. 1 приведены также схемы строения усиков с условным обозначением их отдельных члеников, в том числе несущих боковые выросты: терминальные членики расположены справа, а головная капсула – слева.

Латинские названия родов веерокрылых, попадающих в соответствующие ячейки, приведены без указания названий соответствующих семейств (они представлены в табл. 1), чтобы излишне не загромождать рисунок. По оси абсцисс, как и в табл. 1, слева направо убывает число члеников усиков, а по оси ординат снизу вверх расположены варианты строения усиков, отражающие последовательные стадии редукции боковых выростов. Выявленный как упоминавшийся ранее и пока неописанный представитель семейства *Corioxenidae* на рис. 1 помещён в одну клетку с родом *Eoxenos* и формально отличается от него

числом члеников лапок (4 и 5 соответственно). Все выявленные места, в которых можно предположить нахождение пока неизвестных форм веерокрылых, обозначены на рис. 1 подчёркнутыми названиями таксонов, к которым их можно отнести. Так, указанное в табл. 1 «вакантное место» в трёхмерном варианте системы отряда разбивается на две ячейки, одна из которых может быть отнесена к ареалу семейства Halictophagidae и обозначено как *Halictophagidae* sp. (3), а систематическое положение таксона для другой ячейки менее определённо, поэтому оно обозначено как *Stylopidia* sp. (4). Аналогичным образом указаны другие таксоны этой категории. Всего в используемом способе изображения можно выявить не менее 4–7 таких таксонов.

Используемый нами в рис. 1 способ формализации структуры усика выявляет ещё одну деталь: возможно нарушение нормальной последовательности стадий редукции боковых выростов члеников усиков. Так, для таксона *Bohartilla* (этот род на рисунке помечен звёздочкой) заметна «преждевременная» редукция выроста на 4-м членике при его сохранении на 5-м и 6-м члениках. Поэтому на свободных полях рис. 1 мы также приводим изображение усика этого вида с необходимыми комментариями.

Наконец, следует указать на эффект попадания в одну ячейку таксономического пространства ряда неродственных таксонов, чего не удалось избежать даже в трёхмерном варианте изображения системы отряда. Это, например, имеет место в ячейке с наиболее «примитивными» таксонами (схема строения их усика на рисунке отмечена более тёмной окраской): †*Protoxenos* (5), †*Cretostylops* (5), *Bahiaxenos* (5). Указанные формы (две из которых – вымершие) отличаются признаками строения ротового аппарата (метаболический модуль [44]), что отражает семантику смены ведущих таксономических признаков в ходе эволюции таксона (для представителей вымерших таксонов, как мы видели, допускается возможность самцов использовать ротовой аппарат по назначению).

В других случаях попадания разных таксонов в одну ячейку, например *Stylops* (4) и *Coenocholax* (4); *Xenos* (4) и *Halictoxenos* (4), по-видимому, имеет место независимое освоение «пространства логических возможностей» [46], один из наиболее показательных примеров конвергентной эволюции. Предположительно, такое освоение для каждого из таксонов специфично: ячейка может быть «заселена» с разных сторон таксономического пространства. Ранее нами [44, 45] для таких таксонов было предложено понятие «биоизотоп». Изменение содержания признаков в осях таксономического пространства, которое допустимо при рассмотрении только данной ячейки пространства, позволяет отнести такие биоизотопы к разным пространственным ареалам, то есть провести их полную демаркацию. Для этого следует подобрать другие доступные для анализа признаки. Так, для различения отдельных видов рода *Stylops* можно использовать пропорции и относительные размеры члеников усиков, которые (рис. 2) в пределах данного рода существенно изменяются, хотя все они сводятся к единой формуле, указанной в соответствующей ячейке рис. 1. Для составления параметрической системы этого таксономического ранга также необходимо максимально полное владение информацией по форме, размерам и другим параметрам усиков, чтобы расположить известные образцы по градиентам изменчивости выбранных признаков и обозначить свои «зоны запретов» или вакантные ячейки.

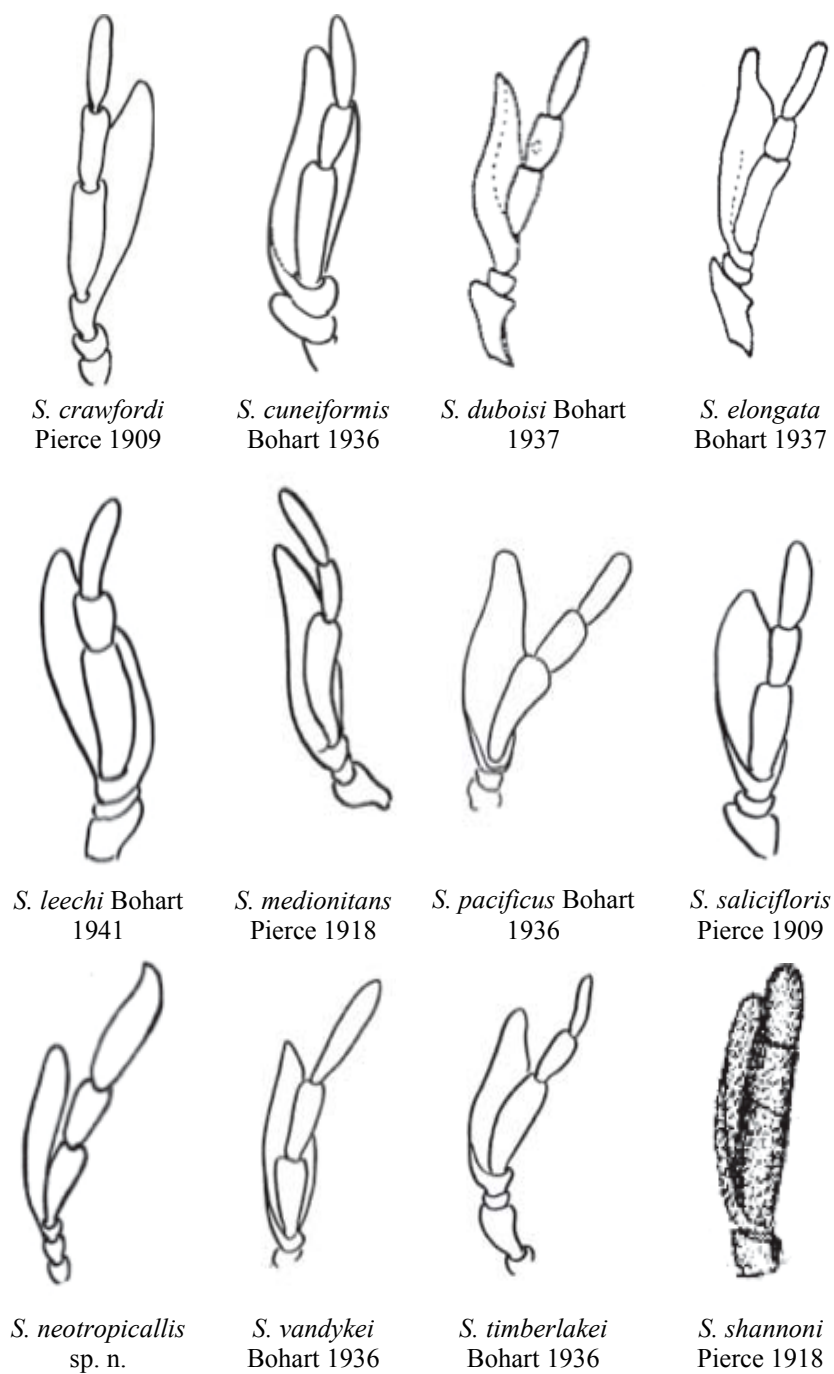


Рис. 2. Различия в строении усиков на примере видов рода *Stylops* (по материалам [47])

Из других заслуживающих внимание признаков (относимых к локомоторному модулю) следует упомянуть число и характер расположения глаз на глазном поле (как указывалось ранее, для близких по этому признаку ногохвосток это важный таксономический признак [9]), а также характер редукции жилкования крыла. Предложенные признаки, связанные с морфологией, представляются

более удобными для таксономических работ, поскольку (в отличие от особенностей биологии размножения, жизненного цикла или паразито-хозяйинных отношений) могут быть оценены и для ископаемых форм.

В целом в пределах отряда (но в разной степени для отдельных семейств) наблюдается тенденция уменьшения числа члеников усиков и лапок, сложности ротового аппарата и жилкования крыла – от наиболее примитивных к продвинутым формам. В этом же направлении заметны изменения в спектре хозяев: представители *Mengenillidia* паразитируют на первичнобескрылых насекомых, а *Stylopidia* – на крылатых, причём по характеру и широте специализации отдельные семейства различаются. Разнообразие сочетаний значений отдельных признаков, пригодных для систематики (в том числе их гетеробатмия), – серьёзная проблема, препятствующая созданию удобной системы отряда в рамках традиционного иерархического подхода. Для полного и непротиворечивого деления отряда веерокрылых на подчинённые категории использование параметрического подхода мы считаем более перспективным, поскольку оно может позволить обозначить в пространстве значений соответствующих признаков не только отдельные роды и виды (в том числе и ещё не открытые), но и, возможно, обозначить место отряда в системе насекомых.

Заключение

Полученный нами вариант параметрической системы носит предварительный характер, однако даёт возможность для его дальнейшего совершенствования за счёт уточнения значений использованных признаков для рангов рода и вида, а также за счёт использования дополнительных количественных признаков с выраженным разнообразием их значений. Главное преимущество такого подхода состоит в возможности сочетания альтернативных (и поэтому неприемлемых) для иерархического варианта способов классификации и в прогностичности такой системы (таксономический прогноз). Существенным препятствием для создания параметрических систем является укоренившаяся в систематике традиция публикации неполных диагнозов, в которых отсутствуют исчерпывающие данные по всем используемым признакам и для всех рассматриваемых таксонов.

Литература

1. Любичев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сб. ст. – М.: Наука, 1982. – 278 с.
2. Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–507.
3. Чайковский Ю.В. Естественная система. Тридцать лет после Любищева // Ценологические исслед. – М.: МОИП – Центр сист. исслед., 2003. – Вып. 23: Любищев и проблемы формы, функции и систематики организмов. – С. 30–50.
4. Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 726 с.

5. Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты: в 4 т. – М.: Изд. центр «Академия», 2008. – Т. 3: Членистоногие. – 496 с.
6. Павлинов И.Я. Концепции рациональной систематики в биологии // Журн. общ. биол. – 2011. – Т. 72, № 1. – С. 3–26.
7. Расницын А.П. Филогения и систематика // Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 84–89.
8. Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58, № 1. – С. 70–83.
9. Медведев Л.М. Отряд Strepsiptera // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко. – М.-Л.: Наука, 1969. – С. 641–645.
10. Gillott C. Entomology. – Dordrecht: Springer, 2005. – 831 p.
11. Kathirithamby J. Review of the Order Strepsiptera // Syst. Entomol. – 1989. – V. 14, No 1. – P. 41–92.
12. Kathirithamby J. The Biodiversity and Systematics of the entomophagous parasitoid Strepsiptera (Insecta). – 11 p. – URL: http://atbi.eu/summerschool/files/summerschool/Kathirithamby_Syllabus.pdf, свободный.
13. Bravo F., Pohl H., Silva-Neto A., Beutel R.G. Bahiaxenidae, a “living fossil” and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil // Cladistics. – 2009. – V. 25, No 6. – P. 614–623.
14. Веерокрылые // Биол. энцикл. словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. – М.: Сов. энцикл., 1986. – С. 89.
15. Buschbeck E.K., Ehmer B., Hoy R.R. The unusual visual system of the Strepsiptera: external eye and neuropils // J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol. – 2003. – V. 189, No 3. – P. 617–630.
16. Kathirithamby J. Host-parasitoid associations in Strepsiptera // Annu. Rev. Entomol. – 2009. – V. 54. – P. 227–249. – doi: 10.1146/annurev.ento.54.110807.090525.
17. Kinzelbach R.K. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera) // Zoologica. – 1971. – V. 119. – P. 129–256.
18. Стебаева С.К. Определитель коллембол СССР. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
19. Залеская Н.Т. Определитель многоножек-косянок СССР. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
20. Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. – СПб.: Лань, 2000. – 358 с.
21. Локишина И.Е. Определитель двупарноногих многоножек Diploroda равнинной части Европейской территории СССР. – М.: Наука, 1969. – 89 с.
22. Pohl H., Beutel R.G. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda) // Cladistics. – 2005. – V. 21, No 4. – P. 328–374.
23. Pierce W.D. The comparative morphology of the order Strepsiptera together with records and descriptions of insects // Proc. U.S. Natl. Mus. – 1918. – V. 54. – P. 391–501.
24. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. – Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. – 517 p.
25. Beani L. Crazy wasps: when parasites manipulate the *Polistes* phenotype // Ann. Zool. Fennici. – 2006. – V. 43, No 5–6. – P. 564–574.
26. Crowson R.A. The biology of the Coleoptera. – London: Acad. Press, 1981. – 802 p.
27. Boerner C. Zur Systematik der Hexapoda (Strepsiptera) // Zool. Anz. – 1904. – V. 27. P. 511–533.

28. Бей-Буенко Г.Я. Об общей классификации насекомых // Энтомолог. обозр. – 1962. – Т. 41, № 1. – С. 6–21.
29. Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D., Wheeler W.C. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology // Syst. Biol. – 1997. – V. 46, No 1. – P. 1–68.
30. Kristensen N.P. Phylogeny of extant hexapods // The insects of Australia: a textbook for students and research workers. – Melbourne: Melbourne Univ. Press, 1991. – P. 125–140.
31. Kristensen N.P. Forty years' insect phylogenetics systematic // Zool. Beitr. N.F. – 1995. – Bd. 36, H. 1. – S. 83–124.
32. Pierce W.D. A preliminary review of the classification of the order Strepsiptera // Proc. Entomol. Soc. Washington. – 1908. – V. 9. – P. 75–85.
33. Kulicka R. Mengea tertiaria (Mengea), (Strepsiptera) from the Baltic amber // Prace Muz. Ziemi. – 1978. – V. 29. – P. 141–145.
34. Grimaldi D., Kathirithamby J., Schawaroch V. Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber // Insect Syst. Evol. – 2005. – V. 36, No 1. – P. 1–20. – doi: 10.1163/187631205788912787.
35. Shi G., Grimaldi D.A., Harlow G.E., Wang Jing, Wang Jun, Yang M., Lei W., Li Q., Li X. Age constraint on Burmese amber based on U–Pb dating of zircons // Cretaceous research. – 2012. – V. 37. – P. 155–163. – doi:10.1016/j.cretres.2012.03.014.
36. Kinzelbach R.K. Die männlichen Imagines der Mengenillidae und *Mengenilla kaszabi* n. sp. – Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei (Strepsiptera, Insecta) // Reichenbachia. – 1970. – H. 12. – S. 217–247.
37. Bohart R.M. A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America // Univ. Calif. Publ. Entomol. – 1941. – V. 7. – P. 91–160.
38. Kathirithamby J., Taylor S.J. A new species of *Halictophagus* (Insecta: Strepsiptera: Halictophagidae) from Texas, and a checklist of Strepsiptera from the United States and Canada // Zootaxa. – 2005. – V. 1056. – P. 1–18.
39. Белоусов Л.В. Параметрическая система гидроидов и возможные способы генетической регуляции их видовых различий // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, № 5. – С. 654–663.
40. Догель В.А. Класс Многоколенчатых (Pantopoda) // Руководство по зоологии. Т. 3, Ч. 2: Беспозвоночные / Под ред. Л.А. Зенкевича. – М.: Сов. наука, 1951. – С. 45–106.
41. Павлов В.Я. Периодическая система членистых. – М.: Изд-во ВНИРО, 2000. – 186 с.
42. Попов И.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. – СПб.: Наука, 2008. – 223 с.
43. Зелеев Р.М. Соразмерность как характеристика развития биосистем. Вариант биологической аксиоматики // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2011. – Т. 153, кн. 2. – С. 7–21.
44. Зелеев Р.М. Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2012. – Т. 154, кн. 2. – С. 8–25.
45. Зелеев Р.М. Параметрическая систематика: проблемы и перспективы // Современные проблемы эволюции и экологии: Сб. материалов конф. «XXVII Люблинские чтения». – Ульяновск: УлГПУ, 2013. – С. 45–52.
46. Заварзин Г.А. Пространство логических возможностей в многообразии бактерий и их филогения // Природа. – 1979. – № 6. – С. 9–19.

47. Kogan M., Poinar G. Jr. New fossil *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) from Dominican amber // Neotrop. Entomol. – 2010. – V. 39, No 2. – P. 227–234.

Поступила в редакцию
14.02.12
Переработанный вариант
20.03.13

Зелеев Равиль Муфазалович – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной морфологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: zeleewy@rambler.ru; zeleewy@yandex.ru

Сафин Айрат Рафикович – студент кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной морфологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: airat_maestro@yahoo.com; airat.bio@gmail.com

* * *

PARAMETRIC SYSTEM OF THE INSECT ORDER STREPSIPTERA

R.M. Zeleev, A.R. Safin

Abstract

This paper presents the parametric version of the system of the insect order Strepsiptera (including families and individual genera) based on quantitative characteristics of the structure of male feelers and legs. The work also reveals the areas of taxonomic space, corresponding to the potential variability, and identifies the possibilities of describing the unknown taxons.

Keywords: Strepsiptera, *incertae sedis*, parametric system, taxonomic space, theoretical variability, potential variability, realized variability, taxonomic prognosis.

References

1. Lyubishchev A.A. The problems of the forms, taxonomy and evolution of organisms. Moscow, Nauka, 1982. 278 p. (In Russian)
2. Meien S.V. The main aspects of the typology of organisms. *Zh. Obshch. Biol.*, 1978, vol. 39, no. 4, pp. 495–507. (In Russian)
3. Chaikovskii Yu.V. Natural system. Thirty years after Lyubishchev. In *Tsenologicheskie Issledovaniya* (Cenological Studies). Moscow, MOIP – Tsentr Sistemnykh Issledovaniy, 2003, Issue 23: Lyubishchev and the problems of the form, function and taxonomy of organisms, pp. 30–50. (In Russian)
4. Chaikovskii Yu.V. Active Connected World. An Experience of the Theory of the Evolution of Life. Moscow, Tovarishchestvo Nauch. Izd. KMK, 2008. 726 p. (In Russian)
5. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach: In 4 volumes. Moscow, Izd. Tsentr Akademiya, 2008. Vol. 3. Arthropods. 496 p. (In Russian)
6. Pavlinov I.Ya. Conceptions of Rational Taxonomy in Biology. *Zh. Obshch. Biol.*, 2011, vol. 72, No. 1, pp. 3–26. (In Russian)
7. Rasnitsyn A.P. Phylogeny and Taxonomy. *Izbrannye trudy po evolyutsionnoi biologii* [Selected Works on Evolutionary Biology]. Moscow, Tovarishchestvo Nauch. Izd. KMK, 2005, pp. 84–89. (In Russian)
8. Kovalenko E.E., Popov I.Yu. A new approach to the analysis of variability properties. *Zh. Obshch. Biol.*, 1997, vol. 58, no. 1, pp. 70–83. (In Russian)

9. Medvedev L.M. The Order Strepsiptera. *Opredelitel nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR. Tom 2. Zhestkokrylye i veerokrylye* [An Indicator of Insects in the European Part of the USSR. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera], ed. by G.Ya. Bei-Bienko. Moscow, Leningrad, Nauka, 1965, pp. 641–645. (In Russian)
10. Gillott C. Entomology. Dordrecht, Springer. 2005. 831 p.
11. Kathirithamby J. Review of the order Strepsiptera. *Syst. Entomol.*, 1989, vol. 14, no. 1, pp. 41–92.
12. Kathirithamby J. The Biodiversity and Systematics of the Entomophagous Parasitoid Strepsiptera (Insecta), 11 p. Available at: http://atbi.eu/summerschool/files/summerschool/Kathirithamby_Syllabus.pdf.
13. Bravo F., Pohl H., Silva-Neto A., Beutel R.G. Baxiixenidae, a “living fossil” and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil. *Cladistics*, 2009, vol. 25, pp. 614–623.
14. Gilyarov M.S. (ed.) Strepsiptera. *Biologicheskii entsiklopedicheskii slovar* [Biological Encyclopedic Dictionary]. Moscow, Sov. Entsiklopediya, 1986. P. 89.
15. Buschbeck E.K., Ehmer B., Hoy R.R. The unusual visual system of the Strepsiptera: external eye and neuropils. *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.*, 2003, vol. 189, pp. 617–630.
16. Kathirithamby J. Host-parasitoid associations in Strepsiptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 2009, vol. 54, pp. 227–249. doi: 10.1146/annurev.ento.54.110807.090525.
17. Kinzelbach R. K. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). *Zoologica*, 1971, vol. 119, pp. 129–256.
18. Stebaeva S.K. Identification Book of Collembolans of the USSR. Moscow, Nauka, 1988. 214 p. (In Russian)
19. Zaleskaya N.T. Identification Book of Lithobiomorpha Centipedes of the USSR. Moscow, Nauka, 1978. 212 p. (In Russian)
20. Klyuge N.Yu. Modern Systematics of Insects. Saint Petersburg, Lan, 2000. 358 p. (In Russian)
21. Lokshina I.E. Identification Book of Diplopoda Centipedes of the Plain Part of the European Territory of the USSR. Moscow, Nauka, 1969. 89 p. (In Russian)
22. Pohl H., Beutel R.G. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). *Cladistics*, 2005, vol. 21, no. 4, pp. 328–374.
23. Pierce W.D. The comparative morphology of the order Strepsiptera together with records and descriptions of insects. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 1918, vol. 54, pp. 391–501.
24. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dordrecht etc., Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.
25. Beani L. Crazy wasps: when parasites manipulate the Polistes phenotype. *Ann. Zool. Fennici*, 2006, vol. 43, nos. 5–6, pp. 564–574.
26. Crowson R.A. The Biology of the Coleoptera. London, Acad. Press, 1981. 802 p.
27. Boerner C. Zur Systematik der Hexapoda (Strepsiptera). *Zool. Anz.*, 1904, vol. 27, pp. 511–533.
28. Bei-Bienko G.Ya. On the general classification of insects. *Entomol. obozr.*, 1962, vol. 41, no. 1, pp. 6–21. (In Russian)
29. Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D., Wheeler W.C. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 1997, vol. 46, no. 1, pp. 1–68.
30. Kristensen N.P. Phylogeny of extant hexapods. *The insects of Australia: a textbook for students and research workers*. Melbourne, Melbourne Univ. Press, 1991. pp. 125–140.
31. Kristensen N.P. Forty years' insect phylogenetics systematic. *Zool. Beitr. N.F.*, 1995, Bd. 36, H. 1, pp. 83–124.
32. Pierce W.D. A preliminary review of the classification of the order Strepsiptera. *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 1908, vol. 9, pp. 75–85.
33. Kulicka R. Mengea tertiaria (Mengea), (Strepsiptera) from the Baltic amber. *Prace Muz. Ziemi*, 1978, vol. 29, pp. 141–145.
34. Grimaldi D., Kathirithamby J., Schawaroch V. Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber. *Insect Syst. Evol.*, 2005, vol. 36, no. 1, pp. 1–20. doi: 10.1163/187631205788912787.

35. Shi G., Grimaldi D.A., Harlow G.E., Wang Jing, Wang Jun, Yang M., Lei W., Li Q., Li X. Age constraint on Burmese amber based on U–Pb dating of zircons. *Cretaceous research*, 2012, vol. 37, pp. 155–163. doi: 10.1016/j.cretres.2012.03.014.
36. Kinzelbach R.K. Die männlichen Imagines der Mengenillidae und Mengenilla kaszabi n. sp. – Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei (Strepsiptera, Insecta). *Reichenbachia*, 1970, H. 12, S. 217–247.
37. Bohart R.M. A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America. Univ. Calif. Publ. Entomol., 1941, vol. 7, pp. 91–160.
38. Kathirithamby J., Taylor S.J. A new species of Halictophagus (Insecta: Strepsiptera: Halictophagidae) from Texas, and a checklist of Strepsiptera from the United States and Canada. *Zootaxa*, 2005, vol. 1056, pp. 1–18.
39. Belousov L.V. The parametric system of hydroids and the possible ways of genetic regulation of their species differences. *Zh. Obshch. Biol.*, 1975, vol. 36, no. 5, pp. 654–663. (In Russian)
40. Dogel V.A. Class Pycnogonida (Pantopoda). *L.A. Zenkevich (ed.) Rukovodstvo po zoologii. Tom 3, Chast 2: Bespozvonochnye* [Handbook on Zoology. Vol. 3, Part 2: Invertebrates]. Moscow, Sovetskaya nauka, 1951, pp. 45–106. (In Russian)
41. Pavlov V.Ya. Periodic System of Segmented Animals. Moscow, Izd. VNIRO, 2000. 186 p. (In Russian)
42. Popov I.Yu. Periodic Systems and Periodic Law in Biology. Saint Petersburg, Nauka, 2008. 223 p. (In Russian)
43. Zeleev R.M. Proportionality as a characteristic of biosystems development. A new version of biological axiomatics. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2011, vol. 153, no. 2, pp. 7–21. (In Russian)
44. Zeleev R.M. A Version of biological axiomatics and its potential for biodiversity description. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2012, vol. 154, no. 2, pp. 8–25. (In Russian)
45. Zeleev R.M. Parametric Systematics: Problems and Prospects. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Sbornik materialov konferentsii "XXVII Lyubishchevskie chteniya"* [The Modern Problems of evolution and ecology: Proc. Conf. "17th Readings in Memory of A.A. Lyubishchev"]. Ulyanovsk: Ulyanovskii Gos. Ped. Univ., 2013, pp. 45–52. (In Russian)
46. Zavarzin G.A. The Space of Logic Possibilities in the Diversity of Bacteria and Their Phylogenesis. *Priroda*, 1979, no. 6, pp. 9–19. (In Russian)
47. Kogan M., Poinar G. Jr. New fossil Stylops (Strepsiptera, Stylopidae) from Dominican amber. *Neotrop. Entomol.*, 2010, vol. 39, no 2, pp. 227–234.

Received
February 14, 2012
Revised version
March 20, 2013

Zeleev Ravil Mufzalovich – PhD in Biology, Associate Professor, Department of Invertebrate Zoology and Functional Morphology, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: zeleewy@rambler.ru; zeleewy@yandex.ru

Safin Airat Rafikovich – Student, Department of Invertebrate Zoology and Functional Morphology, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: airat_maestro@yahoo.com; airat.bio@gmail.com