

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (ЗИН РАН)

МАТЕРИАЛЫ ЮБИЛЕЙНОЙ
ОТЧЕТНОЙ НАУЧНОЙ СЕССИИ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 185-ЛЕТИЮ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН

Санкт-Петербург, Россия
13–16 ноября 2017

СБОРНИК СТАТЕЙ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2017

Литература

1. Morph·D·Base. URL: <https://www.morphdbase.de/> (дата обращения: 22.08.2017).
2. Invertebrate Brain Platform (IVB-PF). URL: <http://invbrain.neuroinf.jp/> (дата обращения: 22.08.2017).
3. BrainMaps.org – Unravelling the Brain. URL: <http://brainmaps.org/> (дата обращения: 22.08.2017).
4. The Brainnetome Project. URL: <http://www.brainnetome.org/> (дата обращения: 22.08.2017).
5. Virtual Fly Brain. A hub for *Drosophila melanogaster* neural anatomy and imaging data. URL: <http://www.virtualflybrain.org> (дата обращения: 22.08.2017).

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ РЕКОНСТРУКЦИЙ РАННИХ ДИВЕРГЕНЦИЙ ОТРЯДА COLEOPTERA

А.Г. Кирейчук

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В последние десятилетия филогенетические отношения таксонов высокого таксономического ранга привлекают все более пристальное внимание специалистов в связи со неуклонно нарастающей интенсивностью палеонтологических исследований, с одной стороны, а также с развитием и все более широким распространением геномики, с другой. Увеличивающиеся масштабы сбора новых палеонтологических материалов и появление новых методов исследований остатков организмов, а также упрощение получения и анализа строения ДНК и развитие компьютерных методов обработки больших массивов данных в значительной мере определили взрывное увеличение числа публикаций по истории и филогении многих групп, а также большое число новых теоретических интерпретаций.

Недавно описаны новый отряд в надотряде Coleoptera [Skleroptera Kirejtshuk et Nel, 2013 с одним видом *Stephanastus polinae* Kirejtshuk et Nel, 2013 из верхнего карбона (гжельский век)], наиболее древний взрослый жук [(*Coleopsis archaica* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013 из самого низа перми (сармарский/ассельский века)]: Coleopsidae Kirejtshuk et Nel, 2016) и жукоподобная личинка (*Metabolarva bella* Kirejtshuk, Prokin, Wappler et Nel, 2013), а также переизучены материалы по некоторым палеозойским и мезозойским группам жуков (Kirejtshuk, Nel, 2013; Kirejtshuk et al., 2013, 2016; Nel et al., 2013). Вместе с тем за последнее десятилетие опубликовано более десятка публикаций, в которых пересмотрены отношения между таксонами высокого ранга в

отряде жуков в связи с накоплением многих данных по секвенированию значительного числа генов по разным группам отрядов Coleoptera и Strepsiptera, давшие основания для пересмотра отношений групп в надотряде и в отряде жуков (McKenna et al., 2015; Toussaint et al., 2017; и др.).

Последние исследования позволили уточнить летопись колеоптерид, установить, что одна из групп жуков (подсемейство Cupedinae) сохраняет «преколеоптерные» черты и следы ранней дивергенции отряда Coleoptera (см. ниже), и существенно развить гипотезу А.Г. Пономаренко (1969) на раннюю эволюцию отряда, а также были получены новые данные, позволившие заново и существенно переформулировать диагноз отрядов Coleoptera и Skleroptera по взрослым насекомым. Эти два отряда можно рассматривать сестринскими группами, появившимися у рубежа карбона и перми (см. выше). Появление третьего отряда колеоптерид (Strepsiptera) не подтверждается летописью ранее середины мела. Надотряд Coleoptera впервые отмечен в летописи 300 млн [*Stephanastus polinae* – 298.9–303.7 млн], а по молекулярным расчетам с калибровкой его происхождение определяется МакКенной с соавторами (McKenna et al., 2015) 278.3 (288.3–272.0) млн и Туссэном с соавторами (Toussaint et al., 2017) 356.0 (375.0–336.8) млн. Появление колеоптерид в летописи сопоставимо с появлением других групп голометаболических насекомых – Hymenoptera [*Avioxyela gallica* Nel, Engel, Garrouste et Coty, 2013 – 306.5–311.7 млн] Neuropterida [Neuroptera, gen. sp. (А. Нель и соавторы в подготовке) – 298.9–303.7 млн], в то время как появление отряда Coleoptera датируется в летописи у рубежа 294 млн [*Coleopsis archaica*], а по молекулярным расчетам соответственно 252.8 (267.6–238.7) (McKenna et al., 2015) и 332.8 (349.2–317.1) (Toussaint et al., 2017), хотя мекоптероидная ветвь древнее по уже имеющейся летописи (Nel et al., 2013). В отличие от свидетельств летописи различия в оценках на основе молекулярных расчетов показывают, насколько результаты этих расчетов связаны с используемыми для их получения программами, и при этом едва ли можно обоснованно предполагать основание для ожиданий значительного совпадения дивергенций по молекулярным расчетам и палеонтологическим свидетельствам.

Новый диагноз отряда жуков включает атипичные брюшные латеростерниты и эпиплевры надкрылий, важнейшие компоненты комплекса структур, формирующих субэлитральное пространство для сохранения воздуха; телескопического вторичного яйцеклада. Изучение гениталий самца современного *Priacma serrata* LeConte, 1861 и среднеюрского *Gracilicupes tenuicruralis* Tan, Ren et Shin, 2006 не только показало их значительное общее сходство с генерализованными гениталиями самца в отряде перепончатокрылых, но и обнаружило элементы сходства

с другими отрядами голометабола (Kirejtshuk et al., 2016). В строении эдеагуса упомянутых двух родов сохраняются черты преколеоптерного предка, что должно найти свое отражение в системе отряда и моделях филогенетических отношений отряда. Это – в первую очередь группа купедоморфных жуков, поскольку филетическая ветвь, включающая эти два рода, должна быть связана с первыми жуками. Однако вымершие купедоморфные семейства пока остаются с неизученными гениталиями самцов. Вместе с тем все остальные современные жуки обнаруживают уже модифицированное строение эдеагуса самца, в котором мы находим черты, по-видимому, гомологического сходства, что также должно быть отражено в системе отряда и моделях филогенетических отношений отряда. Два рода с приакминным эдеагусом не имеют других общих признаков, которые можно было бы использовать как диагностические для отделения родов с купединным эдеагусом от других групп подсемейства *Cupedinae*. Если же мы принимаем надродовой таксон для родов с приакминным эдеагусом, большинство вымерших родов этого надсемейства, строение эдеагуса в которых еще неизвестно, должны получить статус *incertae sedis*.

История и эволюция отдельной группы целостны, и поэтому все аспекты единого процесса преобразования групп организмов связаны и взаимозависимы. Ранее принималась модель тройного параллелизма – соответствие данных по строению, развитию и палеонтологической летописи рассматривались как критерий истинности филогенетического построения. Аналогичная модель применима и в расширительном смысле как модель множественного или многоаспектного параллелизма, включая и свидетельства биоэкологической эволюции как направленного преобразования биоты, и молекулярной эволюции, несмотря на некоторую автономность трансформаций молекул ДНК от других исторических процессов в изучаемых группах. Каждый аспект филогенетического процесса имеет свои специфические ограничения. В строении неотчетливо проявляется история, и поэтому кладистический анализ всегда будет упрощением, и обычно тем большим, чем древнее группа. Оптимизация развития и отклонения в онтогенезе в той или иной мере искажают проявления биоэкологического закона. Палеонтологическая летопись всегда будет оставаться неполной. Построения геномики пока в значительной мере вероятностны и основаны на многочисленных допущениях; при этом у нас нет оснований допускать, что популяционная, морфологическая и молекулярная диверсификации, протекающие в одних и тех же сообществах, могут или должны быть изоморфны в доступных анализу свидетельствах. Недавние филогенетические

процессы, по-видимому, отчетливее отражаются в различиях молекулярных последовательностей. В случаях рассмотрения групп высокого таксономического ранга, имеющих древнее происхождение и сложную историю, трудно ожидать получение достаточно обоснованных моделей древних дивергенций по молекулярным данным, и неоправданно отдавать приоритет им в общей модели. Каждый конфликт выводов, получаемых из разных областей, следует тщательно анализировать.

Работа выполнена в рамках исследований по гостеме № АААА-А17-117030310210-3 в ЗИН РАН и проектов Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), а также при поддержке программ Президиума РАН (в том числе и текущей «Эволюция органического мира и планетарных процессов»), Мэрии Парижа (Recherche à Paris), Университета Сорбонны (Programme d'accueil de chercheurs de haut niveau) и грантов РФФИ (в том числе и текущего № 15-04-02971-а).

Литература

- Кирейчук А.Г., Нель А.* Происхождение отряда жуков и значение палеонтологической летописи для филогенетических реконструкций // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. Прил. 1. С. 66–73.
- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. Москва: Наука, 1969. 239 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 125).
- Kirejtshuk A.G., Nel A.* Skleroptera, a new order of holometabolous insects (Insecta) from the Carboniferous // *Zoosystematica Rossica*. 2013. Vol. 22. № 2. P. 247–257.
- Kirejtshuk A.G., Poschmann M., Prokop J., Garrouste R., Nel A.* Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2013 (2014). Vol. 12. Iss. 5. P. 575–600.
- McKenna D.D., Wild A.L., Kanda K., Bellamy C.L., Beutel R.G., Caterino M.S., Farnum C.W., D.C. Hawks, Ivie M.A., Jameson M.L., Leschen R.A.B., Marvaldi A.E., McHugh J.V., Newton A.F., Robertson J.A., Thayer M.K., Whiting M.F., Lawrence J.F., Slipinski A., Maddison D.R., Farrell B.D.* The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversity during the Cretaceous terrestrial revolution // *Systematic Entomology*. 2015. Vol. 40. Iss. 4. P. 835–880.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoin T., Prokop J., Szwedlo J., Azar D., Desutter-Grandcolas L., Wappler T., Garrouste R., Coty D., Huang D., Engel M.S., Kirejtshuk A.G.* The earliest-known holometabolous insects // *Nature*. 2013. No. 503. P. 257–261.
- Toussaint E.F.A., Seidel M., Arriaga-Varela E. Hajek J., Král D., Sekerka L., Short A.E.Z., Fikaček M.* The peril of dating beetles // *Systematic Entomology*. 2017. Vol. 42. Iss. 1. P. 1–10.