

**Зоологические исследования №1**

**Г.Ю. Любарский**

**ФИЛОГЕНЕТИКА  
ЖУКОВ СЕМЕЙСТВА СРУПТОРНАГИДАЕ  
(COLEOPTERA: CUCUJOIDEA):  
ГРАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

**Москва, 1998**

**ZOOLOGICHESKIE ISSLEDOVANIA №1**

**G.Yu. Lyubarsky**

**PHYLOGENETICS OF THE BEETLES  
OF THE FAMILY CRYPTOPHAGIDAE:  
A GRADISTIC ANALYSIS**

Moscow 1998

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ №1  
ZOOLOGICHESKIE ISSLEDOVANIA №1

Главный редактор О.Л. Россолимо  
Editor-in-chief O.L. Rossolimo

Редакционный совет: Д.Л. Иванов, К.Г. Михайлов, И.Я. Павлинов (зам. главного редактора),  
А.В. Сысоев.

Редакторы номера: И.Я. Павлинов, А.В. Свиридов

Любарский Г.Ю. Филогенетика жуков семейства *Cryptophagidae* (Coleoptera: Cucujoidea): гра-  
дистический анализ // Зоологические исследования, 1998, №1, С. 3–91.

Изучена таксономия и филогенетика *Cryptophagidae* (Coleoptera: Cucujoidea). Дан обзор родов мировой фауны, построена кладограмма родов семейства с учетом самых современных данных. В работе приводится ключ родов *Cryptophagidae* мировой фауны. В результате кладистического анализа и ранжирования полученных таксонов были внесены изменения в существовавшую систему жуков изучаемого семейства. Разработана новая система триб и надтриб, показана парафилетичность трибы *Cryptafricini*, установлены новые трибы *Microphagini*, *Scytomariini*, *Atomaroidini*.

Разработан новый метод филогенетического исследования, основанный на оценке параллелизмов. Конкретные распределения состояний признаков сравниваются и обобщаются, в результате чего выделяются грады. Грады позволяют соотнести удаленные участки кладограммы и сделать выводы об относительной скорости развития различных таксонов.

На основании применения этого метода построен эволюционный сценарий для *Cryptophagidae*, выявлена история экологических взаимоотношений таксонов разных клад, что позволило объяснить современное географическое распространение. Основной стратегией эволюции семейства является специализация путем ценофилизации, т.е. рост конкурентоспособности (адаптивности, степени специализации) путем увеличения количества и силы консортивных связей в сообществе, выработка устойчивых отношений с другими экологически означенными блоками сообщества.

# Введение

В этом исследовании излагается новый метод изучения филогенетических отношений живых форм. Наиболее новым и интересным элементом этого метода является объективированное построение града, что позволяет получить новые данные о взаимоотношениях таксонов, анализируя привычный для биолога материал — признаки организмов. Как и кладистика, градистический метод (анагенетика) не требует обязательного привлечения вымерших таксонов для выяснения исторической преемственности форм. Градистический анализ является следующим этапом изучения, материалом для которого служат результаты кладистического исследования. Суть градистического метода состоит в том, что с его помощью удастся соотнести кладистически удаленные ветви, упорядочить их временные отношения.

В этой книге новый метод градистического анализа прилагается к конкретному зоологическому материалу. Фактическое содержание книги — обзор родов мировой фауны жуков семейства *Cryptophagidae*. Первым “этажом” предлагаемого исследования является описание задействованных в анализе признаков. Вслед за морфологической частью идет глава, посвященная кладистическому изучению отношений родов. Таким исследованием обычно заканчивается современная работа, посвященная изучению филогенетических отношений кладистическим методом. Однако в данной работе за кладистикой следует изучение града, являющихся в некотором смысле “побочным” и ранее не используемым продуктом кладистического метода. Изучение этих ранее ушедших в “отвал” данных позволяет получить новые сведения о закономерностях эволюции модельной группы. В заключительной главе данного исследования все полученные результаты служат для построения результирующей системы таксона (установления рангов). После ранжирования получившихся таксонов открывается возможность продолжить филогенетическое исследование, обратившись к изучению закономерностей строения таксономической системы группы как таковой. Выяснение свойств таксономической системы позволяет объективировать сценарий развития группы и высказать предположения о ее дальнейшей эволюционной судьбе.

Семейство *Cryptophagidae* относится к большой группе семейств *Cuscoideae* (*Clavicornia*), филогенетические связи между которыми изучены далеко недостаточно и представления о них изменяются от ревизии к ревизии (Crowson, 1955, 1980, 1981; Lawrence, Newton, 1995; Sen

Gupta, Crowson, 1967, 1971). Родовой состав семейства также долгое время был подвержен сильным изменениям, большая группа родов была перенесена в различные трибы семейства *Languriidae* (Crowson, 1955, 1970, 1980; Sen Gupta, Crowson, 1967, 1971; Bousquet, 1989). Только в последние годы границы семейства приобрели современные очертания. До сих пор описывается большое количество новых родов, причем не только из тропических регионов, но и из Палеарктики (Nakane, Hisamatsu, 1963; Leschen, 1996; Sasaji, 1984; Sen Gupta, 1978; Любарский, 1989). Сведения о динамике описания родов семейства и их распространении показаны на рисунках 1, 2 и таблицах 1, 2.

В таблице 1 приведен список родов мировой фауны *Cryptophagidae* с указанием авторов и дат описания, числа видов в роде (для некоторых родов это указание приблизительно) и распространением.

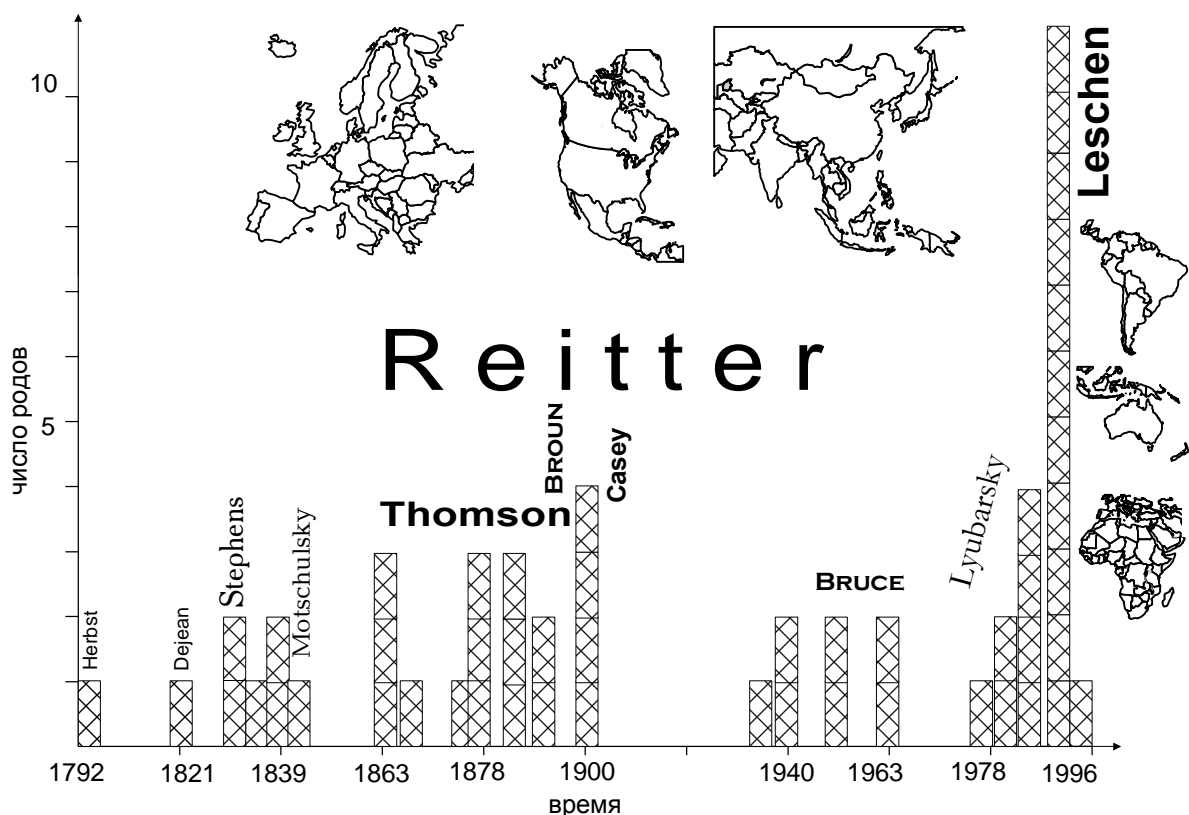
На рисунке 1 представлена динамика описания родов сем. *Cryptophagidae* по годам. На этой схеме сверху изображены схематические карты тех регионов, в которых распространены эти роды. Из этого рисунка видно, что заметный рост числа описаний родов в последние годы связан с изучением ранее не исследованных регионов южного полушария. В целом неравномерность распределения описаний по годам связана с изучением новых регионов и с наличием в мире специалистов по данной группе жуков.

Подавляющее большинство *Cryptophagidae* — мицетофаги, однако есть палинофаги, сапрофаги и фитофаги, а представители некоторых родов питаются спорами папоротников. *Cryptophagidae* часто встречаются в лесной подстилке, на древесных грибах, на определенных видах плесени под корой деревьев. Многие *Cryptophagidae* — нидиколы, часто встречаются в птичьих гнездах, норах млекопитающих, а также в гнездах пчел, шмелей, ос, муравьев и термитов. Многие роды *Cryptophagidae* обладают в этом отношении специфичностью и связаны с определенными видами гнездостроителей. Особенно часто специфические связи образуются с муравьями и термитами. В гнездах и норах различных животных *Cryptophagidae* являются, по некоторым данным, второй-третьей по численности группой жуков (Медведев, Высоцкая, 1969). Однако в целом биология *Cryptophagidae* изучена довольно слабо. Личинки известны менее чем у 10% родов мировой фауны. Места обитания и особенности питания различных родов и видов изучены недостаточно. Как указывалось (Любарский, 1992, 1994),

**Табл. 1.** Список таксонов родового ранга семейства Cryptophagidae с указанием числа видов в роде и распространением. Число видов для родов *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria* указано приблизительно в связи с отсутствием современных ревизий и каталогов. Виды, намеченные к описанию в работе (Leschen, 1996), но не описанные, не учитывались.

**Table 1.** The list of generic level taxa of the family Cryptophagidae, with numbers of species in each genus and geographical distribution of genera. The figures for numbers of species in the genera *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria* are approximate, due to the absence of recent revisions and catalogues. The species marked for description in (Leschen, 1996), but not actually described, are not accounted for.

	Название	Автор	Год	Число	Распространение
			описания	видов	
1	<i>Cryptophagus</i>	Herbst	1792	~250	все зоогеографические регионы
2	<i>Antherophagus</i>	Dejean	1821	13	Палеарктика, Ориентальная и Неотропическая
3	<i>Atomaria</i>	Stephens	1829	~200	все зоогеографические регионы
4	<i>Ephistemus</i>	Stephens	1829	6	Голарктическая и Неотропическая
5	<i>Paramecosoma</i>	Curtis	1833	1	Палеарктика
6	<i>Hypocoprus</i>	Motschulsky	1839	3	Голарктика
7	<i>Telmatophilus</i>	Heer	1841	9	Голарктика
8	<i>Spavius</i>	Motschulsky	1844	1	Палеарктика
9	<i>Micrambe</i>	Thomson	1863	~80	Палеарктическая, Эфиопская и Ориентальная
10	<i>Caenoscelis</i>	Thomson	1863	12	Голарктика
11	<i>Henoticus</i>	Thomson	1868	32	все зоогеографические регионы
12	<i>Spaniophaeus</i>	Reitter	1875	3	Палеарктика
13	<i>Chiliotis</i>	Reitter	1875	10	Неотропическая и Австралийская
14	<i>Sternodea</i>	Reitter	1875	8	Палеарктика, Неотропика
15	<i>Henotiderus</i>	Reitter	1877	3	Голарктика
16	<i>Amydropa</i>	Reitter	1877	2	Неарктика (Калифорния), Неотропика (Чили)
17	<i>Micrambina</i>	Reitter	1878	10	Неотропическая (Чили), Австралийская
18	<i>Picrotus</i>	Sharp	1886	2	Австралийская (Н. Зеландия)
19	<i>Mnionomidius</i>	Reitter	1887	1	Палеарктика (Европа, Кавказ)
20	<i>Pteryngium</i>	Reitter	1887	1	Голарктика
21	<i>Catopochrotus</i>	Reitter	1889	1	Палеарктика (Кавказ)
22	<i>Thortus</i>	Broun	1893	1	Австралийская (Н. Зеландия)
23	<i>Sallius</i>	Broun	1893	1	Австралийская (Н. Зеландия)
24	<i>Ootypus</i>	Ganglbauer	1899	1	Палеарктика
25	<i>Salebicus</i>	Casey	1900	5	Неарктика
26	<i>Curelius</i>	Casey	1900	3	Голарктика, циркумтропическое
27	<i>Tisactia</i>	Casey	1900	4	Неарктика
28	<i>Alfieriella</i>	Wittmer	1935	2	Палеарктика (Средиземноморье), Ориентальная
29	<i>Cryptosomatula</i>	Bruce	1940	1	Неотропика (о-ва Хуан Фернандес)
30	<i>Brounina</i>	Bruce	1943	5	Неотропика (Чили), Австралийская (Н. Зеландия)
31	<i>Antarcticotectus</i>	Brookes	1951	1	Австралийская (Н. Зеландия)
32	<i>Agnataria</i>	Bruce	1953	1	Австралийская (Австралия, Тасмания)
33	<i>Mnioticus</i>	Coombs, Woodroffe	1962	6	Эфиопская (В. Африка)
34	<i>Fratrhenoticus</i>	Bruce	1963	1	Эфиопская (Мадагаскар)
35	<i>Serratomaria</i>	Nakane, Hisamatsu	1963	2	Палеарктика (Япония), Ориентальная
36	<i>Himascelis</i>	Sen Gupta	1978	2	Ориентальная (Индия)
37	<i>Dernostea</i>	Sasaji	1984	1	Палеарктика (Япония)
38	<i>Henotimorphus</i>	Lyubarsky	1987	1	Палеарктика (Приморье)
39	<i>Atomaroides</i>	Lyubarsky	1989	1	Палеарктика (Приморье, Китай)
40	<i>Hypophagus</i>	Lyubarsky	1989	1	Палеарктика (Прикаспий)
41	<i>Myrmedophila</i>	Bousquet	1989	1	Неарктика
42	<i>Cryptothelypteris</i>	Leschen, Lawrence	1991	6	Неотропика (Чили, о-ва Хуан Фернандес)
43	<i>Neohenoticus</i>	Leschen	1996	1	Неотропика (Чили)
44	<i>Striatocryptus</i>	Leschen	1996	2	Палеарктика (С.Африка), Ориентальная
45	<i>Neopicrotus</i>	Leschen	1996	1	Неотропика (Чили)
46	<i>Chilatamaria</i>	Leschen	1996	1	Неотропика (Чили)
47	<i>Microatomaria</i>	Leschen	1996	1	Австралийская (Австралия, Н. Гвинея)
48	<i>Paratomaria</i>	Leschen	1996	1	Австралийская (Н. Зеландия)
49	<i>Asternodea</i>	Leschen	1996	1	Ориентальная (Непал)
50	<i>Cryptafricanus</i>	Leschen	1996	1	Эфиопская
51	<i>Cryptogasterus</i>	Leschen	1996	1	Австралийская
52	<i>Anitamaria</i>	Leschen	1996	3	циркумтропическое (+ Ю. Африка, Австралия)
53	<i>Microphagus</i>	Leschen	1996	1	Неотропика
54	<i>Scytomaria</i>	Lyubarsky	1998	1	Ориентальная (Непал)



**Рис. 1.** Динамика описаний таксонов родового ранга в сем. Cryptophagidae с указанием авторов, описавших большое число родов. Сверху изображены регионы, из которых в соответствующие годы производилось большинство описаний родов.

**Fig. 1.** Dynamics of generic level taxa description in the family Cryptophagidae, with authors having described significant numbers of genera. On the top, the regions are shown where most descriptions were made from in the respective years.

**Табл. 2.** Список названий высших таксонов Cryptophagidae, их авторов, даты описания и распространения. Внизу (под чертой) указаны те же сведения для близких к Cryptophagidae семейств жуков.

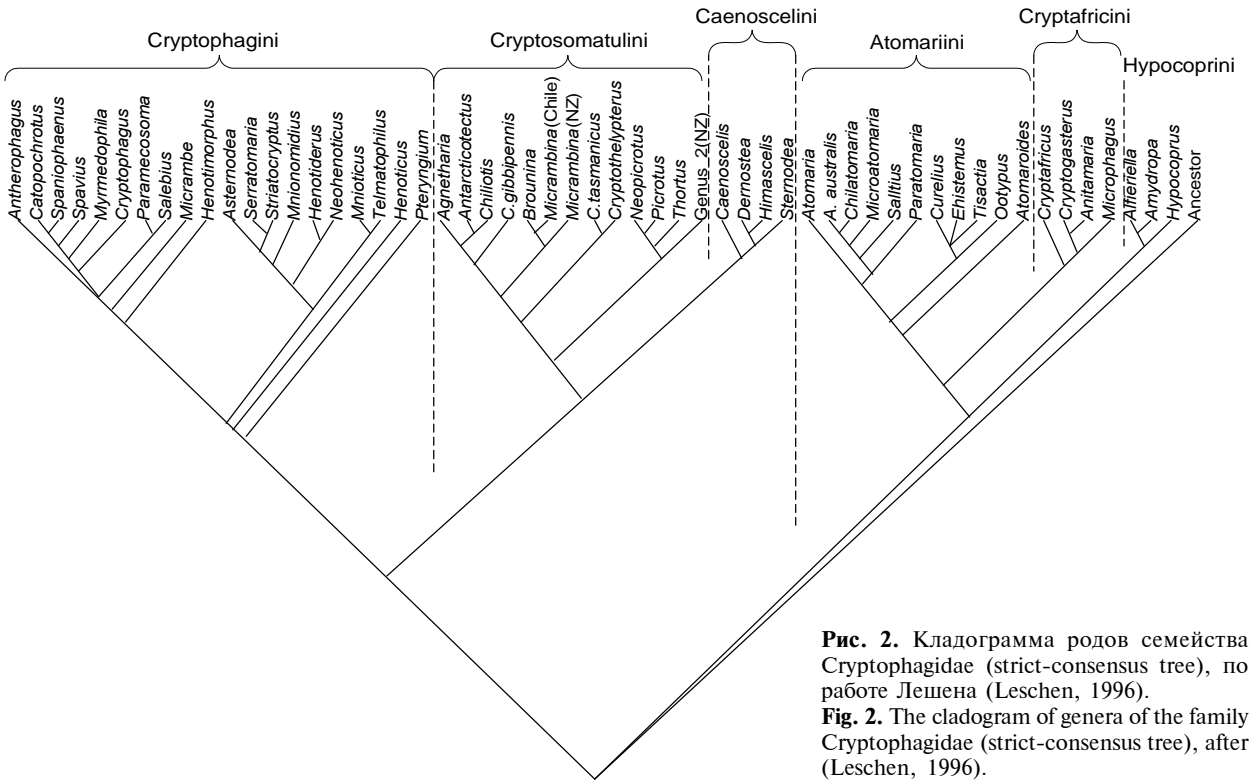
**Table 2.** The list of higher taxa of Cryptophagidae with their authors, dates of descriptions, and geographical distribution. Bottom (below the line), same data for some beetle families close to Cryptophagidae.

Название	Автор	Год описания	Распространение
Cryptophaginae	Kirby	1837	все зоогеографические регионы
Cryptophagini	Kirby	1837	все зоогеографические регионы
Atomariinae	Le Conte	1861	все зоогеографические регионы
Atomariini	Le Conte	1861	все зоогеографические регионы
Hyposoprini	Reitter	1879	Голарктика, Ориентальная и Неотропическая области
Caenoscelini	Casey	1900	Голарктика, Ориентальная и Неотропическая области
Ephistemini	Casey	1900	все зоогеографические регионы (кроме Австралийского)
Cryptosomatulini	Crowson	1980	Неотропическая и Австралийская области
Picrotini	Crowson	1980	Неотропическая и Австралийская области
Cryptafricini	Leschen	1996	Неотропика, Эфиопская, Ориентальная и Австралийская
Phloeostichidae	Reitter	1911	3. Палеарктика, Неотропика и Австралийская область
Cavognathidae	Sen Gupta, Crowson	1966	Неотропическая и Австралийская области
Boganiidae	Sen Gupta, Crowson	1966	Эфиопская и Австралийская области
Hobartiidae	Sen Gupta, Crowson	1966	Неотропическая и Австралийская области

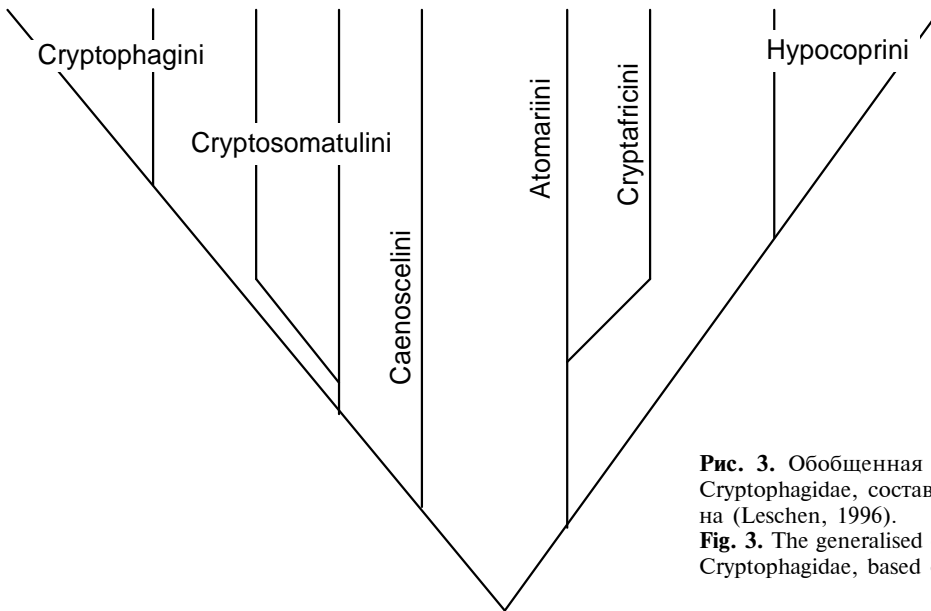
функциональная морфология группы изучена очень слабо, выдвинуты лишь немногие гипотезы относительно функций наиболее характерных для семейства структур.

В таблице 2 приводится список предложенных названий надродовых таксонов Cryptophagidae (и близких семейств), их авторов, го-

дов описания и указания на распространение. В целом история надродовых таксонов семейства является достаточно запутанной, поскольку многие группы были перенесены в Languriidae и другие семейства. Поэтому в таблице 2 обозначены только те надродовые таксоны, которые и сейчас относятся к Cryptophagidae.



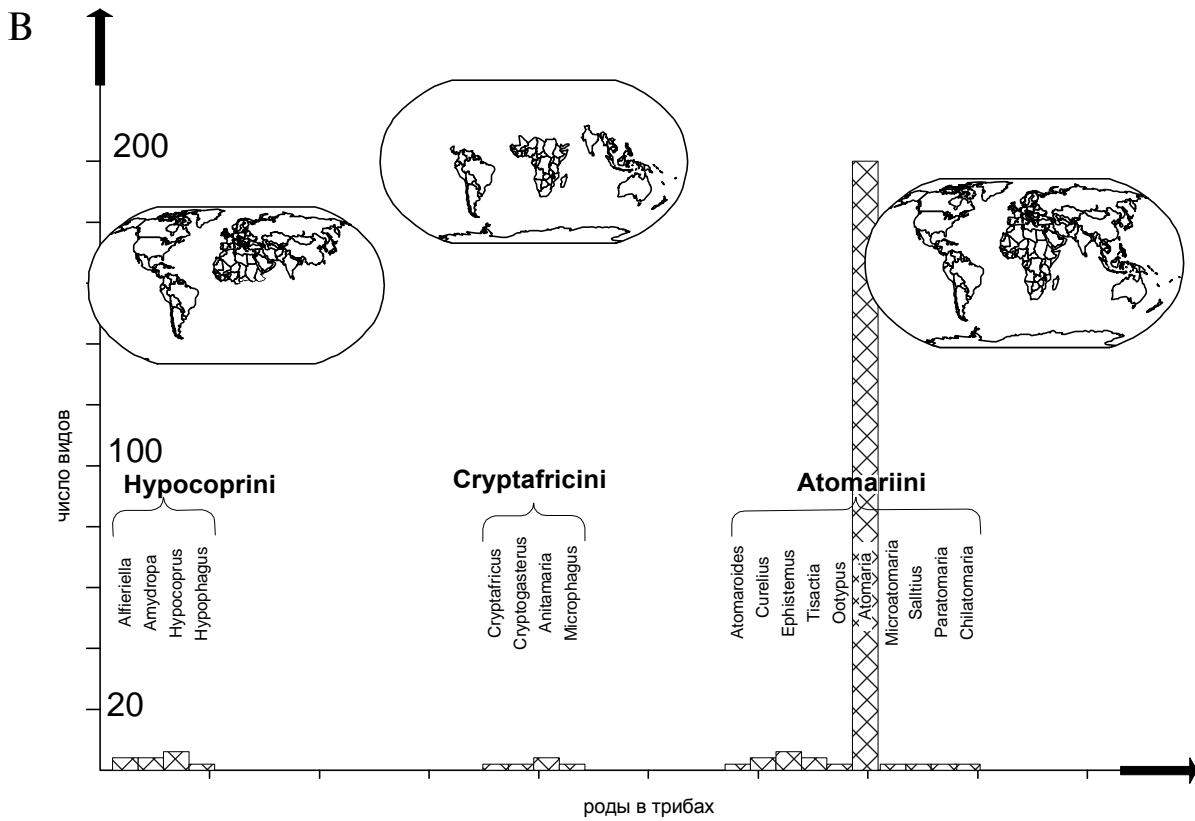
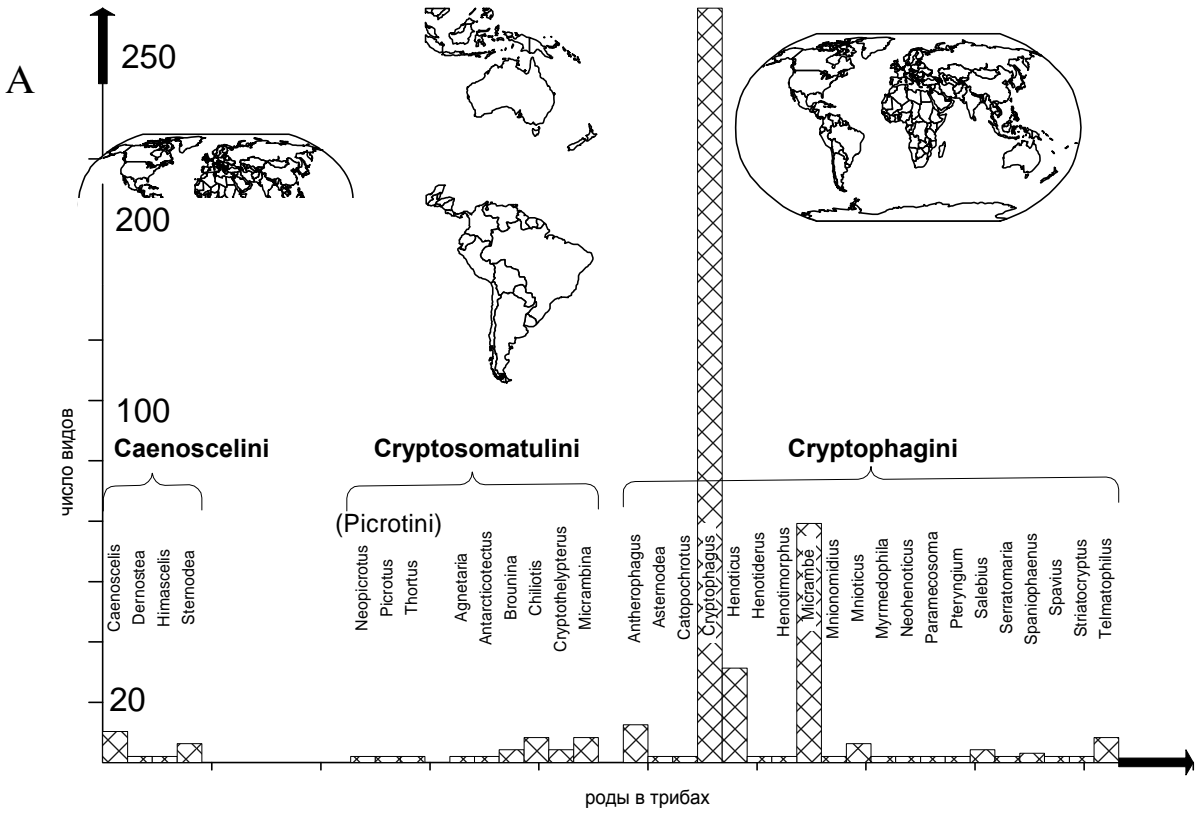
**Рис. 2.** Кладограмма родов семейства Cryptophagidae (strict-consensus tree), по работе Лешена (Leschen, 1996).  
**Fig. 2.** The cladogram of genera of the family Cryptophagidae (strict-consensus tree), after (Leschen, 1996).



**Рис. 3.** Обобщенная кладограмма триб семейства Cryptophagidae, составленная по результатам Лешена (Leschen, 1996).  
**Fig. 3.** The generalised cladogram of tribes of the family Cryptophagidae, based on Leschen's (1996) data.

В 1996 году появилась крупная работа по Cryptophagidae — первая ревизия родов мировой фауны (Leschen, 1996). Исследование Лешена является уникальным в истории изучения семейства. Впервые одним автором изучены типы почти всех родов мировой фауны. Морфология описана на современном уровне, в анализ введено множество новых признаков. Признаки эти представляют собой плод десятилетий работы многих систематиков, исправленные и допол-

ненные Лешеном. Подобное исследование стало возможным только в результате достижений колеоптерологии последних десятилетий, связанных с настойчивым изучением системы отряда (Crowson, 1955, 1960, 1981; Lawrence, 1982, 1991; Lawrence, Britton, 1991, 1994; Lawrence, Newton, 1982, 1995). В работе учтены не только традиционные диагностические признаки родов, но и многие десятки признаков, значимость которых выявлена при изучении других семейств



**Рис. 4.** Динамика изменения объема триб и родов *Cryptophagidae* по ходу кладогенеза (на основе данных Leschen, 1996). Сверху изображены регионы, в которых распространены роды соответствующих триб. А — подсемейства *Cryptophaginae*, В — подсемейства *Atomariinae*. Стрелка на оси «x» указывает направление кладогенеза.

**Fig. 4.** Dynamics of changing volumes of tribes and genera of *Cryptophagidae* in the cladogenesis (based on Leschen, 1996). On the top the regions are shown where the genera of the respective tribes are spread. A — subfamily *Cryptophaginae*; B — subfamily *Atomariinae*. The arrow on the «x» axis shows the direction of cladogenesis.



Clavicornia. Многие признаки изучены с помощью электронного микроскопа, что позволило различить ряд тонких деталей строения. Лешен описал 12 родов Cryptophagidae, что составляет 22 % от современного состава мировой фауны. Эта ревизия основана на кладистическом анализе групп. Кладограмма из работы Лешена приведена на рис. 2.

На рис. 3 обобщены результаты Лешена и составлена по его данным кладограмма триб Cryptophagidae. Лешен внес серьезные изменения в структуру триб Cryptophagidae. Он обосновал деление семейства всего на два подсемейства — Cryptophaginae и Atomariinae. Лешен описал несколько родов, распространенных в основном в южном полушарии, которые составили новую трибу — Cryptafricini. Изучив малоизвестную группу южнополушарных родов, относящихся к подсемейству Cryptophaginae, он подтвердил выделение их в трибу Cryptosomatulini и показал несамостоятельность трибы Picrotini.

На рис. 4 представлена в наглядной форме информация из таблицы 1 для обоих подсемейств. Роды здесь сведены в трибы согласно последней ревизии (Leschen, 1996), показано число видов в родах и схематично — распространение каждой трибы. Трибы по оси абсцисс расположены в порядке их кладогенеза, согласно упомянутой ревизии. Можно отметить интересную симметрию, проявляющуюся в обоих подсемействах: по ходу кладогенеза растет число родов в трибах и видов в родах, а распространение изменяется от преимущественно северополушарного через южнополушарное ко всемирному.

Однако, едва появившись, работа Лешена требует дополнений, поскольку в нее включены не все роды. Лешен недостаточно подробно исследовал некоторые роды, в частности, *Atomaroides* Lyubarsky и *Hypophagus* Lyubarsky. После опубликования работы Лешена найден новый род из Непала (Lyubarsky, 1998, in press), который в рамках системы Лешена не может быть размещен удовлетворительным образом, то есть его признаки не могут быть просто отнесены к одной из известных триб. Поскольку

основой системы Лешена является кладограмма, и лишь на ее основе строятся ключи и диагнозы родов семейства, то введение нового рода требует повторения всей процедуры кладистического анализа. Поэтому для соотношения нового рода с остальными, для нахождения его места в системе приходится повторить весь анализ Лешена, попутно дополняя и исправляя его данные.

Подробные указания на исследованные роды и оценку их признаков будут даны в гл. I. Далее в этой работе (как и в работе Лешена) не рассматриваются роды *Fratrhenoticus* и *Cryptosomatula*. Это связано с тем, что я, как и Лешен, не видел типов этих родов и поэтому не могу включить их признаки в исследование. Род *Micrambina* в настоящей работе, как и в работе Лешена, рассматривается как две терминальные группы — *Micrambina* из Новой Зеландии и *Micrambina* из Чили. В предлагаемой вниманию читателя работе данные по этому и некоторым другим родам южнополушарного распространения взяты из работы Лешена и дополнены оригинальными данными. Так, мне удалось исследовать экземпляр *Micrambina* из Новой Зеландии, хранящийся в коллекции Зоологического музея МГУ, причем некоторые оценки Лешеном признаков этой терминальной группы пришлось изменить. Однако определение таксономического статуса этого таксона требует изучения типов, которые были мне недоступны и потому таксономического заключения о статусе *Micrambina* из Новой Зеландии я не делаю.

Целью данной работы является переисследование кладистической системы семейства Cryptophagidae, а также изучение кладогенеза этого семейства и его таксономической системы новыми методами, которые впервые полностью описаны в настоящем исследовании.

Я благодарен за обсуждение различных разделов представляемой вниманию читателей работы О.В. Волцит, В.Г. Грачеву, В.В. Жерихину, Ю.Ф. Ивлеву, А.Н. Кузнецову, И.Я. Павлинову, А.С. Раутиану, В.А. Спиридонову. За помощь в знакомстве с кладистической литературой я благодарю А.И. Шаталкина и К.Г. Михайлова.

# Глава I. Морфологическое описание

Приступим к анализу признаков *Cryptophagidae*, используемых при построении кладограммы родов этого семейства. За основу анализа приняты данные по морфологии *Cryptophagidae*, приведенные в работе Лешена (Leschen, 1996). В упомянутой работе весьма основательно разобрана морфология *Cryptophagidae*, при этом изучены многие труднодоступные типы редких родов.

Однако данные Лешена значительно переработаны и исправлены по следующим направлениям. Во-первых, из анализа исключены те терминальные группы, которые не имеют определенного таксономического статуса. Так, Лешен обнаружил гетерогенность некоторых родов и фактически рассматривает как отдельные терминальные группы родового ранга *Atomaria australis*, *Cryptophagus gibbipennis*, *C. tasmanicus*. Однако он не дает таксономического анализа этих групп, не описывает новые роды, не присваивает им названий и не приводит формального диагноза. Включение таких групп в анализ родовой системы возможно после определения их таксономического статуса, а пока они должны рассматриваться как таксоны *incertae sedis*.

Помимо этого, данные Лешена исправлены в соответствии с текстом его работы и его рисунками. В некоторых графах таблицы признаков, приведенной в работе Лешена, противоречия между значениями, указанными в таблице, и собственными указаниями Лешена были весьма значительны (см., например, признаки 5, 6, 14, 21, 31, 45 и т.д.).

Следующий пункт, согласно которому исправлялись данные Лешена — это противоречия между его данными и признаками объектов. Большинство признаков, использованных Лешеном, было мной перепроверено и во многих случаях обнаружилось, что признаки имеют значения, не согласующиеся с приведенными Лешеном. Таких признаков довольно много, и затрагивают они более половины изученных родов.

Наконец, последней причиной исправлений было введение в анализ новых родов, которые были не известны Лешену, новых признаков, а также уточнение данных по известным родам. Новыми родами, введенными в анализ, являются *Hypophagus* Lyubarsky и *Scytomaria* Lyubarsky (краткое описание этого рода приводится ниже). Новые данные указаны для родов *Catopochrotus* Reitter, *Henotimorphus* Lyubarsky, *Atomaroides* Lyubarsky, *Tisactia* Casey, *Alfieriella* Wittmer,

*Serratomaria* Nakane, Hisamatsu, *Himascelis* Sen Gupta, а также *Dernostea* Sasaji.

Введены в анализ новые признаки (№№ 115–118). Необходимость их введения обусловлена тем, что в данных Лешена заметно недостаточное количество признаков, которые позволили бы систематизировать подсемейство *Cryptophaginae*, очень трудное для кладистического анализа. Поэтому введены признаки, характеризующие группы родов в этом подсемействе, что позволило несколько улучшить ситуацию. Эти признаки расположены в конце таблицы данных, а не в порядке морфологического описания. Это сделано для того, чтобы не изменять нумерацию признаков, использованную в работе Лешена, и улучшить сопоставимость моих данных с результатами Лешена.

По этой же причине при исключении из таблицы данных целой колонки (например, признаков 5, 8 и т.д.) сохранялась нумерация признаков, введенная Лешеном (эта нумерация используется и в настоящей работе). Поэтому нумерация признаков получилась не сплошной. В результате в таблице морфологических данных, представленной на табл. 3, введено две нумерации признаков. Сверху столбцы нумерованы так, чтобы сохранялась преемственность с признаками, приведенными в работе Лешена (и с описанием признаков, приведенным ниже), снизу те же столбцы имеют сплошную порядковую нумерацию. Все дальнейшие ссылки на номера признаков сделаны по верхней нумерации.

Из 114 признаков, использованных Лешеном, 14 (12%) приходится на признаки, связанные с железами. 6 признаков связано с пунктировкой и другими структурами поверхности, 6 — признаки строения усиков, 6 — ротовые придатки (мандибулы, пальпы, ментум). 14 — с остальными структурами головы (включая глаза и тенториум) (рис. 38). 11 признаков характеризуют переднеспинку, 19 — наружное строение груди, 8 — строение крыльев и надкрыльев, 10 — средние и задние тазики, 2 — внутренние структуры груди (метэндостернит) и 6 признаков описывают строение ног. Строение брюшка отражено в 5 признаках (из них 2 — дыхальца), половые органы самца и самки — 6 признаков. Из этого списка видно, что строение протоков желез является среди данных, представленных в работе Лешена, одной из самых многочисленных групп признаков, и эта группа структур дает очень большой процент параллелизмов (табл. 5, 8, рис. 24).

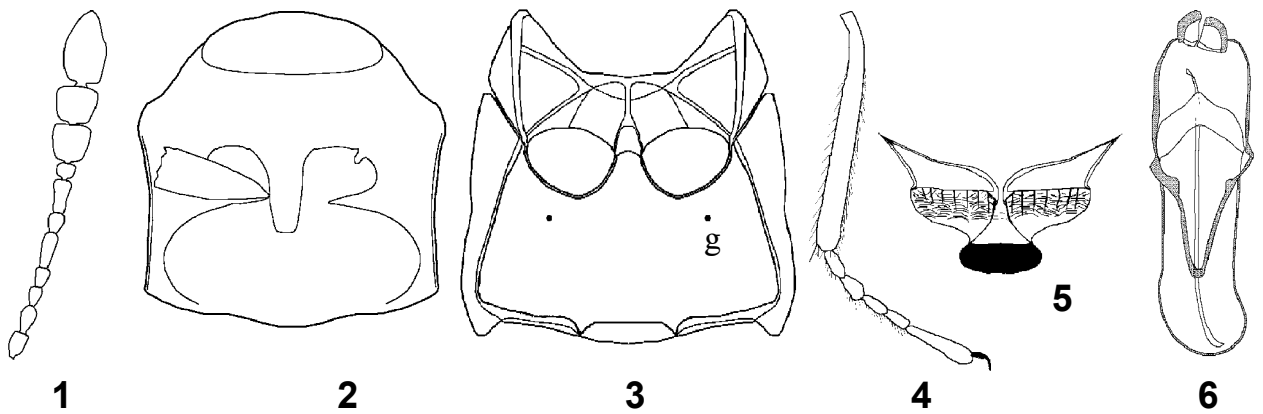


Рис. 5. *Scytomaria himalaica* sp.n.: 1 — усик; 2 — переднегрудь; 3 — заднегрудь, g — железа; 4 — голень; 5 — предщиток; 6 — эдеагус.

Fig. 5. *Scytomaria himalaica* sp.n.: 1 — antenna; 2 — prothorax; 3 — metathorax; g — gland; 4 — tibia; 5 — praescutum; 6 — aedeagus.

В конце списка родов в таблице данных (табл. 3) приведены состояния признаков для гипотетического предка (ancestor на кладограмме — рис. 2, 14). Эти данные взяты из работы Лешена почти без изменений и основаны на строении непосредственно предшествующих Скрытофagiidae групп в системе Лоуренса и Ньютона (Lawrence, Newton, 1995). В основном это Hobartiidae. Принималось во внимание строение низших Cucujoidea — Silvanidae, Cucujidae, Phloeostichidae, а также Savognathidae, группы, непосредственно предшествующей Скрытофagiidae в системе Лоуренса и Ньютона.

При характеристике состояний признаков, приведенной в следующем разделе, используются названия таксонов, ранги и объем которых даны в соответствии с работой Лешена (рис. 2, 3, 4 А, Б). Этим, однако, не предрешается результат кладистического исследования, предпринятого в настоящей работе. В дальнейшем ранги и объем таксонов, да и сами таксономические выделы могут быть изменены, однако сначала удобнее пользоваться принятыми таксонами для обсуждения распространения различных состояний признаков в изучаемом семействе.

В таблице данных (табл. 3) приводятся признаки недавно описанного рода *Scytomaria* (Lyubarsky, 1998). Ниже приводится повторное краткое описание этого рода для удобства обращения с нижеследующими данными. Пока место этого рода в системе установить не удалось, и только переисследование всего разнообразия родов может помочь в этом.

#### *Scytomaria* LYUBARSKY

Type species: *Scytomaria himalaica* LYUBARSKY

DESCRIPTION. Length 1.6–2.0 mm. Bicolourous, prothorax dark brown, elytra light brown. Body form parallel-sided, elongate, elytra convex laterally. Body setae depressed, decumbent, short.

Head not constricted behind eye; boss on front of head absent; clypeus on same plane as frons; tubercle on margin

of frons absent; antennal grooves absent. Antenna with 3-segmented club; antennomere 3 two times longer than next antennomere; apical antennomere two times longer penultimate antennomere (fig. 5:1). Mandible with one dorsal tubercle; basal sensory pores present. Eye prominent, well developed; ocular setae absent. Line on vertex of the head absent. Subgenal spine absent. Median process of mentum present; transversal ridge on mentum present. Gular sutures present. Antennal grooves on head and prosternum absent. Transverse line on vertex of head absent.

Pronotum parallel-sided, greatest width at middle; lateral marginal bead narrow, present in basal half; anterior margin straight; pronotal angularity absent; lateral margin with small knob at middle. Prosternal area punctate. Hypomerion with notch near procoxal cavity (fig. 5:2). Prosternum in front of procoxae short. Prosternal process without parallel lines; antennal grooves absent. Procoxal cavity closed internally, partially closed externally. Mesepimeron without pit, not fused with mesosternum. Mesosternum with parallel lines and procoxal rest; glandular duct present. Width of mesosternal process equal to 2/3 of that of mesocoxa, the process with lateral processes. Metasternum without longitudinal line; intercoxal process as long as wide; glandular duct present (fig. 5:3).

Microsculture of the praescutum elongate variolate (fig. 8:5). Setae on anterior edge of the praescutum present. Scutellum transverse. Punctate striae on elytron absent. Epipleuron present to level of ventrite 1 posterior margin of. Hind wing present, marginal setae of leading edge extending beyond level of RA + ScP vein; basal blinding patch present; CuA3 + 4 + AA1 + 2, MP4 + CuA1, MP3, CuA3 + 4 vein absent.

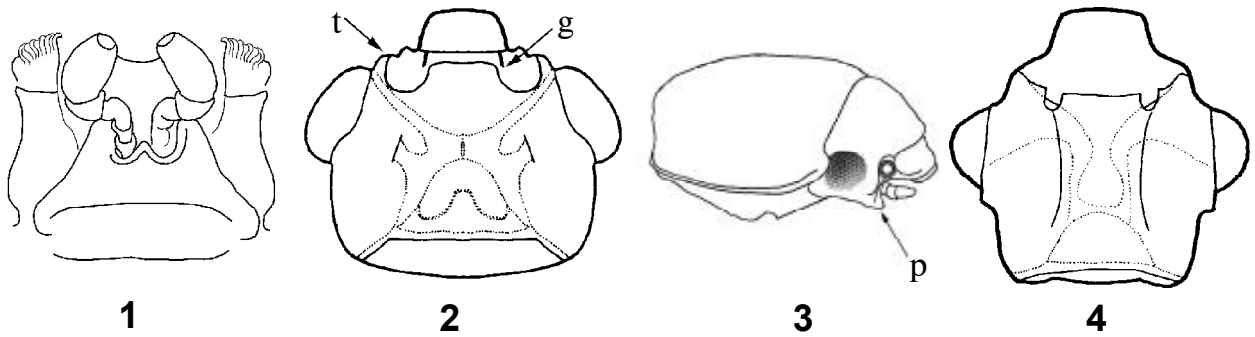
Tibia without apical fringe of spines, with two spurs (fig. 8:4). Tarsal formula 555 in both sexes; tarsomeres of male with modified setae, slightly or not lobed.

Ventrite 1 without diskal glandular duct; one lateral glandular duct, present on ventrites 1–4.

MALE. Orientation of aedeagus vertical. Apex of endofallus rounded. Arms of tegmen narrowly fused at the distal ends. Parameres loose articulated (fig. 8:6). Spiculum gastrale narrow, asymmetrical.

HABITAT. Mature subalpine forest with *Tsuga*, *Abies*, *Betula* and *Rhododendron*: soil litter and rotten wood.

DISTRIBUTION. Nepal, Myagdi Khola valley (Khola-river).



**Рис. 6.** Голова: 1 — *Henotiderus obesulus*, вид головы снизу (по: Leschen, 1996, с изменениями); 2 — *Anitamaria* sp., вид головы снизу (по: Leschen, 1996, с изменениями); g — железа, t — зубец на краю лба; 3 — *Catopochrotus crematogaster*, p — выступ на щеке; 4 — *Micrambina* sp., вид головы снизу (по: Leschen, 1996, с изменениями).

**Fig. 6.** Head: 1 — *Henotiderus obesulus*, from beneath (after: Leschen, 1996, modified); 2 — *Anitamaria* sp., from beneath (after: Leschen, 1996, modified); g — gland, t — tubercle on margin of frons; 3 — *Catopochrotus crematogaster*, p — subgenal spine; 4 — *Micrambina* sp., from beneath (after: Leschen, 1996, modified).

*Scytomaria himalaica* sp.n.

**DESCRIPTION.** Body elongate, length 1.6–2.0 mm, elytra much wider than prothorax. Colouring from black to black-brown, antennae yellow basally, club darkened up to black. Prothorax dark-brown, yellow-brown basally, elytra yellow-brown or red, legs light-brown. Ventral surface from dark-brown up to black. Pubescence short, from quite depressed up to slightly adpressed.

Head transverse, normal in size, with prominent, hemispherical, finely faceted eyes, somewhat densely covered with small punctures, latter on the average one diameter apart from their lateral neighbours. Antennae long, extending beyond the basis of prothorax; all antennomeres, except the latter, elongate. Segment 1 not curved, conical; segment 2 equal on length 1st, a little bit more thin; segment 3 a little bit shorter and more thin; segment 4 1.5 time shorter than 3rd; segment 5 very elongate and thin, clearly longer than 3rd; segment 6 equal to 4th; segment 7 equal to 3rd, but more thin; segment 8 subquadrate; segment 9 lengthened; segment 10 slightly transverse; 11th lengthened, rather narrow, longest of all antennomeres.

Prothorax broadest before middle, where it 1.2 times as broad as long, slightly shagreened, somewhat densely covered with small punctures, latter on the average one diameter apart from their lateral neighbors. Anterior edge straight, posterior slightly convex, with weak lobe medially. Prothorax without basal pits, with deep transverse impression, lateral edge slightly bordered, slightly concave in basal half.

Elytra strongly convex, at shoulders much wider of prothorax, 2.4–2.6 times as long as prothorax and ca. 1.2–1.3 times as long as broad combined, with humeral prominence, without humeral tooth, wider in middle, slightly shagreened, punctures in basal part somewhat hardly stronger or equal to those on pronotal disk and ca. 1 diameter apart from their lateral neighbours on the average. Elytra separately rounded apically, apex of abdomen visible from dorsal view. Hind wings fully developed.

### 1.1. Описание признаков

Далее приводится описание признаков, закодированных в таблице (табл. 3). В таблице и в описаниях признаков знак (\*) означает полиморфизм состояний признаков в данном так-

соне, знак “?” — неизвестное значение признака. Признаки 1–114 соответствуют использованным в работе Лешена. Значение или формулировка некоторых из них в данной работе были изменены. Такие случаи оговариваются при описании каждого отдельного признака.

- 1. Форма тела.** (0) удлиненная; (1) овальная. Форма тела коррелирует со многими признаками, в частности, с относительной поперечностью и выпуклостью переднеспинки, степенью выпуклости и кривизны надкрыльев, пропорциями отдельных сегментов и склеритов. По данным Leschen (1996) положение (1) имеется лишь у родов *Ephistemus*, *Curelius*, *Ootypus*. В результате проверок установлено, что по крайней мере еще роды *Sternodea* и *Demostea* должны быть причислены к “овальным”. Наиболее овальный из оставшихся родов — *Tisactia* — все же несколько длиннее (отношение длины тела к его максимальной ширине: *Ephistemus* — 1,5; *Curelius* — 1,6; *Ootypus* — 1,7; *Sternodea* — 1,7; *Tisactia* — 1,9). У *Himascelis* этот показатель колеблется от 1,7 до 1,9, а у *H.kashmirensis* Sen Gupta, Pal составляет 2,27 (Sen Gupta, Pal, 1980).  
При сравнении уточненных данных по признаку 1 с признаком 7 (см. далее) заметна значительная корреляция между формой тела и размером 3-го членика усика. 3-й членик обычно мал у мелких овальных форм. Состояние (1) отсутствует у членов внешней группы и поэтому вводится гипотеза о том, что это состояние является апоморфным.
- 2. Пунктировка простернума.** (0) есть; (1) отсутствует. Пунктировка простернума отсутствует у некоторых *Picrotini*, *Cryptafricini*, *Ephistemini* и *Striatocryptus* (*Cryptophagini*). Признак полиморфен у *Atomaria* и *Anitamaria*.  
Поскольку оба состояния признака присутствуют во внешней группе, полярность признака не определена.
- 3. Черепитчатая пунктировка (alveolate punctation).** (0) отсутствует; (1) имеется. У большинства членов *Cryptophagidae* пунктировка округлая или овальная, точки несут хеты, а черепитчатой пунктировки не имеется. Состояние (1) отмечено у *Alfieriella* и *Amydropa* (*Hypocorini*), а также у *Cryptafricus*.  
Состояние (0) представлено у внешней группы и поэтому вводится гипотеза о том, что это состояние плезиоморфно.
- 4. Длина последнего членика усика.** (0) Примерно равна длине предыдущего членика; (1) вдвое длиннее предыдущего членика. Среди большинства *Cryptophagidae* обычно состояние (0). Состояние (1) отмечено у некоторых *Cryptophagini* (*Catopochrotus*, *Pteryngium*, *Striato-*







Продолжение табл. 3.  
Table 3, continued.

Признак Род	100								110																
	4	5	6	7	8	9	0		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Antherophagus</i>	0	0	0	0	0	0	0	*	*	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Catopochrotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0
<i>Spaniophaeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	*	0	0	0	0
<i>Spavius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2
<i>Myrmedophila</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	3
<i>Mnionomidius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Paramecosoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3
<i>Cryptophagus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	*	*	*	0	3	
<i>Salebius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Henotimorphus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Henotiderus</i>	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Neohenoticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	?
<i>Micrambe</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	*	*	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	3
<i>Henoticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	1	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Asternodea</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1
<i>Serratomaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Striatocryptus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	*	3	*	0	0	1	0	0	2	0	0	?	0	2	
<i>Mnioticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Telmatophilus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3
<i>Pteryngium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Hypophagus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	3	
<i>Agnetaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	?	0	?	
<i>Antarcticotectus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	
<i>Brounina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	1	0	0	0	?	?	0	?	0	?	
<i>Micrambina (Chile)</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	?	
<i>Micrambina (NZ)</i>	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
<i>Chiliotis</i>	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	
<i>Cryptothelypteris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	3	0	0	?	0	1	
<i>Neopicrotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	?	0	0	?	1	2	
<i>Picrotus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	
<i>Thortus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	
<i>Caenoscelis</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	*	0	0	0	6	*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Demostea</i>	?	?	2	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	?	?	0	?	1	1	
<i>Himascelis</i>	?	1	2	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	?	0	0	1	1	0	
<i>Sternodea</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	0	0	?	0	0	1	1	0	
<i>Atomaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	*	0	*	0	4	0	0	0	0	0	0	0	*	0	*	*	
<i>Chilatamaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	
<i>Microatomaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	
<i>Salltius</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	?
<i>Paratomaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	3
<i>Curelius</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ephistemus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tisactia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	*	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ootypus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atomaroides</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cryptogasterus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	6	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	0
<i>Anitamaria</i>	*	0	*	1	0	0	0	0	*	0	1	1	0	6	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	3
<i>Microphagus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	6	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	0
<i>Scytomaria</i>	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	6	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	1
<i>Cryptafricus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	2	1	0	1	0	0	0	1	?	0	2	
<i>Alfieriella</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0
<i>Amydropa</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	4	
<i>Hypocopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1
<i>Ancestor</i>	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	
Номер	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113

*phaenus* (1). Однако при проверке состояний этого признака на материале родов Atomariini выяснилось, что состояние (1) следует приписать *Cryptogasterus* (см. рис. 68a, Leschen, 1996, p. 593), а *Spaniophaeus*, напротив, приписать состояние (0).  
Нечеткая формулировка признака (форма последнего

членика не описывается корректным образом состояниями (0) и (1), а также его неоперациональность (не выделяет осмысленных совокупностей терминальных групп) делают его излишним для данного анализа.  
6. Булава усика. (0) трехчлениковая; (1) двухчлениковая; (2) одночлениковая, (3) без выраженной булавы. Со-

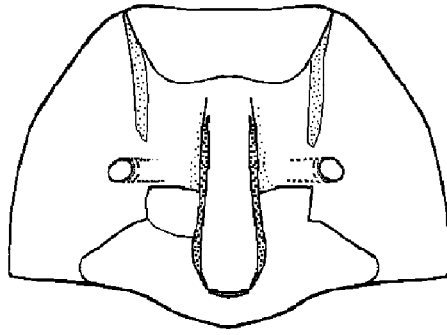


- стояния признака по сравнению с данными Лешена изменены для *Neopicrotus*, *Picrotus*, *Dernostea*, *Himascelis*, *Sternodea*, *Cryptafricus*, *Microatomaria*, *Alfieriella*, *Agnataria*. Состояние (3), характерное для *Catopochrotus*, отсутствует в данных Лешена. В результате для Сруптофагини отмечены состояния (0) и (3), для Сруптосоматулини (0) и (1), для Саеносцелини (0), (1), (2), для Атомариини (0), (1), для Нуросорпини (0), (2).
- Состояние (0) наличествует у членов внешней группы и поэтому высказывается гипотеза о том, что это состояние является плезиоморфным.
7. **Длина третьего членика усика.** (0) в 2 и менее раза длиннее 4-го членика усика; (1) по крайней мере в 4 раза длиннее 4-го членика усика. У большинства Сруптофагидае обычно состояние (0). Для многих мелких родов с округлой формой тела (ср. признак 1) характерно состояние (1). По сравнению с данными Лешена после промеров изменено значение для *Sternodea*: (1). При сравнении с данными по признаку 1 оказывается, что корреляция значений не наблюдается только у *Ootyplus* (округлое тело, третий членик короткий) и *Tisactia* — третий членик длинный, тело слабо удлинненное.
- Отсутствие корреляции этих признаков скорее всего говорит о несоответствии выбора значений при кодировании признаков. Очевидно, для *Tisactia*, для которой указано тело “удлинненное” (см. признак 1), должно быть указано в признаке 1 состояние (1) — тело овальное. Тогда корреляция этих признаков улучшится. По-видимому, важна для многих характеристик абсолютная длина тела. *Ootyplus* заметно крупнее остальных родов, характеризующихся состоянием (1) в признаке 7. Таким образом, при введении этих гипотез можно показать полную корреляцию признаков 1 и 7. Однако эти соответствия нами не устанавливаются, чтобы оценка признаков была в наименьшей степени нагружена гипотезами относительно их значения и взаимной корреляции. По этой причине оба признака — и 1, и 7, оставлены в таблице данных.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и поэтому высказывается гипотеза, что это состояние является плезиоморфным.
8. **Форма жгутика.** (0) цилиндрический; (1) конический или искривленный. Признак присутствует в данных Лешена, но я удалил его из анализа, поскольку признак в трактовке Лешена оценивается чрезвычайно неотчетливо. Для всех Сруптофагини Лешен приводит состояние (0), но при проверке оказывается, что некоторым родам приходится приписывать состояние (1). Смысл признака в оценке Лешена состоял в том, что он давал апоморфию Атомариини (не всех) по отношению к Сруптафрицини *sensu* Leschen, 1996 (некоторые Атомариини (1), Сруптафрицини *sensu* Leschen, 1996 — (0). Однако при проверке оказалось, что требуются многочисленные изменения в данных, состояние признака (1) присутствует и у некоторых Сруптафрицини (*Cryptafricus*, по рисунку Лешена (Leschen, 1996: fig.22, p. 585). Таким образом, признак в значительной степени теряет свое значение для анализа.
9. **Сочленение усика с головой.** (0) в вогнутости, меньшей по диаметру, чем диаметр жгутика; (1) в вогнутости, диаметр которой равен или больше, чем диаметр жгутика. Состояние (0) характерно для подавляющего большинства Сруптофагидае, (1) присутствует у некоторых Picrotini.
- Поскольку состояние (0) представлено у внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
10. **Число зубцов, имеющих на дорзальной поверхности правой мандибулы.** (0) 0; (1) 1; (2) 2; (3) 3. Число зубцов на левой мандибуле сильно различается не только у разных родов, но и у различных видов одного рода. Однако число зубцов на правой мандибуле от- носително постоянно и может считаться характерным признаком рода. Положение зубцов на мандибуле при сравнении Сруптофагинае и Атомариинае гомологизировать не удастся, поэтому учитывается только их число. Полиморфизм встречается среди *Cryptophagus* (состояния 2 и 3) и *Ephistemus* (состояния 0 и 1). Состояния этого признака часто несходны у близких родов, что указывает на невысокую устойчивость этого признака. Его диагностическая ценность может проявляться в указании взаимоотношений родов внутри триб.
- Поскольку у членов внешней группы отмечены различные состояния признака (0 и 2), полярность его не определена.
11. **Зубчатость на внутренней лопасти мандибулы.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) встречается только у Саеносцелини и является апоморфией этой группы. У Саеносцелини зубчатость встречается либо на внутренней лопасти левой мандибулы, либо на обеих мандибулах (*Caenoscelis*).
- Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
12. **Сенсорные поры в базальной части мандибулы.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается только у Атомариинае, исключая *Atomaroides* и всех Нуросорпини, состояние (0) встречается только у Сруптофагинае. Признак может служить для разделения подсемейств.
- Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
13. **Ширина первого членика лабиальных пальп.** (0) примерно равна ширине второго членика; (1) больше ширины второго членика. Состояние (1) характерно для всех Саеносцелини, всех Атомариини, Сруптафрицини *sensu* Leschen, 1996 и некоторых Нуросорпини. В результате этот признак объединяет Атомариинае (за исключением всего двух родов) и Саеносцелини. По этому признаку *Scytomaria* относится к Атомариинае (или Саеносцелини), а *Hypophagus* — к Сруптофагинае.
- Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
14. **Срединный вырост на ментуме.** (0) имеется (рис. 6:1); (1) отсутствует. Состояние (1) характерно для некоторых Атомариинае: редко у Атомариини, обычно у Сруптафрицини *sensu* Leschen, 1996 и *Amydroa* из Нуросорпини (последнее указание дается в соответствии с текстом Лешена, но вопреки его таблице данных).
- Поскольку оба состояния представлены у внешней группы (этот вырост отсутствует у Cucujidae и *Hobartius*), полярность признака не определена.
15. **Поперечный гребень или линия на ментуме.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 6:1). Состояние (1) характерно для большинства Сруптофагинае, (0) — для большинства Атомариинае. Однако имеется довольно большое количество исключений: *Neopicrotus*, *Dernostea* среди Сруптофагинае (у Лешена отмечен также *Henotiderus*, но это противоречит рисунку самого Лешена); исключения среди Атомариинае более многочисленны: Нуросорпини (кроме *Hypocoprus*), *Chilatamaria*, *Paratomaria*, *Atomaroides*, а также *Scytomaria*. *Atomaria* полиморфна по этому признаку. По сравнению с данными Лешена изменены значения признака для родов *Amydroa*, *Atomaroides*.
- Поскольку оба состояния представлены у внешней группы, полярность признака не определена.
16. **Гребень, окружающий усиковую ямку.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) характерно для Picrotini и Саеносцелини. У этих родов усики вставлены в хорошо развитую усиковую ямку, дорзальный край которой окружен явственным гребнем.

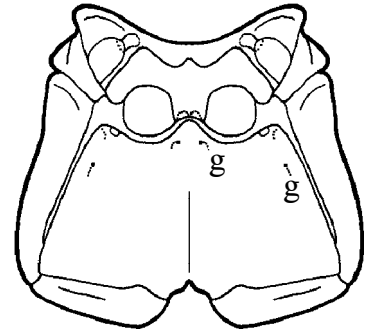
- Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезеоморфности этого состояния.
17. **Выступ на лбу.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) характерно для *Saenoscelini*, некоторых *Atomariini* и *Ephistemini*. У этих родов на лбу имеется маленький треугольный выступ между местами сочленения усиков. По сравнению с данными Лешена изменено значение для *Curelius* и *Himascelis*: по этому признаку эти роды полиморфны: у *Himascelis chinensis* (Nikitsky 1996), например, выступа на лбу нет (неопубликованные данные автора данного исследования). Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезеоморфности этого состояния.
18. **Фронтотемпальный шов.** (0) отсутствует; (1) имеется. Этот признак довольно хорошо разбивает семейства на два подсемейства. У подавляющего большинства *Cryptophagidae* представлено состояние (0), за исключением полиморфизма у *Serratotaria* (*S. tarsalis* Nakane, Hisamatsu имеет фронтотемпальный шов). У большинства *Atomariini* встречается состояние (1), за исключением *Hurosoprini*. По этому признаку *Hypophagus* относится к *Cryptophaginae* (или *Hurosoprini*), а *Scytotaria* — к *Atomariinae*. Среди членов внешней группы широко распространено состояние 0, но у *Hobartius* представлено состояние 1. Поскольку оба состояния представлены у внешней группы, полярность признака не определена.
19. **Расположение клипеуса.** (0) в той же плоскости, что и лоб; (1) в плоскости, лежащей ниже, чем лоб. У подавляющего большинства *Cryptophaginae* (за исключением *Himascelis*) представлено состояние (0). Среди *Atomariinae* картина сложнее: состояние (1) представлено у некоторых *Atomariini*, причем *Ephistemus* полиморфен по этому признаку. Состояние (0) характерно для *Cryptafricini sensu Leschen, 1996* и *Hurosoprini*. *Chilatotaria* в тексте Лешена обозначена как полиморфная по этому признаку, однако в таблице данных закодирована однозначно с состоянием (0). Полиморфность состояния (1) 28%. Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезеоморфности этого состояния.
20. **Зубец на краю лба.** (0) отсутствует; (1) имеется. Зубец расположен в боковой части лба позади усиков (рис. 9:2). Состояние (1) встречается только у некоторых *Cryptafricini sensu Leschen, 1996*. Состояние (1) представлено среди *Hobartiidae*. Поскольку оба состояния представлены у внешней группы, полярность признака не определена.
21. **Выступ на щеке.** (0) отсутствует; (1) имеется. У некоторых родов *Cryptophagidae* имеется острый выступ на щеке позади мандибулярного сочленения (рис. 6:3). Значения признака для многих родов изменены по сравнению с данными Лешена (для *Paramecosoma*, *Telmatoophilus*, *Micrambina* (Новая Зеландия), *Atomaroides*, *Ootyus*). Некоторые из этих изменений сопряжены с иной, чем у Лешена, трактовкой признака: например, у *Ootyus* выступ меньше, чем у многих *Cryptophaginae*, но вполне отчетливо выражен. То есть Лешен придавал значение (0) отсутствию выступа и его слабому развитию, а (1) — только максимальному развитию выступа. Я изменил значения этого признака для его более объективной оценки. Состояние (1) чаще встречается среди *Cryptophaginae* (исключения: *Mnioticus*, *Serratotaria*, *Striatocryptus*, *Antarcticotectus*, *Micrambina* (Новая Зеландия), но есть и у некоторых *Atomariinae* (*Atomaroides*, *Ootyus*, *Alfierella*). У *Cryptophagus* и *Micrambe* этот признак полиморфен. Поскольку оба состояния представлены у внешней группы (например, состояние (1) у *Cuscijidae*), полярность признака не определена.
22. **Гулярные швы.** (0) имеются (рис. 6:4); (1) отсутствуют (рис. 6:2). Наличие пары гулярных швов — обычный признак жуков многих семейств, причем часто является признаком, который выделяет таксоны довольно высокого ранга. Однако среди *Cryptophagidae* этот признак полиморфен, причем не выделяет сколько-нибудь крупных таксономических подразделений. Это яркий пример мероно-таксономического несоответствия (Любарский, 1996). Состояние (0) чаще представлено у *Cryptophaginae*, (1) — у *Atomariinae*, однако есть многочисленные исключения. Среди *Cryptophaginae* исключениями являются *Asternodea*, *Catopochrotus* и все *Saenoscelini*, среди *Atomariinae* — *Atomaroides*, некоторые *Cryptafricini sensu Leschen, 1996* и *Affierella*. По сравнению с данными Лешена изменено значение признака для *Atomaroides*. Поскольку оба состояния представлены у внешней группы (состояние (1) у некоторых *Hobartius*), полярность признака не определена.
23. **Глаза.** (0) хорошо развиты (при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается 10–20 фасеток); (1) редуцированы до немногих фасеток (при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается 3–6 фасеток). Состояние (1) встречается у *Mnionomidius*, некоторых *Picrotini*, всех *Hurosoprini*. Признак полиморфен у *Antherophagus*, *Cryptophagus*. Полиморфность состояния (1) — 22%. Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезеоморфности этого состояния.
24. **Глазные хеты.** (0) имеются; (1) отсутствуют. Состояние (1) встречается у *Asternodea*, *Mnionomidius*, *Striatocryptus*, *Neopicrotus*, *Picrotus*, *Thortus*, *Sallius*, *Cryptafricus*, *Microphagus*, *Scytotaria*. У *Cryptophagus*, *Henotiderus* (новое по сравнению с данными Лешена) и *Anitamaria* признак полиморфен. То есть признак не маркирует четко ни одно подсемейство и ни одну трибу, чему хорошо соответствует число замеченных полиморфизмов по состоянию (1) — 23%. Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезеоморфности этого состояния.
25. **Височный гребень.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 9:4). Состояние (1) встречается лишь у некоторых *Cryptosomatulini*. Поскольку это состояние отсутствует у остальных *Cryptophagidae* и представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
26. **Поперечная линия на затылке.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 11). Состояние (1) характеризует почти всех *Cryptophaginae*, кроме *Spavius*, *Picrotus*. У *Scytotaria* отсутствует, у *Hypophagus* имеется. Состояние (0) характеризует *Atomariinae*, кроме *Cryptogasterus*, *Anitamaria*. Этот признак заслуживает особого рассмотрения, поскольку он, вероятно, является одной из составляющих мерона бульдозерных структур (Любарский, 1992, 1996). У *Cryptophagini*, для которых характерны бульдозерные структуры, первым элементом таковых выступают глаза, которые раздвигают субстрат “на ширину плеч”. По этой причине при сужении головы (или расширении переднеспинки) глаза становятся асимметричными, сильно выпуклыми, чтобы своим внешним контуром “вписаться” в огибающую передних углов переднеспинки. Поскольку глаза выполняют бульдозерную функцию, ясно, что субстрат будет давить на голову жука спереди, стремясь “подвернуть” ее вниз и “задвинуть” ее в полость переднеспинки, что приведет к увеличению лобовой поверхности жука и нарушению двигательных функций. Для предотвращения этого и может служить поперечная борозда на затылке. Она проходит точно на том месте, до которого голова может задвигаться в пе-



**Рис. 7.** Поперечная линия на затылке головы *Antherophagus nigricornis*.  
**Fig. 7.** Transverse line on the vertex of *Antherophagus nigricornis*.



**Рис. 8.** Параллельные линии на сводчатом выросте переднегруди *Himascalis* sp.  
**Fig. 8.** Parallel lines on the vaulted process of prothorax of *Himascalis* sp.



**Рис. 9.** Средне- и заднегрудь *Cryptophagus* sp. (по: Leschen, 1996, с изменениями), g — железа.  
**Fig. 9.** Meso- and metathorax of *Cryptophagus* sp. (after Leschen, 1996, modified), g — gland.

реднегрудь, так чтобы глаза еще могли выполнять бульдозерную функцию. Более сильное заглупление головы сдерживается “ступенькой” на ее поверхности, которая упирается в передний выступающий край переднеспинки и не позволяет голове вдвигаться глубже.

По-видимому, этот признак возникает в связи с функцией раздвижения субстрата достаточно рано, поскольку имеется даже у форм, не имеющих специализированных бульдозерных структур и препятствует у них заглуплению головы в переднеспинку. В связи с этим интересно отметить, что у *Antherophagus*, который утратил бульдозерную функцию в связи с открытым образом жизни, эта линия развита слабо, а у *Spavius*, у которого бульдозерная функция только начинает развиваться, линии нет совсем. Закономерно ее отсутствие у большинства Atomariinae, которые решают задачу передвижения в рыхлой среде иным путем, нежели большинство Стуртофaginae. В то же время надо отметить, что этот признак развит и у форм, не имеющих других явно выраженных бульдозерных структур — у Caenoscelini, *Telmatophilus*.

Поскольку оба состояния представлены у внешней группы (состояние (1) у Cuscijidae), полярность признака не определена.

27. **Сужение головы позади глаз.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) характерно для почти всех Стуртосоматулини и Пикротини (кроме *Cryptothelypteris*), а также *Salltius*.

Поскольку оба состояния представлены у внешней группы, полярность признака не определена.

28. **Железы на голове.** (0) отсутствуют; (1) имеются на внутреннем крае сочленения усиков (рис. 6:2); (2) имеются и хорошо развиты на наружном крае сочленения усиков; (3) имеются и слабо развиты на наружном крае сочленения усиков. Состояние (1) встречается только среди Atomariinae (только у *Cryptafricus* и всех Нурсоргини — 0), состояния (2) и (3) — только среди Стуртосоматулини, причем все Стуртосоматулини характеризуются состоянием (0). *Micrambe* полиморфен по этому признаку: у видов этого рода встречаются состояния (0) и (3). Таким образом, состояние (0) встречается в обоих подсемействах.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

29. **Форма задней части тенториума.** (0) прямая поперечная полоса; (1) петлеобразная полоска (рис. 6:2). Состояние (1) отмечено только у Стуртафрицини sensu Leschen, 1996 и Нурсоргини.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

30. **Передние отростки тенториума.** (0) разделены; (1) слиты (рис. 6:2). Состояние (1) представлено только у Atomariini, Ephistemini и Стуртафрицини sensu Leschen, 1996. Тем самым этот признак может служить для разделения подсемейств, за исключением трибы Нурсоргини, которая по этому признаку отличается от остальных Atomariinae.

Поскольку состояние (0) представлено у всех представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

31. **Общая форма переднеспинки.** (0) параллельносторонняя или наибольшей ширины в середине; (1) наибольшая ширина у основания; (2) наибольшая ширина в передней половине. Изменения (указания на полиморфизм по этому признаку) по сравнению с данными Лешена произведены в следующих родах: *Cryptophagus*, *Spaniophaeus*, *Himascalis*, *Atomaria*. Помимо этого, изменено значение признака у *Cryptafricus* (противоречивое fig. 38, Leschen, 1996 и таблицы данных в той же работе). Распределение состояний признака показывает его малую диагностичность: 31% полиморфизмов по состоянию (1).

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

32. **Передний край переднеспинки.** (0) прямой или почти прямой со слабой вырезкой; (1) вырезка явственная. Изменения по сравнению с данными Лешена: введены указания на полиморфизм по этому признаку среди родов *Cryptophagus*, *Micrambe*. Изменена формулировка признака: например, у *Henotimorphus* состояние (0), но имеется небольшая не очень явственная вырезка.

Состояние (1) встречается среди некоторых родов Стуртосоматулини: *Catopochrotus*, *Cryptophagus*, *Henotiderus*, *Micrambe*, *Spaniophaeus*, *Spavius*. Отношение числа полиморфизмов к числу всех встреченных состояний (1) составляет 33%. Это указывает на малую устойчивость и уменьшение возможности различать роды с помощью этого признака.

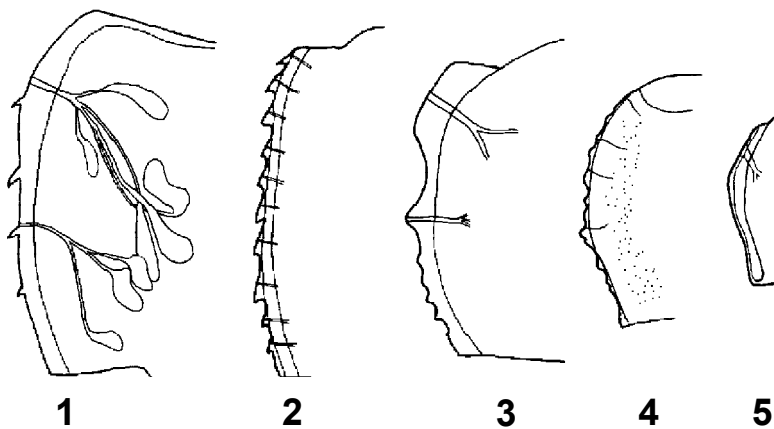
Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

33. **Уплотнение краев переднеспинки.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) этого признака составляет апомерию *Striatocryptus*.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

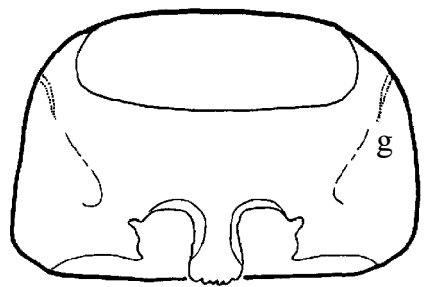
34. **Боковой край переднеспинки.** (0) простой; (1) бороздчатый; (2) зубчатый; (3) волнистый; (4) с зубцами, несущими хеты. У Стуртосоматулини представлены все состояния признака, а у Atomariinae — только (0). *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Striatocryptus*, *Telmatophilus* полиморф-

- ны по этому признаку, причем полиморфизм для *Micrambe*, *Telmatoophilus* указывается впервые. Состояние (1) встречается только у некоторых Cryptosomatulini. Значение признака для *Myrmedophila* по сравнению с данными Лешена изменено на (2): Лешен указывает для этого рода гладкий боковой край.
- Поскольку состояния (1–4) отсутствуют у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
35. **Нерегулярная зубчатость бокового края переднеспинки.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) встречается только у Cryptophagini: *Henotiderus*, *Henotimorphus*, *Neohenoticus*, *Serratomaria*. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
36. **Кант переднеспинки.** (0) имеется; (1) отсутствует; (2) имеется в базальной половине. Для большинства Суртrophaginae характерно состояние (0). Состояние (1) встречается только у Нуросоргина, состояние (2) — у некоторых Суртафрицини sensu Leschen, 1996 и *Scytomaria*. Поскольку состояние (0) представлено у многих низших Cusujioidea (однако, состояние (1) представлено у Phloeostichidae), высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
37. **Передние углы переднеспинки.** Значения и формулировка этого признака сильно изменены по сравнению с данными Лешена (1996). Лешен, в соответствии с тем повышенным вниманием, которое он уделял в своем анализе покровным железам, полагал, что мозоль имеется, когда существует отчетливая “лицевая поверхность мозоли”, площадка, связанная с протоком железы. Поэтому он учитывал только три состояния развития мозоли: отсутствует; имеется в канте, выступает над кантом. Зубцы любой формы, которыми может быть вооружен передний край переднеспинки, Лешен не учитывал как возможный гомолог мозоли. При этом он полагал, что поверхность мозоли служит для испарения секрета железы. Возможно это так, но очень часто отчетливая мозоль не содержит такой площадки, и железы часто открываются в местах, где нет поверхности испарения (например, на голове, на боковом крае переднеспинки). Значит, мозоль не связана жестко с железами, и эти признаки следует разделить, отдельно оценивая наличие и форму мозоли, а отдельно — наличие/отсутствие протоков желез. Тогда нет основания для разрушения гомологии мозолей различной степени развития, как это получилось у Лешена. Однако критика этой гипотезы Лешена преждевременна, поскольку сама гипотеза сформулирована им лишь мимоходом и не обоснована. Итак, принять указанный Лешеном смысл “мозоли” нельзя, поскольку это вносит в оценку морфологических признаков ненужный в данном случае элемент гипотетичности. В своем анализе я строго следовал морфологии, обозначая в этом признаке только состояния мозоли вне зависимости от их связи с железами.
- В связи с этими соображениями признак был переформулирован. (0) нет следов мозоли (как у *Atomaria*); (1) на передних углах переднеспинки имеется утолщение без собственного канта (как у *Spavius*); (2) утолщение на передних углах обрамлено кантом (как у *Antherophagus*, *Catopochrotus*); (3) на передних углах переднеспинки расположен зубец без канта (как у *Henoticus*, *Henotimorphus*); (4) имеется полностью развитая мозоль, ограниченная кантом и иногда несущая более или менее обширную уплощенную поверхность (т.н. “лицевую поверхность”), каковая поверхность иногда образует направленное назад острие (как у *Cryptophagus*, *Micrambe*). Среди Суртrophaginae представлены все состояния, причем все Cryptosomatulini и Caenoscelini характеризуются состоянием (0), среди Atomariinae обычно состояние (0),
- лишь у *Atomaroides*, *Cryptogasterus*, *Anitamaria*, *Microphagus* встречается состояние (2). *Spaniophaeus*, *Striatocryptus*, *Anitamaria* полиморфны по этому признаку.
- Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
38. **Вдавнение на переднеспинке.** (0) отсутствует; (1) имеется пара вдавлений у основания; (2) имеется широкое поперечное вдавление у основания. Cryptosomatulini характеризуются наличием всех состояний, все остальные трибы имеют состояние (0). Поскольку состояния (1,2) отсутствуют у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этих состояний.
39. **Базальные ямки на переднеспинке.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Суртrophagini характеризуются наличием обоих состояний, все остальные трибы имеют состояние (0). *Cryptophagus*, *Micrambe* полиморфны по этому признаку. По сравнению с данными Лешена новым является указание на полиморфизм *Micrambe* (*M. translatus* Grouvelle, 1916). Этот признак неплохо маркирует трибу Суртrophagini, однако имеется все же много исключений: помимо полиморфных *Cryptophagus*, *Micrambe*, состояние (0) отмечено для родов *Catopochrotus*, *Mnionomidius*, *Paramecosoma*, *Spaniophaeus*, *Spavius*. Признак полиморфен в 13% случаев своего проявления. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
40. **Поперечная бороздка, связывающая базальные ямки на переднеспинке.** (0) отсутствует; (1) имеется. Суртrophagini характеризуются наличием обоих состояний, все остальные трибы имеют состояние (0). *Cryptophagus*, *Micrambe* полиморфны по этому признаку; указание на этот факт отсутствует в данных Лешена. Кроме того, в отличие от данных Лешена у *Pteryngium* отмечено состояние (1). Этот признак также маркирует трибу Суртrophagini, но еще хуже предыдущего, так как имеет больше исключений. Признак полиморфен в 22% случаев своего проявления. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
41. **Срединная складка.** (0) отсутствует; (1) имеется. Короткая продольная складочка в середине основания переднеспинки присутствует у родов *Paramecosoma*, *Salebius*, встречается также у некоторых видов *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Mnioticus*. Новым является указание на наличие такой структуры у некоторых экземпляров *Henotimorphus belovi*. Срединная складка переднеспинки — крайне изменчивая структура, часто проявляется на внутривидовом уровне: из шести родов, у которых она отмечена, у четырех (66%) она отмечается как полиморфная. Даже у монотипичных *Paramecosoma*, *Salebius* и *Henotimorphus* складка варьирует по выраженности и у некоторых экземпляров может отсутствовать. В силу недостаточной устойчивости признак не имеет большой диагностической ценности. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
42. **Линии на выросте переднегруди.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 8). Состояние (1) представлено у Erhi-2stemini и Caenoscelini. *Caenoscelis* полиморфен по этому признаку. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния. Признак полиморфен в 14% случаев своего проявления.
43. **Сводчатость выроста переднегруди.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 12). У *Astermodea* (Cryptophagini) и многих Caenoscelini вырост переднегруди отходит от передней



**Рис. 10.** Боковой край переднеспинки с протоками желез: 1 — *Asternodea loebli*; 2 — *Mnionomidius serricollis*; 3 — *Cryptophagus* sp.; 4 — *Neohenoticus palmerae*; 5 — *Atomaroides ussurica* (по Leschen, 1996).

**Fig. 10.** Lateral pronotal margin with gland ducts: 1 — *Asternodea loebli*; 2 — *Mnionomidius serricollis*; 3 — *Cryptophagus* sp.; 4 — *Neohenoticus palmerae*; 5 — *Atomaroides ussurica* (after Leschen, 1996).



**Рис. 11.** Переднегрудь *Chilatomaria australis*, ж — железы (по Leschen, 1996, с изменениями).

**Fig. 11.** Prothorax of *Chilatomaria australis*, g — gland (after Leschen, 1996, modified).

части гипомерона и в виде акведука проходит над всей переднегрудью. У остальных Скрутофагидае вырост переднегрудки находится в той же плоскости, что гипомерон, и начинается в его середине или ближе к задней части.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

44. **Зарубка на гипомероне.** (0) имеется (рис. 11; 21); (1) отсутствует. По сравнению с данными Лешена указано на полиморфизм по этому признаку *Chilatomaria* (Leschen, 1996: fig. 37, 63). У *Neopicrotus* изменено значение на (1).

Почти все Скрутофагини характеризуются состоянием (0) (кроме *Asternodea*). Состояние (1) встречается среди Скрутосоматулيني, Пикротини, у всех Caenoscelini. Среди Atomariinae встречаются оба состояния.

Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

45. **Внутренняя замкнутость передних тазиковых впадин.** (0) открыты (рис. 11); (1) закрыты (рис. 21). В состоянии (1) при удалении передних тазиков становится виден эндоплеврон. Это состояние встречается у всех Скрутофагинае, у Atomariinae более обычно состояние (0), но встречается и (1): у некоторых Cryptafricini и *Scytomaria*. По сравнению с данными Лешена изменено значение для *Cryptogasterus* на (0). *Hypophagus* и *Scytomaria* по этому признаку относятся к Скрутофагинае. Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
46. **Внешняя открытость передних тазиковых впадин.** (0) частично закрыты (рис. 11); (1) полностью открыты (рис. 21). Состояние (0) обозначено для тех Скрутофагидае, у которых задний край гипомерона образует небольшой выступ, частично закрывающий тазиковые впадины. Состояние (1) встречается у всех Скрутофагинае, у Atomariinae более обычно состояние (0), но встречается и (1) (у *Curelius*, *Ephistemus*, *Ootypus*, *Tisactia*, *Hypocopus*).

Поскольку во внешней группе встречаются оба состояния, полярность признака неопределенна.

47. **Глубокая поперечная ямка на простернуме.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 12). Состояние (1) является синапоморфией *Dernostea* и *Himascelis* из Caenoscelini. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

48. **Усиковые бороздки на гипомероне.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) является синапоморфией *Dernostea* и *Himascelis* из Caenoscelini.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

49. **Два протока желез в передней части простернума.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 21). Состояние (1) иногда встречается как среди Скрутофагини, так и среди Atomariini.

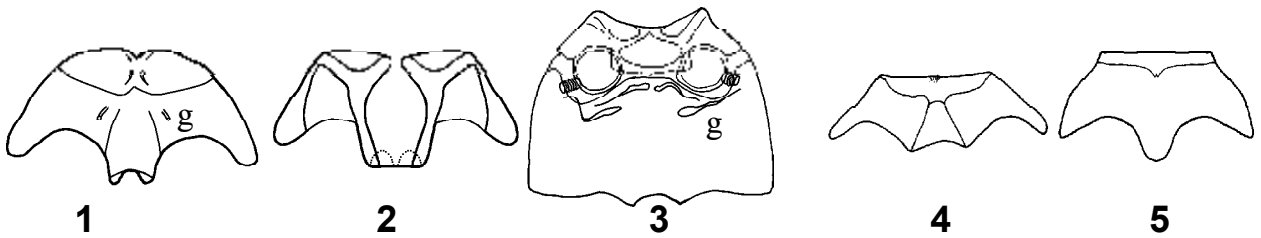
Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

50. **Микротрубочки.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается почти у всех Скрутосоматулيني и Пикротини, за исключением *Micrambina* (Новая Зеландия).

В системе Скрутофагидае, предложенной Лешеном, этот признак играет очень важную роль, т.к. это единственный признак, отчетливо выделяющий трибу Скрутосоматулيني (другие два плезиоморфны). При этом признак этот формулируется несколько странно: выделяется клеточная структура (протоки желез, иногда связанные с пучком волосков, иногда — нет), которая может быть расположена как в торакальном, так и других отделах тела (например, в стернальном). При этом у других Скрутофагидае также имеются подобные микротрубочки, но они несколько больше в диаметре (примерно в три раза). При том, что трубочки открывающиеся на переднеспинке, в грудном регионе и других отделах тела все считаются одним состоянием рассматриваемого признака, Лешен почему-то выделяет в отдельный признак (51) те трубочки, которые открываются на боковом крае переднеспинки. При этом оказывается (как будет показано несколько ниже), что трубочки, открывающиеся на боках, далеко не столь ценны диагностически. Все это показывает, что признак недостаточно разработан и гомологизация его в разных родах может быть подвергнута сомнению. Смысл этого признака в системе Лешена в том, что он “спасает” трибу Скрутосоматулيني, обосновывая ее монофилитичность.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

51. **Протоки желез, открывающиеся на боковом крае переднеспинки.** (0) отсутствуют; (1) 1 проток (рис. 10:5); (2) 2 протока (рис. 10:1,3); (3) 3 и более протоков (рис. 10:2,4).



**Рис. 12.** Среднегрудь Cryptophagidae. Параллельные линии на среднегрудь: 1 — *Chilatomaria australis*, g — железа; 2 — *Neopicrotus peckorum*; 3 — *Asternodea loebli*, g — железа. Следы передних тазиков на среднегрудь: 4 — *Cryptogasterus lawrencei*; 5 — *Cryptafricus leleupi* (по: Leschen, 1996).

**Fig. 12.** Mesosternum of Cryptophaginae. Parallel lines on mesosternum: 1 — *Chilatomaria australis*, g — gland; 2 — *Neopicrotus peckorum*; 3 — *Asternodea loebli*, g — gland. Joints of forecoxae on mesosternum: 4 — *Cryptogasterus lawrencei*; 5 — *Cryptafricus leleupi* (after Leschen, 1996).

В целом Суртофагини обладают всеми состояниями признака, Суртосоматулини — состоянием (0), Атомарини — состояниями (1) и (0), причем (0) характеризует преимущественно Нуросоргини. При этом протоки в разных трибах не удается гомологизировать друг с другом в силу варибельности их возможного расположения. Как полиморфные закодированы *Cryptophagus* (1,2,3) и *Striato-cryptus* (0,1,3). Столь широкий полиморфизм внутри родов указывает на недостаточно устойчивую связь этого признака с таксономическим положением.

Лешен считает, что структуры бокового края переднеспинки, в том числе обладающие бульдозерной функцией, жестко связаны с протоками желез. Однако из рисунков самого Лешена видно, что связь со структурами бокового края не очень определена. У некоторых родов (*Mnionomidius*) протоки связаны почти с каждым зубцом, у других родов (*Neohenoticus* и другие) — далеко не с каждым, а иногда связь с вооружением бокового края совсем не прослеживается.

Такая ситуация говорит скорее о том, что протоки желез не связаны с вооружением бокового края функционально (тем более как испаряющая поверхность), а лишь топологически и, возможно, онтогенетически. Хорошим примером отсутствия жесткой связи структур переднеспинки с протоками желез является ситуация в роде *Cryptophagus*, где встречаются ситуации, когда хорошо развитая мозоль не связана с протоками желез. У рода *Micrambe* (согласно данным Лешена) железа всего одна, несмотря на то, что многие виды этого рода имеют сильно развитую зубчатость на боковом крае переднеспинки (хотя можно предположить, что при более углубленном исследовании будет показана полиморфность этого рода по данному признаку).

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

52. **Форма протоков желез.** (0) нормальная; (1) “сумчатая” (рис. 10:1; 12:3). Нормальная форма протоков представляет собой трубочки, ветвящиеся в полости тела. У некоторых Суртофагини наблюдается “сумчатая”, вздутая в виде мешков форма протоков. Положение (1) представлено всего у двух родов (*Asternodea*, *Serratomaria*), помимо того, *Striato-cryptus* обладает полиморфизмом по этому признаку. Т.е. имеется 33% полиморфных состояний от общего числа состояний, что делает этот признак диагностически не очень ценным. Кроме того, форма желез учитывается вне зависимости от их расположения на теле, то есть как одно и то же состояние признака учитывается форма железы вне зависимости от ее расположения и, следовательно, гомологизации. Смысл признака в системе Лешена состоит в объединении *Asternodea* в монофилетическую группу вместе с *Serratomaria* и *Striato-cryptus*.

Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

53. **Поля маленьких пор на гипомероне.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается у нескольких представителей Суртофагини. У некоторых видов такие поровые поля представлены только у самцов (а у других видов — у обоих полов). Признак полиморфен у *Mnioticus*. Всего встречается в 6 родах, так что имеется 16% полиморфных состояний от общего числа проявлений признака.

Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

54. **Звездоподобные протоки микрожелез, открывающиеся в основании столбчатых хет на простернуме.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается только у самцов некоторых родов Суртофагинае. Поскольку встречается в разных трибах, признак развивался явно параллельно.

Поскольку состояние (0) представлено у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.

55. **Простернум перед передними тазиками.** (0) короткий; (1) удлиненный. Состояние (1), при котором простернум перед передними тазиковыми впадинами вдвое (и более) длиннее выроста переднегрудь, встречается, по данным Лешена, только у Нуросоргини и составляет синапоморфию этой трибы. Состояние (1) встречается также у *Hypophagus*, которого Лешен также относит к Нуросоргини.

Признак 55 не полностью коррелирует с относительной поперечностью переднеспинки. У всех родов, обладающих обычной для Суртофагинае поперечной переднеспинкой, встречается состояние (0), но у видов с относительно продольной переднеспинкой могут встречаться оба состояния: *Cryptophagus longinotum* Lyubarsky, 1989 имеет продольную переднеспинку, но состояние (0) по признаку 55.

Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

56. **Протоки желез на выросте переднегрудь.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 21). Состояние (1) встречается у большинства родов Суртофагинае. Исключения: *Mnionomidius*, *Mnioticus*, *Pteryngium*. В совокупности с другими этот признак неплохо маркирует трибу Суртофагинае. Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы, высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.

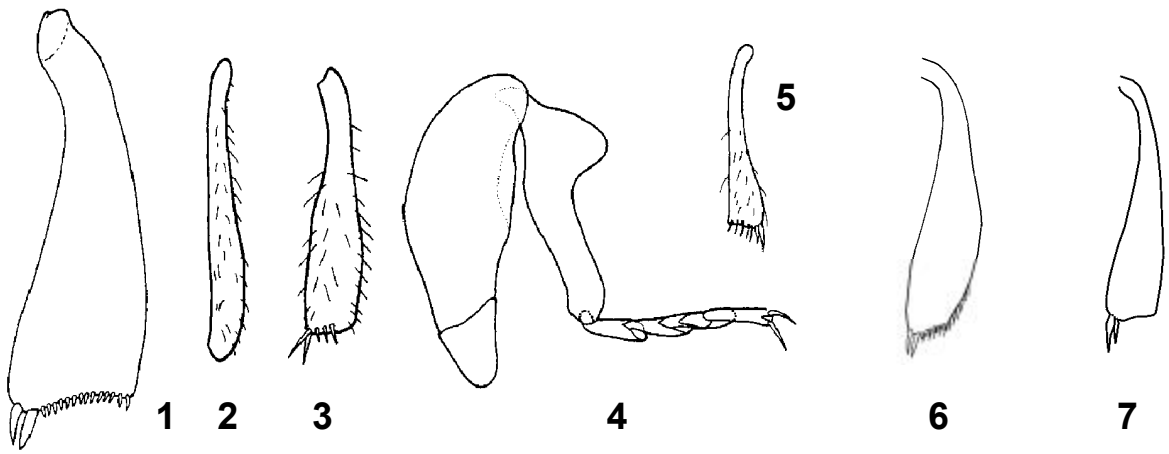
57. **Ямка на мезэпимерах.** (0) отсутствует; (1) имеется (рис. 9). Состояние (1) присутствует у почти всех Суртофагинае и у Атомарини, состояние (0) — у Эфистемини, Суртафрицини sensu Leschen, 1996 и Нуросоргини. Подобная ямка имеется у *Languriidae* и *Savognathidae*. Поскольку оба положения имеются во внешней группе, полярность признака не определена.

58. **Кольцевые структуры кутикулы в ямках тела.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается у 5

- родов из разных триб Cryptophaginae. Учитываются кольцевые структуры, развивающиеся в разных ямках (на мезэпимерах и на заднегруди).
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
59. **Слияние мезэпимер и среднегруди.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) представлено у некоторых членов Нуросорпини.
- Поскольку состояние (1) отсутствует у представителей внешней группы (хотя встречается у некоторых Silvanidae, Phloeostichidae), высказывается гипотеза о апоморфности этого состояния.
60. **Параллельные линии на среднегруди.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 12:1,2,3). Линии являются следами сочленения среднегруди с выростом переднегруди. Состояние (1) чаще встречается у Atomariinae (кроме *Atomaria*, *Ootypus*, *Paratomaria*, *Cryptafricus* и Нуросорпини), но представлено и у 6 родов Cryptophaginae (*Asternodea*, *Striatocryptus*, *Neopicrotus*, *Picrotus*, *Dernostea*, *Himascelis*). Признак полиморфен в 12% случаев своего проявления.
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
61. **Протоки желез на среднегруди.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 12:1), (2) имеются, причем снаружи отверстие железы снабжено мозолью. Состояния (1) и (2) появляются только у высших Atomariinae, состояние (0) имеется у Cryptophaginae, Cryptafricini sensu Leschen, 1996, Нуросорпини. *Scytomaria* по этому признаку относится к высшим атомариинам.
- Поскольку во внешней группе состояния (1) и (2) не представлены, выдвигается гипотеза о апоморфии этих состояний.
62. **Следы передних тазиков на среднегруди.** (0) имеются (рис. 12:4,5), (1) отсутствуют. Состояние (1) является апоморфией некоторых Atomariinae (в частности, у некоторых Cryptafricini sensu Leschen, 1996 и Нуросорпини).
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
63. **Боковые лопасти выроста среднегруди.** (0) отсутствуют, (1) имеются (рис. 12:1). Состояние (1) имеется у большинства Atomariinae (кроме *Cryptafricus*, *Microphagus* и Нуросорпини), состояние (0) характерно для всех Cryptophaginae.
- Поскольку во внешней группе состоянии (1) отсутствует, выдвигается гипотеза о апоморфии этого состояния.
64. **Двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди.** (0) отсутствуют, (1) имеются (рис. 13). Состояние (1) представлено у большинства Суртофagini, однако имеется и большое число исключений (*Asternodea*, *Catopochrotus*, *Henotiderus*, *Neohenoticus*, *Serratomaria*, *Striatocryptus*, *Agnitaria*, *Thortus*). Состояние (0) характерно для всех Atomariinae.
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
65. **Ширина выроста среднегруди (R) по отношению к ширине среднего тазика.** (1)  $R < 1/3$ ; (2)  $2/3 < R < 1$ ; (3)  $R = 1$ ; (4)  $R > 1$ .
- Полиморфизм по этому признаку (состояния 2 и 3) встречается в следующих родах: *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Spaniophoenus*, *Telmatophilus*, *Caenoscelis*, *Atomaria*. Состояния (1–3) встречаются у внешней группы, следовательно, полярность признака не определена.
66. **Варужная сомкнутость средних тазиковых впадин.** (0) имеется, (1) отсутствует (рис. 9; 12:3). У большинства низших Сисциоидеа средние тазиковые впадины контактируют снаружи с мезэпимерами. Однако у Cryptophagidae этот контакт прерывается заднегрудью.
- Признак не может быть использован для анализа взаимоотношений родов в семействе, поскольку присущ всем родам Суртофagini без исключения и отделяет их от предковых групп.
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
67. **Шишка на заднегруди.** (0) узкая, (1) широкая. Состояние (1) встречается у немногих родов из Atomariinae. Признак полиморфен в родах *Atomaria*, *Anitamaria*. Встречаясь всего в 4 родах, в 2 он полиморфен (50%), что говорит о малой диагностической ценности этого признака при построении системы родов.
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
68. **Продольная линия на заднегруди.** (0) имеется (рис. 13), (1) отсутствует. Состояние (0) чаще встречается у Cryptophaginae, а (1) у Atomariinae, но в обоих подсемействах имеется много исключений: 7 родов Cryptophaginae имеет состояние (1) и у 6 родов Atomariinae встречается состояние (0). Признак полиморфен у родов *Antherophagus*, *Anitamaria*, *Salltius*, *Microphagus*, *Chilatamaria*, а также *Atomaria* (последний пример полиморфизма не отмечен в работе Лешена). Состояние (0) полиморфно в 16% случаев своего проявления. Состояние (0) наличествует во внешней группе, поэтому состояние (1) принято как апоморфное.
69. **Ямка на заднегруди позади средних тазиков.** (0) отсутствует, (1) имеется (рис. 9; 12:3). Состояние (1) представлено у большинства Суртофagini. Среди всех остальных триб встречается только состояние (0). Для 4 родов (*Antherophagus*, *Micrambe*, *Mnioticus*, *Spaniophoenus*) отмечена полиморфность этого признака. В результате 28% родов имеют полиморфизмы, что говорит о невысокой надежности признака.
- Поскольку состояние (0) представлено у представительниц внешней группы, высказывается гипотеза о плезиоморфности этого состояния.
70. **Протоки желез позади средних тазиков.** (0) отсутствуют, (1) имеются (рис. 9; 12:3). Состояние (1) встречается у большинства Суртофagini. Признак обозначен как полиморфный у родов *Antherophagus*, *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Mnioticus*. Признак полиморфен в 25% случаев своего проявления.
- Состояние (1) отсутствует у представительниц внешней группы и потому высказывается гипотеза о его апоморфии.
71. **Протоки желез на заднегруди.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 5:3; 9; 12:3). Состояние (1) представлено у Суртофagini, *Hypophagus* и высших Atomariinae. Плезиоморфен по этому признаку только род *Striatocryptus*. Значение для *Asternodea* изменено на (1), поскольку в данных Лешена имеется противоречие с рисунком в его работе.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и потому высказывается гипотеза, что оно плезиоморфно.
72. **Концентрация хет на порах протоков желез.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) представлено только у некоторых Cryptafricini sensu Leschen, 1996 и *Scytomaria*.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и потому высказывается гипотеза, что оно плезиоморфно.
73. **Передние ветви метэндостернита.** (0) сближены; (1) широко раздвинуты; (2) отсутствуют. Состояние (1) встречается у многих короткокрылых таксонов из разных триб Cryptophaginae. Состояние (2) — у полностью бескрылых *Amydropa*, *Alferiella*. Признак полиморфен среди *Cryptophagus* (0,1), *Henoticus* (0,1), *Micrambe* (0,1,2). Лешен отмечает, что этот признак полностью коррелирует с уменьшением относительной длины задне-

- руди. Однако это не совсем верно: такой корреляции не наблюдается у *Catopochrotus* и некоторых других родов (поэтому длина заднегруди в данной работе приводится в качестве отдельного признака — 116). Полиморфность состояния (1) — 27%.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и потому высказывается гипотеза, что оно плезиоморфно.
74. **Базальная пластинка метэндостернита.** (0) сильно поперечная; (1) слабо поперечная, обычно трапециевидная. Состояние (1) представлено у немногих *Atomariinae*.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и потому высказывается гипотеза, что оно плезиоморфно.
75. **Метэпимеры.** (0) параллельносторонние; (1) наиболее широки в апикальной половине. Состояние (1) представлено полиморфизмами в родах *Amydropa*, *Alfieriella*. Вероятно, состояние (1) коррелирует с бескрылостью этих форм, но в связи со 100-процентным полиморфизмом диагностическая ценность этого признака очень низкая.
- Состояние (0) представлено во внешней группе и потому высказывается гипотеза, что оно плезиоморфно.
76. **Форма выроста заднегруди.** (0) такой же длины, как ширины; (1) поперечный. Состояние (1) встречается почти во всех трибах семейства. По сравнению с данными Лешена изменены на (1) значения для *Catopochrotus*, *Spaniophanes*, *Alfieriella*.
- Состояние (1) отсутствует у членов внешней группы и потому высказывается гипотеза о его апоморфности.
77. **Бедренные линии.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Бедренные линии встречаются во многих семействах жуков и часто является диагностическим признаком, выделяющим таксоны довольно высокого ранга. Среди *Cryptophagidae* они имеются у немногих родов из нескольких триб обоих подсемейств.
- Состояние (0) представлено у членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.
78. **Длина первого стернита брюшка.** (0) такая же, как и у всех остальных стернитов; (1) больше, чем у любого другого стернита. Длина стернита измеряется по его боковому краю, длина выроста между задними тазиками не учитывается. Состояние (1) имеется у подавляющего большинства членов семейства. Sen Gupta, Crowson (1971) даже рассматривали его как один из немногих признаков, по которым удается отделить *Cryptophagidae* от близких семейств (в основном, от *Languriidae*). Однако некоторые члены *Cryptophagidae* имеют состояние (0) — 4 рода, у *Serratomaria* наблюдается полиморфизм по этому признаку. По сравнению с данными Лешена изменены значения на (0) у *Henotiderus*, на (\*) у *Serratomaria*. Полиморфность состояния (0) 25%.
- Состояние (0) представлено у членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.
79. **Протоки желез на диске первого стернита брюшка.** (0) отсутствуют; (1) имеется единственный проток; (2) имеется два протока.
- У *Cryptophagini* встречаются все значения, у низших *Cryptophaginae* и *Atomariinae* — состояния (0), у *Atomariini* — только состояние (2). Признак полиморфен у *Cryptophagus* (0,1), *Antherophagus* (0,1), *Micrambe* (0,1), *Striatocryptus* (1,2).
- Существуют противоречия между рисунками и данными Лешена (например, у *Neohenoticus* на рисунке две железы, а в данных указана 1). Правда, у *Neohenoticus* железы расположены иначе, но тогда формулировка признака должна быть иной, чем у Лешена. Я, однако, не изменял данные Лешена по этому признаку, поскольку для проверки этого тонкого признака потребовалось бы переисследование многих редких тропических родов, отсутствующих в доступных коллекциях. Состояние (1) полиморфно в 19% случаев своего проявления.
- Состояние (0) представлено у членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.
80. **Число протоков желез на боковом крае стернитов брюшка.** (0) нет; (1) один; (2) два. У многих *Cryptophagini*, согласно Лешену, встречается состояние (2) (состояние 1 только у *Serratomaria*, *Striatocryptus*), а у *Atomariinae* только состояние (1) (состояние 0 у *Cryptafricus*, *Hurosorprini*). Однако из рисунков Лешена видно, что 2 железы у *Cryptophagini* присутствуют не на латеральном, а на апикальном крае стернита, в то время как на латеральном крае и у *Cryptophagini*, и у *Atomariinae* по одной железе. Помимо этого обстоятельства надо заметить, что железы этих двух групп, возможно, не гомологичны между собой: они несколько по-разному расположены и имеют разный размер. Если же они не гомологичны, нет оснований объединять их как разные состояния одного признака. Однако коррекции данных Лешена я в этом случае не производил, поскольку не имел возможности переисследовать некоторые роды. Во время предварительной работы по построению кладограммы эти признаки (79, 80) использовались в разных вариантах или полностью исключались, и это лишь незначительно влияло на структуру результирующей кладограммы.
- Состояния (1) и (2) не представлены у членов внешней группы и рассматриваются как апоморфные.
81. **Протоки желез на стернитах брюшка.** (0) отсутствует; (1) имеются на стернитах 1–4; (2) имеются на стернитах 1–5; (3) имеются на стернитах 2–4. Среди *Cryptophagini* представлено только состояние (1). Остальные трибы *Cryptophaginae* имеют состояние (0). *Atomariinae* имеют все состояния, большинство — состояния (2), (3), *Hurosorprini*, *Cryptafricus* — состояние (0), *Atomaroides* и *Scytomaria* — состояние (1).
- Так как состояния 1–3 не встречаются у членов внешней группы, они приняты за апоморфные.
82. **Форма пятого стернита брюшка.** (0) равно выпуклая; (1) с лопастью в середине (рис. 22:1). Состояние (1) представлено у трех родов *Cryptafricini* sensu Leschen, 1996, состояние (0) представлено у членов внешней группы и принято за плезиоморфное. Распределение этого признака коррелирует с признаками 88, 89 и 91. Этот признак, введенный Лешеном, удален из данных.
83. **Зубчатость заднего края пятого стернита брюшка.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) встречается у некоторых *Cryptosomatulini*. Признак полиморфен в 33% случаев своего проявления. Зубчатость на последнем стерните брюшка отсутствует у членов внешней группы и поэтому состояние (0) принято за плезиоморфное.
84. **Поверхность пятого стернита брюшка.** (0) неизменная; (1) с длинными хетами и с пунктировкой в виде терки, т.е. имеются поля мелких зубчиков (рис. 20:1); (2) с утолщенными хетами (рис. 22:2). Состояние (2) характерно для *Caenoscelini*, состояние (1) — для *Cryptafricini* sensu Leschen, 1996. Надо отметить, что состояние (1) часто характеризуется развитием более длинных хет на соответствующем стерните, чем состояние (0). Состояние (2) иногда не проявляется у самцов некоторых видов, поэтому в отличие от данных Лешена, значение для *Caenoscelis* изменено на (\*).
- В работе Лешена нет обоснования гомологичности состояний этого признака друг другу. Поэтому при более подробном исследовании может оказаться, что параллелизм между *Caenoscelini* и *Cryptafricini* sensu Leschen, 1996 по этому признаку — артефакт, зависящий от формулировки признака.
- Состояния (1) и (2) отсутствуют у внешней группы и приняты за апоморфные.
85. **Модифицированные дыхальца.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) характеризуется тем, что на седьмом тергите брюшка у *Cryptosomatulini* дыхальца иногда





**Рис. 13.** Ноги Cryptophagidae: 1 — *Antherophagus* sp.; 2 — *Striatocryptus wilkinsoni*; 3 — *Thortus* sp.; 4 — *Neopicrotus peckorum*; 5 — *Cryptafricus leleupi* (по Leschen, 1996); 6 — *Catopochrotus crematogaster*; 7 — *Hypophagus epipedus*.

**Fig. 13.** Legs of Cryptophagidae: 1 — *Antherophagus* sp.; 2 — *Striatocryptus wilkinsoni*; 3 — *Thortus* sp.; 4 — *Neopicrotus peckorum*; 5 — *Cryptafricus leleupi* (after Leschen, 1996); 6 — *Catopochrotus crematogaster*; 7 — *Hypophagus epipedus*.

несут мозоль, покрытую явственной микроскульптурой.

Сходные структуры имеются у некоторых низших Cuscujoidea (Phloeostichidae, Silvanidae), но не представлены у внешней группы, так что высказывается гипотеза о апоморфности состояния (1).

86. **Распределение дыхалец на сегментах брюшка.** (0) имеются на всех семи сегментах; (1) отсутствуют на седьмом; (2) отсутствуют на шестом и седьмом; (3) отсутствуют на пятом — седьмом; (4) отсутствуют на пятом и шестом сегментах. У Cryptosomatulini, Picrotini и Caenoscelini обычно состояние (0), у Cryptophagini встречаются состояния (0), (1), (2). У Нуросоргина — (1) и (4), в остальных трибах Atomariinae — (0), (2), (3). *Serratomaria* полиморфна по этому признаку (1 и 2).

Состояние (0) входит в основной план строения Cryptophagidae, поскольку это состояние обычно встречается у большинства групп надсемейства, включая членов внешней группы. Поэтому состояние (0) принято за плезиоморфное.

87. **Проток сперматеки.** (0) несклеротизованный; (1) склеротизованный. Состояние (1) представлено у некоторых Atomariinae из триб Нуросоргина, Atomariini. Этот признак полиморфен у *Atomaria*.

Состояние (0) представлено у членов внешней группы и высказывается гипотеза о его плезиоморфности.

88. **Брюшной вырост на генитальном чехле самки.** (0) имеется; (1) отсутствует. Состояние (1) отмечено только у трех родов Atomariinae, отсутствует у внешней группы и принято за апоморфное. Наблюдается полная корреляция распределения состояний этого признака и признаков 82, 89, 91. Признак из данных удален, чтобы не дублировать результаты.

89. **Яйцеклад.** (0) хорошо развит; (1) редуцирован. Состояние (1) отмечено только у трех родов Atomariinae, отсутствует у внешней группы и принято за апоморфное. Наблюдается полная корреляция распределения состояний этого признака и признаков 82, 88, 91. Признак из данных удален, чтобы не дублировать результаты.

90. **Ориентация эдеагуса в брюшке.** (0) вертикальная — эдеагус лежит “на боку”; (1) горизонтальная. Состояние (1) встречается среди Cryptophagini (редко — только у *Henoticus*, *Mnionomidius*), Cryptosomatulini, Picrotini и среди всех триб Atomariinae. Признак полиморфен у *Anitamaria*, *Henoticus*, *Micrambina* (Новая Зеландия). *Hypophagus*, *Scytomaria* имеют состояние (0). По сравнению с данными Лешена изменено значение для *Alfieriella* на (1). Состояние (1) полиморфно в 13% случаев своего проявления.

Состояние (0) представлено у членов внешней группы и обозначено как плезиоморфное.

91. **Вершина эндофаллуса.** (0) округленная; (1) с бугорком. Состояние (1) представлено у трех родов Cryptafricini sensu Leschen, 1996. Этот признак коррелирует с целой плеядой признаков (82, 88, 89) — формой последнего стернита брюшка, отсутствием брюшного выроста самки и редукцией яйцеклада у самки.

Состояние (0) представлено у членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.

92. **Выросты тегмена.** (0) выросты тегмена, охватывающие эдеагус, длиннее, чем рукоятка тегмена, образованная из слившихся базальных участков тегмена (рис. 23:2,3); (1) передние выросты тегмена короче, чем вырост, образованный из слившихся базальных частей (рис. 23:1).

Для подавляющего большинства Cryptophaginae характерно состояние (0) (кроме *Striatocryptus*), для Atomariinae более характерно состояние (1) (исключения: *Anitamaria*, *Microphagus*, *Alfieriella*, *Amydropa*, *Scytomaria*). По сравнению с данными Лешена изменены значения для *Anitamaria*, *Microphagus* на (0) (в соответствии с рисунками Leschen, 1996, fig. 104, 107, 114). Значение для *Dernostea* обозначено по работе Сасаджи (Sasaji, 1984).

Состояние (0) представлено у членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.

93. **Сочленение парамер.** (0) свободное, парамеры разделены (рис. 5:6; 23:2,3); (1) парамеры отсутствуют (рис. 23:1); (2) парамеры слиты. Состояние (2) представлено у одного вида *Caenoscelis* (который тем самым полиморфен по этому признаку). У подавляющего большинства Cryptophaginae представлено состояние (0) (кроме одного вида *Caenoscelis* и *Dernostea*). У большинства Atomariinae (кроме *Alfieriella*, *Amydropa*, *Scytomaria*) присутствует состояние (1). Значение для *Dernostea* (1) обозначено по работе Сасаджи (Sasaji, 1984).

У многих Cuscujoidea парамеры разделены (состояние 0), у некоторых низших Cuscujoidea имеется состояние (1), однако у внешней группы оно не отмечено и поэтому высказывается гипотеза о его апоморфности.

94. **Симметрия брюшного выроста на генитальном чехле самца.** (0) симметричный; (1) асимметричный. Состояние (0) обычно у Cryptophaginae, а состояние (1) встречается у некоторых Atomariinae (6 родов, 1 полиморфизм у *Anitamaria*).

Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.

95. **Ширина брюшного выроста на генитальном чехле самца.** (0) узкий; (1) широкий. Состояние (1) редко встреча-

- ется у *Cryptophaginae* (только у некоторых *Caenoscelini*), но обычно у *Atomariinae* (кроме *Cryptafricini sensu Leschen, 1996*, *Hypocoprini*, *Scytomaria*).
- Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
96. **Микроскульптура предщитка.** (0) в виде терки, представлена мельчайшими зубчиками; (1) отсутствует; (2) в виде поперечных гребней (рис. 5:5). У подавляющего большинства *Cryptophaginae* и *Atomariinae* представлено состояние (0), триба *Caenoscelini* характеризуется состоянием (2), в трибах *Hypocoprini*, *Cryptafricini sensu Leschen, 1996* встречается состояние (1). Признак полиморфен у *Anitamaria* (состояния 0,1). *Scytomaria* характеризуется состоянием (2). Состояние (1) полиморфно в 33% случаев своего проявления. Поскольку состояние (0) представлено у внешней группы, высказывается предположение, что состояния (1) и (2) — апоморфии.
97. **Хеты на переднем крае предщитка.** (0) отсутствуют; (1) имеются (рис. 5:4). Состояние (1) представлено у некоторых *Cryptafricini sensu Leschen, 1996* и *Scytomaria*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
98. **Вдавление на надкрыльях.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) встречается у некоторых *Cryptosomatulini*. Представлено в 3 родах, в двух из них полиморфно. Поскольку по этому состоянию отмечено 66% полиморфизмов, он не может считаться ценным диагностическим признаком. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
99. **Ряды точек на надкрыльях.** (0) отсутствуют; (1) имеются. Состояние (1) встречается всего в двух родах *Cryptophagini* — у *Henotiderus* и *Striatocryptus*, причем у *Henotiderus* признак полиморфен. Поскольку это состояние характеризуется 50-процентным уровнем полиморфизмов, признак не может считаться достаточно надежным. Состояние (1) почти не встречается среди низших *Cuscioidea*. Появляясь у *Phalacridae*, немногих *Cryptophagidae*, у следующих за ними в системе семейств этот признак представлен зачастую очень широко. Так, многие *Languriidae*, в отличие от большинства *Cryptophagidae*, имеют явные ряды точек на надкрыльях. Однако есть и *Languriidae* с беспорядочной пунктировкой. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
100. **Вершинная щель на надкрыльях.** (0) имеется; (1) отсутствует. Состояние (1) встречается у *Picrotus*, *Alfieriella*, *Amydropa*. Состояние (0) широко распространено у низших *Cuscioidea*, а состояние (1) часто коррелирует с утратой задних крыльев. Однако корреляция эта не точная, так что этот признак должен использоваться как самостоятельный. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
101. **Эпиплевры.** Этот признак часто использовался для разделения *Cryptophagidae* и *Languriidae* (Sen Gupta, Crowson, 1971), однако он не дает полного различия этих семейств (Любарский, 1992, 1996). По сравнению с данными Лешена значение признака несколько изменено: (0) эпиплевры доходят до заднего края первого стернита брюшка; (1) заходят за задний край первого стернита брюшка. Состояние (1) характерно для родов *Cryptogasterus*, *Microphagus*, а также для *Atomaroides* (изменено по сравнению с данными Лешена). Признак полиморфен у *Antherophagus*, *Tisactia*, *Anitamaria*. Поскольку это состояние характеризуется 50-процентным уровнем полиморфизмов, признак не может считаться достаточно надежным.
- Поскольку у представителей внешней группы представлены оба состояния, полярность признака не определена.
102. **Задние крылья.** (0) имеются; (1) редуцированы или отсутствуют. Состояние (1) встречается у *Mnionomidius*, *Mnioticus* из *Cryptophagini*, у *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, *Caenoscelini*, *Hypocoprini*. Признак полиморфен у *Antherophagus*, *Cryptophagus*, *Henoticus*, *Micrambe*, *Spaniophaeus*, *Caenoscelis*, *Atomaria*. Полиморфность по состоянию (1) — 39%. Редукция задних крыльев встречается во многих родственных семействах, однако непосредственно у членов внешней группы крылья полностью развиты, так что состояние (0) рассматривается как плезiomорфное.
103. **Краевые хеты на костальном крае задних крыльев.** (0) доходят только до уровня RA+ScP жилок; (1) распространены далее этого уровня. Состояние (1) отмечено у *Cryptogasterus*, *Anitamaria* и *Scytomaria*. Состояние (1) не встречается у членов внешней группы и рассматривается как апоморфное.
104. **Участок у основания крыла, покрытый мелкими хетами.** (0) имеется; (1) слабо развит или отсутствует. Состояние (1) представлено у многих *Atomariinae* (кроме почти всех *Atomariini*) и у *Hypocoprus*. Признак полиморфен у *Atomaria*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
105. **Ячейка на задних крыльях.** (0) отсутствует; (1) имеется. Состояние (1) встречается у некоторых *Cryptophagini*. По этому признаку наблюдается полиморфизм у *Striatocryptus*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезiomорфности.
106. **Жилкование задних крыльев.** (0) все жилки развиты; (1)  $MP_3$  отсутствует; (2)  $CuA_{3+4}$  отсутствует; (3)  $MP_3$  и  $CuA_{3+4}$  отсутствуют; (4)  $MP_4+CuA_1$  и  $MP_3$  отсутствуют; (5)  $MP_4+CuA_1$ ,  $MP_3$  и  $CuA_{3+4}$  отсутствуют; (6)  $CuA_{3+4}+AA_{1+2}$ ,  $MP_4+CuA_1$ ,  $MP_3$  и  $CuA_{3+4}$  отсутствуют. Редукции жилок не являются независимыми друг от друга и это позволяет рассматривать этот признак как единый многовариантный признак. В общем можно утверждать, что с уменьшением размера жука растет степень редукции жилкования, но правило это соблюдается не вполне точно. У *Cryptophagini* представлены состояния 0, 1, 2 и 3 (*Striatocryptus*), у *Cryptosomatulini* — 4 и 5, *Hypophagus*, *Caenoscelis* — 6, у *Atomariinae* обычно от 3 до 6 (1 у *Chilatomaria*). Вероятно, в основной план строения входит состояние (0), но у внешней группы этот признак варьирует, так что полярность его не определена.
107. **Формула лапок.** (0) 555 у обоих полов; (1) 554 у самцов, 555 у самок; (2) 444 у обоих полов. Состояние (1) более обычно для *Cryptophaginae*, (0) — для *Atomariinae*. Состояние (2) отмечено у *Atomaroides*, *Cryptafricus*. Полиморфизм по этому признаку (состояния 0,1) отмечен для *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Henoticus*, *Striatocryptus*, *Caenoscelis*. Состояния (0) и (1) (*Hobartius*) встречаются у внешней группы, поэтому полярность признака не определена. Состояние (1) полиморфно в 12% случаев своего проявления.
108. **Членики лапок самца.** (0) с модифицированными хетами; (1) без модифицированных хет. Состояние (0) представлено на передних и средних тазаках. Состояние (1) встречается у некоторых *Cryptafricini sensu Leschen, 1996*, *Hypocoprini*. Состояние (1) не встречается у внешней группы и предполагается апоморфным.
109. **Форма голени.** (0) параллельносторонняя (рис. 5:5; 13:1,2); (1) булавовидная (рис. 13:3,5,6,7). Состояние (1) характерно для *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, *Caenoscelini*. Это состояние встречается также у немногих *Crypto-*

- phagini (*Antherophagus*, *Catopochrotus*), а также *Hypophagus*. Состояние (1) не встречается у внешней группы и предполагается апоморфным.
110. **Апикальный гребень зубцов на голени.** (0) имеется (рис. 13:1,3); (1) отсутствует (рис. 8:4). Состояние (1) имеется у *Striatocryptus*, Нуросорпini, *Cryptafricini sensu Leschen*, 1996, *Scytomaria*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.
111. **Число шпор на голени.** (0) две; (1) одна. Состояние (1) представлено у *Cryptafricini sensu Leschen*, 1996, *Alfieriella*, *Hypocopus*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.
112. **Членики лапок.** (0) со слабыми лопастями или без лопастей; (1) с явственными лопастями. Состояние (1) имеется у *Telmatophilus* и некоторых *Atomariini*. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.
113. **Питание.** (0) споры и гифы грибов; (1) пыльца; (2) сапрофагия; (3) споры папоротников. Состояние (1) отмечено для *Antherophagus*, *Telmatophilus*, некоторых *Atomariinae*. Состояние (3) отмечено для *Cryptothelypterus*. Для одного вида *Atomaria* известна фитофагия (*Atomaria linearis* Stephens, 1830). Состояние (0) характерно для членов внешней группы и рассматривается как плезиоморфное.
114. **Обитание.** (0) свободное или в птичьих гнездах, норах млекопитающих, преимущественно грызунов; (1) в гнездах пчел, шмелей и ос; (2) в гнездах муравьев; (3) в гнездах термитов. Для большинства *Cryptophagidae* характерно состояние (0), однако среди *Cryptophagini*, *Atomariini* встречаются остальные состояния. Полиморфизм наблюдается у *Cryptophagus* (0,1), *Spaniophaeus* (0,2,3). Состояния 1–3 не встречаются у членов внешней группы и обозначены как апоморфные. Нижеследующие признаки введены в дополнение к использованным у Лешена (1996).
115. **Поперечность переднеспинки.** (0) значительно поперечная; (1) почти квадратная. Состояние (1) встречается у *Cryptophagus*, *Hypophagus*, *Atomaria*, *Cryptafricus* и всех Нуросорпini. 28% полиморфий по этому признаку делают его не слишком надежным. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.
116. **Соотношение длины заднегруди и первого стернита брюшка.** (0) заднегрудь более чем в 1,5 раза длиннее первого стернита брюшка; (1) заднегрудь едва длиннее первого стернита брюшка. Состояние (1) представлено у некоторых *Cryptophagini*, *Cryptosomatulini*, *Caenoscelini*, Нуросорпini. Степень полиморфизма достигает 20%. Состояние (0) присутствует у внешней группы и высказывается предположение о его плезиоморфности.
117. **Расстояние между усиками.** (0) расстояние между основаниями усиков больше, чем от основания усика до границы глаза; (1) усики сближены, расстояние между ними меньше, чем до глаза. Этот признак долгое время использовался для различения подсемейств *Cryptophagidae*. Однако он не может выполнять эту роль, поскольку состояние (1) присуще немногим *Cryptophaginae* (в том числе всем *Caenoscelini*) и *Atomaria*. Поэтому признак был отвергнут в качестве ценного при

диагностике подсемейств и Лешен вообще исключил его из морфологического анализа родов. Однако этот признак остается полезным при различении триб *Cryptophagidae*.

Полярность признака не определена. Состояние (1) полиморфно в 12% случаев своего проявления.

118. **Форма вершины выроста переднегруди.** (0) округленная; (1) прямая; (2) остроугольная; (3) тупоугольная; (4) с выемкой посередине. В обоих подсемействах встречаются состояния (0, 1, 2, 3), состояние (4) имеется только среди *Atomariinae*. Признак полиморфен у *Atomaria* (состояния 1,4). Полярность признака не определена.

## 1.2. Полиморфность признаков и их значение для диагностики

В заключение описания признаков рассмотрим число полиморфизмов по различным признакам (табл. 4). По абсолютному числу полиморфизмов (т.е. общему числу полиморфизмов, зарегистрированных для данного признака) наиболее полиморфными оказываются признаки 102, 68, 65, 107, 79, 70, 69, 34 (редукция задних крыльев, продольная линия на заднегруди, ширина выроста среднегруди, формула лапок, протоки желез на первом стерните брюшка и позади средних тазиков, а также ямка на заднегруди и строение бокового края переднеспинки).

Низкое абсолютное число полиморфизмов еще недостаточно для суждения о малой ценности признака для диагностики. Ведь абсолютное число полиморфизмов может быть невелико, но сам признак, по которому рассматривается полиморфизм состояний, может быть редким, встречающимся не на всем разнообразии семейства. Для выяснения диагностической ценности признака поэтому используется относительный полиморфизм признаков (т.е. число полиморфизмов по данному признаку, отнесенное к общему числу проявлений данного признака).

При описании конкретных признаков отмечены случаи высокого относительного полиморфизма признаков, когда признак оказывается полиморфным более чем в половине случаев своего проявления. Эти наименее устойчивые и наименее полезные в диагностическом отношении признаки (поскольку в этих случаях некое состояние признака всегда или почти всегда оказывается полиморфным и потому не может считаться постоянной характеристикой таксо-

Табл. 4. Число полиморфизмов для различных признаков *Cryptophagidae*.

Table 4. The number of polymorphisms for different characters of *Cryptophagidae*.

Номер признака	1	2	4	10	15	17	18	19	21	23	24	28	31	32	34	37	39	40	41	42	44	49	51	52	53	54	57	60	62	65	67	68	69
Число полиморфизмов	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	3	1	4	2	4	3	2	2	3	1	1	1	2	1	1	1	2	2	1	6	2	6	4
Номер признака	70	71	73	75	78	79	83	86	87	90	93	94	96	98	99	100	102	104	105	106	107	114	115	116	117	118							
Число полиморфизмов	4	1	3	2	1	4	1	1	1	3	1	1	1	2	1	2	7	1	1	1	5	2	2	2	1	1							

на) не совпадают с указанными выше признаками с максимальным абсолютным количеством полиморфизмов.

Показатель относительного полиморфизма признаков указывает на ценность признака для диагностики на данном таксономическом уровне. При высокой степени относительного полиморфизма признаков на родовом уровне этот признак может оказаться ценным устойчивым признаком на видовом уровне. Однако возможна ситуация, когда полиморфный на данном и даже ниже лежащих уровнях признак окажется ценным при рассмотрении более высокого таксономического уровня. Это произойдет, если окажется, что на более высоком уровне для данной группы организмов характерны определенные состояния полиморфного признака, а в соседних группах более обычны другие состояния.

Наименее надежным на родовом уровне рассмотрения оказывается признак 75 (форма метэпимер) (100-процентный полиморфизм, т.е. в каких бы родах признак ни появлялся, он всегда оказывается полиморфным, имеется у одних видов и отсутствует у других), далее по числу полиморфизмов следуют признаки с 66-процентным полиморфизмом — 41 и 98 (сре-

динная складка переднеспинки и вдавление на надкрыльях). 50% полиморфизмов у признаков 67, 99, 101 — шишка на заднегруди, ряды точек на надкрыльях и длина эпиплевр. Все эти признаки в силу высокого уровня полиморфизмов обладают очень малой надежностью при решении вопросов о таксономической принадлежности таксона. Замечу, что последний признак (101) используется для различения семейств *Cryptophagidae* и *Languriidae*; критика этой точки зрения дана в (Любарский, 1996).

Полиморфностью выше 33% (и ниже 50) обладают признаки 32, 83, 96 и 102 (вырезка переднего края переднеспинки, зубчатость пятого стернита, микроскульптура предщитка, редукция задних крыльев). Этими признаками можно пользоваться лишь в совокупности с другими, которые могут подтвердить указания перечисленных признаков. Наконец, большое количество признаков имеет полиморфность выше 20% (и менее 33): 19, 23, 24, 31, 34, 40, 69, 70, 73, 78 и 115. Указания этих признаков также требуют подтверждения и проверки. Ниже 20% полиморфность следующих признаков: 2, 4, 15, 39, 42, 49, 53, 60, 68, 79, 90, 107, 117.

## Глава II. Кладистический анализ

### 2.1. Обсуждение кладистической системы *Cryptophagidae*

В основных своих чертах структура клад *Cryptophagidae* достаточно устойчива и варьирует в довольно незначительных пределах. Несмотря на то, что более 10% значений признаков (по сравнению с данными Лешена) были изменены (см. гл. I), а данные были обчислены с помощью различных версий программы PAUP (PAUP 3.1.1 (Swofford, 1993) — у Лешена; эта версия основана (Swofford, 1991) на анализе трансформационных серий Мицкевич (Mickevich, 1982) и методе оптимизации Фитча (Fitch, 1971); PAUP 2.4.1. — в данной работе), структура клад семейства *Cryptophagidae* (рис. 19; 23) в общих чертах соответствует результатам, полученным Лешеном (Leschen, 1996) (рис. 2). Это свидетельствует о том, что для анализа взята достаточно представительная совокупность признаков, которые хорошо описывают структуру таксономического разнообразия.

Надо заметить, что деревья, полученные в результате кладистического анализа, варьируют в зависимости от использования различных установок, применяемых в кладистических программах (задание признаков ординированных и неординированных; применение последовательного взвешивания признаков (successive approximations character weighting); предположение о большем числе реверсий или, напротив, параллелизмов; выбор для анализа различного количества исходных деревьев и т.д.). В целом основная структура кладограммы (рис. 14; 18) не очень сильно изменялась в зависимости от использованных параметров (конкретные направления изменения структуры деревьев будут рассмотрены ниже). После анализа деревьев, полученных с использованием разных параметров, в качестве основного дерева в данной работе принято строгая согласованная кладограмма неординированных признаков с предположением о большем числе реверсий, чем параллелизмов.

На рис. 14, 18 изображена кладограмма, полученная в результате кладистического анализа признаков, показанных на табл. 3. Рассмотрим последовательно группы, выявленные кладистическим анализом семейства.

#### 2.1.1. Устойчивые группы родов в кладограмме

Несмотря на общее сходство деревьев даже в общей структуре клад произошли некоторые

изменения, которые будут описаны ниже. Что же касается более мелких деталей на уровне выделяемых совокупностей терминальных таксонов, то в разных кладах *Cryptophagidae* они весьма вариабельны. Имеются группы родов, отношения которых практически не изменяются при использовании различных упомянутых выше установок кладистической программы, но есть и такие участки кладограммы, где отношения терминальных таксонов неустойчивы и результат в значительной степени зависит от выбора условий обработки данных в кладистической программе. Логично предположить, что наиболее устойчивые группы являются более естественными, чем менее устойчивые группировки терминальных таксонов. Ниже мы рассмотрим устойчивые группировки таксонов, указав синапоморфии, их выделяющие.

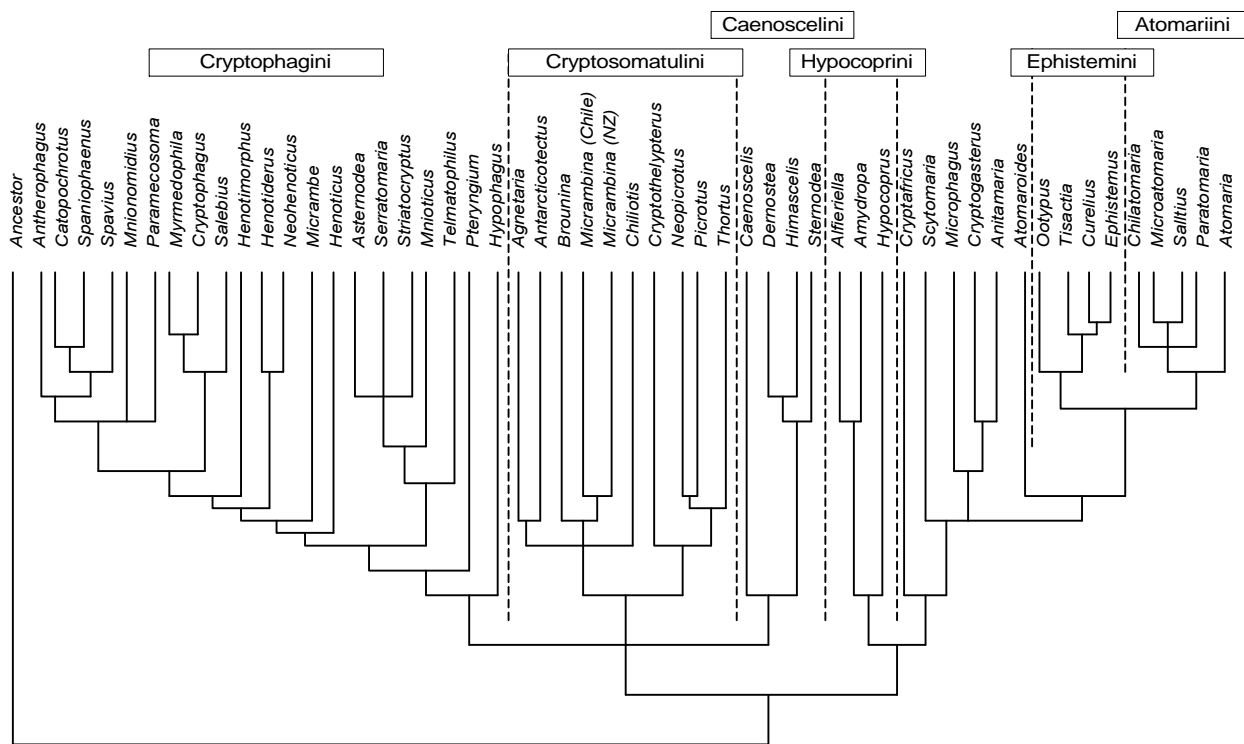
Кладограмма подсемейства *Cryptophaginae* изображена на рис. 15 и 16: на рис. 15 — прикорневые клады, на рис. 16 — вершинная клада. Теперь рассмотрим выделяющиеся устойчивые группы родов в этих кладах.

Группа ((*Dernostea*—*Himascelis*) *Sternodea*) *Caenoscelis* располагается у корня дерева (рис. 15). Это чрезвычайно устойчивая монофилетическая группа, выделяемая во всех деревьях. Внутренняя структура этой группы, которой в системе Лешена придается ранг трибы *Caenoscelini*, также весьма устойчива.

В некоторых деревьях *Caenoscelini* являются сестринским таксоном к *Picrotini* или ко всем *Cryptosomatulini* (некоторые из этих вариантов подробно обсуждаются в работе Leschen, 1996). Но положение их в качестве самостоятельной клады более обоснованно.

Апоморфии *Caenoscelini* многочисленны и хорошо обосновывают эту группу. Две синапоморфии охватывают всех членов клады и являются уникальными на всем разнообразии, представленном в семействе: зубчатость на внутренней лопасти мандибулы (11–1) и поверхность пятого стернита брюшка, несущая утолщенные хеты (84–2). Семь синапоморфий представляют собой гомоплазии, т.е. данное состояние признака встречается и в других кладах, относящихся к тому же подсемейству. Это синапоморфии 16–1, 22–1, 77–1, 96–2, 102–1, 117–1, 118–0, часть из них охватывает всех членов клады. Имеется еще три синапоморфии (13–1, 17–1, 42–1), которые гомопластичны с кладами, относящимися к другому подсемейству. Всего триба характеризуется двенадцатью синапоморфиями.

Следующая клада по системе Лешена — *Cryptosomatulini*. Эта группа южных *Crypto-*



**Рис. 14.** Кладограмма родов семейства Cryptophagidae. Пунктирные линии обозначают границы крупных таксономических выделов. Сверху указаны традиционные названия триб.

**Fig. 14.** Cladogram of genera of Cryptophagidae. Dash lines show boundaries between major taxonomic groupings. Top, the traditional names of tribes.

phaginae почти не имеет в своем составе устойчивых совокупностей терминальных таксонов. Единственным исключением являются Picrotini (*Neopicrotus*—*Picrotus*) *Thortus*.

В целом кладиственная структура Cryptosomatulini очень неустойчива. Неустойчиво также и положение этой клады в структуре семейства. Обычно Cryptosomatulini составляют отдельную монофилетическую группу, но иногда они объединяются с Caenoscelini в общую кладу; изредка они распадаются на несколько независимых ветвей. Помимо этого, в некоторых деревьях Cryptosomatulini являются сестринской группой по отношению ко всем остальным представителям семейства, то есть выступают как отдельное подсемейство.

В соответствии с результатами, полученными в данной работе (рис. 15), можно выделить три монофилетических группы: 1. (*Agnetaria*, *Brounina*, *Chilotis* etc.); 2. монотипическая группа, содержащая лишь один род *Cryptothelypteris*; и 3. (*Neopicrotus*—*Picrotus*) *Thortus* (Picrotini по: Crowson, 1980). Эти три клады составляют вместе одну монофилетическую группу, которую Лешен и называет трибой Cryptosomatulini.

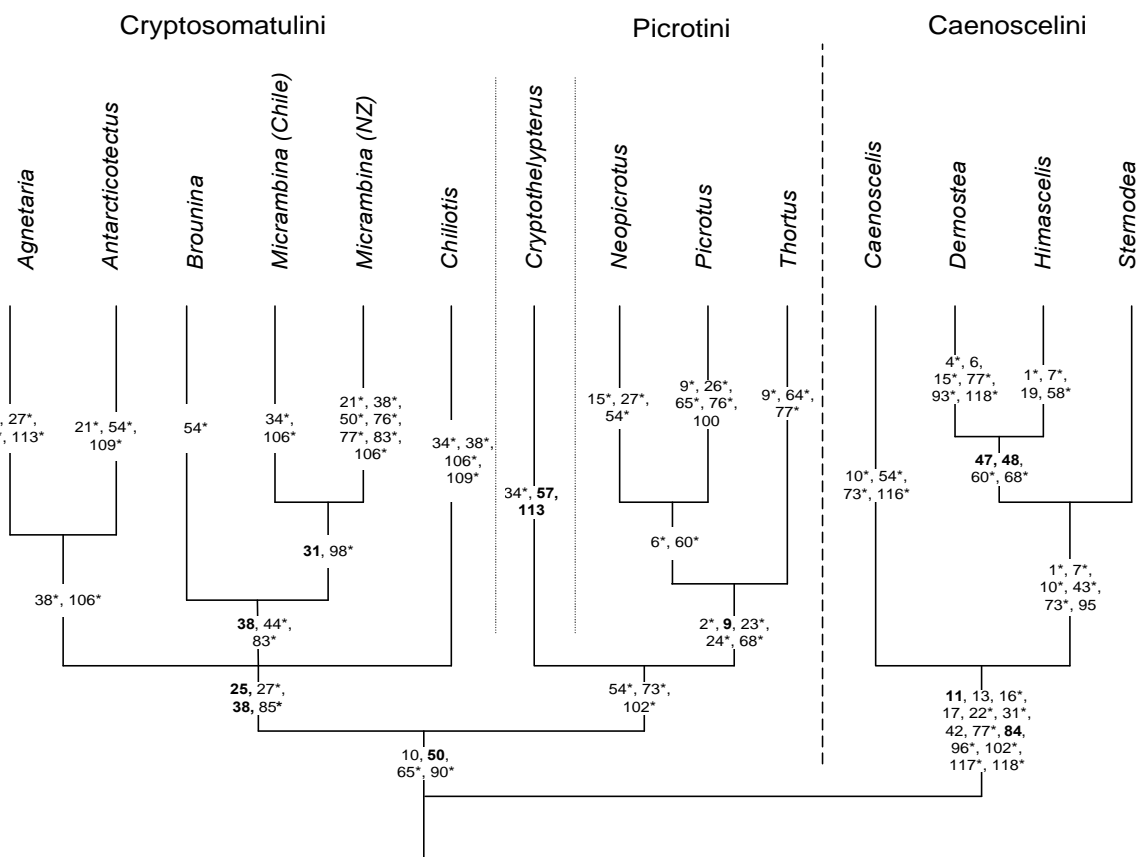
Cryptosomatulini в широком смысле, объединяющие все три перечисленные выше клады, выделяются по следующим синапоморфиям, каждая из которых охватывает всех членов клады (рис. 15): 10—2 (два зубца на дорзальной

поверхности правой мандибулы); 50—1 (наличие микротрубочек); 65—3 (относительная ширина выроста среднегруди); 90—1 (горизонтальная ориентация эдеагуса в брюшке). Единственный негомонастичный признак (50—1) требует дальнейшего изучения и, возможно, его придется переформулировать (см. гл. I).

Таким образом, эта клада выделяется по небольшому числу признаков, в то время как большинство триб Cryptophagidae значительно лучше обоснованы. Возможно, для более подробного изучения этой клады потребуются привлечь новые материалы, что затруднительно, учитывая редкость представителей трибы и их распространение (южное полушарие).

В эту кладу, как уже указывалось, входит три клады более низкого порядка. Рассмотрим их последовательно. Cryptosomatulini в тесном смысле (без Picrotini и *Cryptothelypteris*) выделяются по четырем синапоморфиям, две из которых гомонастичны (рис. 15): 25—1 (височный гребень), 27—1\* (сужение головы позади глаз), 38—1,2 (наличие вдавлений на основании переднеспинки), 85—1\* (наличие модифицированных дыхалец). Наличие височного гребня (25—1) у членов этой клады уникально на всем разнообразии семейства и охватывает всех членов клады (Cryptosomatulini в тесном смысле).

*Cryptothelypteris* выделяется по трем аутопоморфиям: 34—4\*, 57—0, 113—3.



**Рис. 15.** Кладограмма родов двух базальных клад подсемейства Cryptophaginae — Cryptosomatulini и Caenoscelini (дерево с указанием синапоморфий). Жирный шрифт обозначает уникальную синапоморфию на всем разнообразии; (\*) — обозначает гомоплазию в пределах своего подсемейства; простой шрифт без (\*) — гомоплазию в пределах другого подсемейства.

**Fig. 15.** Cladogram of genera of the two basal clades of the subfamily Cryptophaginae, Cryptosomatulini and Caenoscelini (the tree with synapomorphies). Boldened are synapomorphies unique within the entire diversity; (\*) — homoplasy within a subfamily normal font without (\*) — homoplasy in another subfamily.

Picrotini выделяются по пяти синапоморфиям: 2—1\*, 9—1, 23—1\*, 24—1\*, 68—1\*, из которых только особое устройство сочленения усика с головой дает негомопластичный признак.

В целом все подразделения внутри клады Cryptosomatulini являются не слишком надежными (за исключением, возможно, Picrotini). Вся клада Cryptosomatulini в целом выделяется довольно отчетливо, хотя ее обоснование и требует дальнейшего изучения.

Можно выделить признаки, хорошо различающие роды клады, т.е. наиболее диагностически ценные признаки для данной клады. Для клады Caenoscelini и Cryptosomatulini это признаки 38 (вдавление на переднеспинке), 54 (протоки микрожелез на простернуме), 106 (степень редукции жилкования крыльев).

На вершине дерева подсемейства находятся Cryptophagini (рис. 16). Внутри этой крупной клады выделяется несколько устойчивых групп.

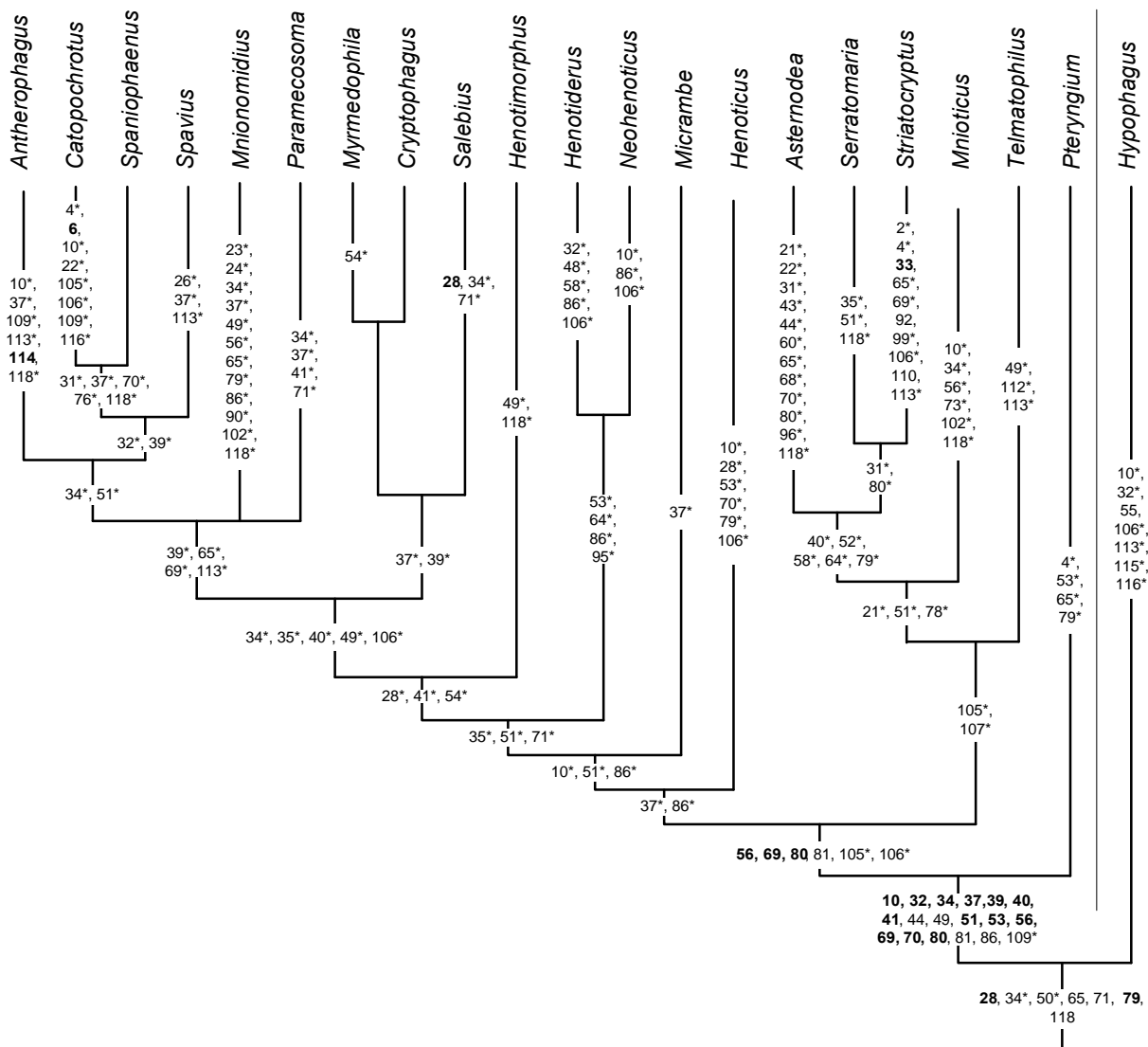
(*Catopochrotus—Spaniophaeus*) *Spavius* является устойчиво выделяемой монофилетической группой. Достаточно устойчиво и ее окружение: обычно в качестве сестринской группы выделяется

*Antherophagus*. По-разному группируются вокруг роды *Mnionomidius* и *Paramecosoma*.

Чрезвычайно устойчиво выделяется группа (*Myrmedophila—Cryptophagus*) *Salebius*. В большинстве деревьев она является сестринской ко всей совокупности перечисленных выше родов. Все эти роды, группирующиеся вокруг устойчивых групп (*Catopochrotus—Spaniophaeus*) *Spavius* и (*Myrmedophila—Cryptophagus*) *Salebius*, вместе с родом *Henotimorphus*, образуют монофилетическую группу (группа *Cryptophagus*).

К этой группе примыкает еще одна устойчивая группа родов — *Henotiderus—Neohenoticus*. Она является сестринской к уже рассмотренным родам. В различном отношении к ней стоят роды *Micrambe*, *Henoticus*. Иногда они составляют с ней монофилетическую группу, иногда — сестринские группы ко всей рассмотренной совокупности родов.

Отношения родов в рассмотренном участке кладограммы довольно запутаны, и роды, считавшиеся долгое время весьма близкими (например, *Cryptophagus—Micrambe*) и даже синонимичными (во многих работах последних лет



**Рис. 16.** Кладограмма родов вершинной кледы подсемейства Cryptophaginae — Cryptophagini (дерево с указанием синапоморфий). Обозначения как на рис. 15.

**Fig. 16.** Cladogram of genera of the apical clad of the subfamily Cryptophaginae, Cryptophagini (tree with synapomorphies). Designations as in fig. 15.

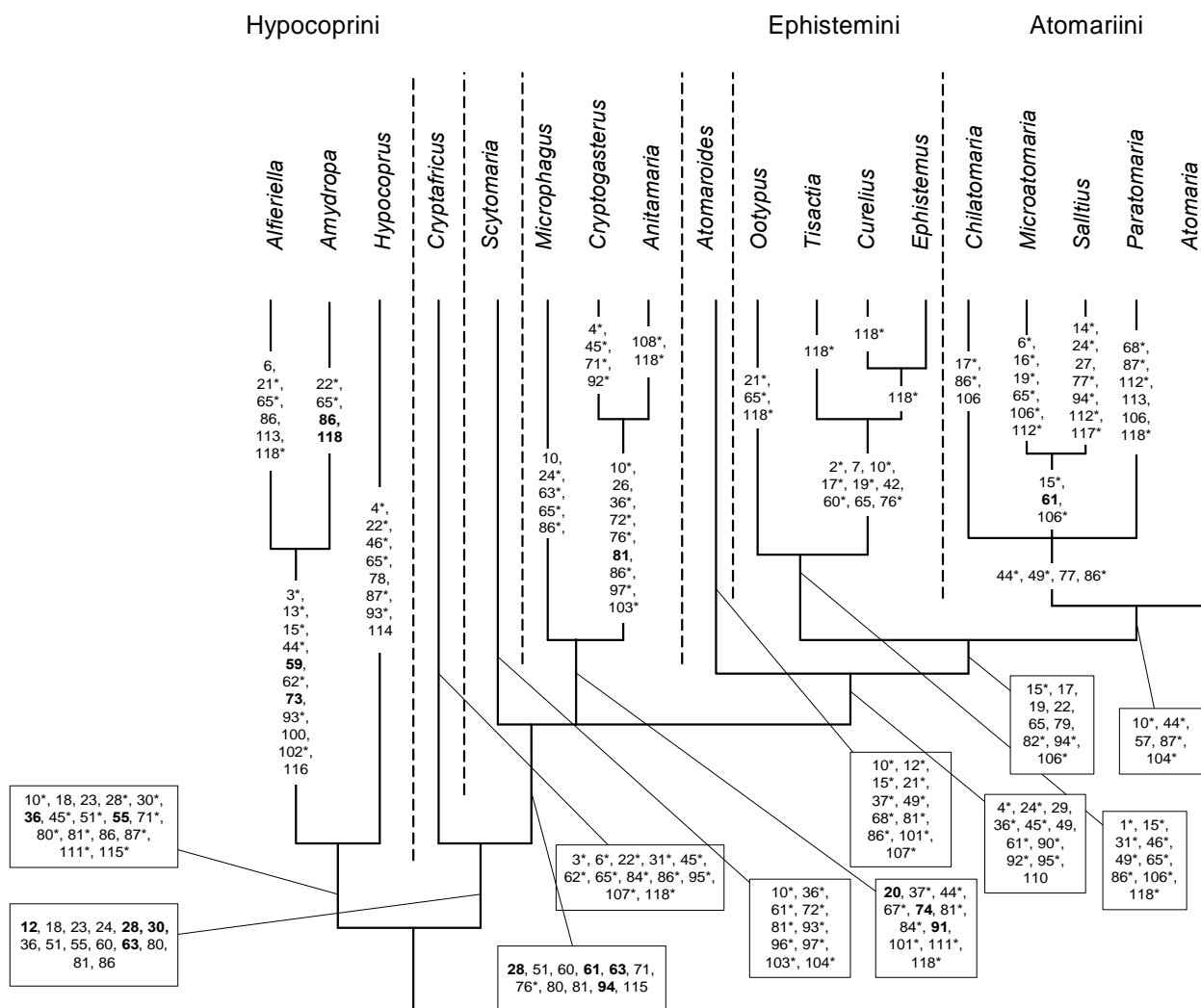
*Micrambe* рассматривался как подрод *Cryptophagus*), оказываются сравнительно далеко друг от друга расположенными. Род *Cryptophagus* (и в меньшей степени *Micrambe*) очень полиморфен и не выделяется ни одной синапоморфией. Изменчивость признаков *Cryptophagus* значительно превосходит изменчивость других родов подсемейства, так что Leschen (1996:575) даже сомневается в том, что все виды этого рода могут быть объединены в один таксон.

Другая крупная монофилетическая группа в составе трибы Cryptophagini группируется вокруг устойчивой совокупности родов *Serratomaria*—*Striatocryptus*. Структура этой группы варьирует весьма значительно. Сестринской группой к *Serratomaria*—*Striatocryptus* обычно является *Asternodea*, к которым в качестве сестринских групп примыкают *Mnioticus*, *Telmatophilus*, *Pteryngium*, но иногда *Pteryngium* добавля-

ется как сестринская группа ко всей совокупности рассмотренных Cryptophagini.

Лешен выделил в Cryptophagini две группы — группу *Cryptophagus* и группу *Henoticus*. Первая из них может быть распознана по характерным утолщениям передних углов переднеспинки, свойственным многим входящим в нее родам, вторая — по мелкой зубчатости на боковом крае переднеспинки. Однако это деление скорее напоминает деление на биоморфы (Любарский, 1996: 257), а не на таксоны. Подобные группы выделялись в некоторых деревьях и в данном исследовании, но число таких деревьев было сравнительно небольшим. Вместо этого наблюдалась другая картина. Ядром группы родов, которые у Лешена входили в “группу *Henoticus*”, является устойчивая группа *Serratomaria*—*Striatocryptus*, а сам род *Henoticus* оказался членом “группы *Cryptophagus*”.





**Рис. 17.** Кладограмма родов подсемейства Atomariinae (дерево с указанием синапоморфий). Обозначения как на рис. 15.  
**Fig. 17.** Cladogram of genera of the subfamily Atomariinae (tree with synapomorphies). Designations as in fig. 15.

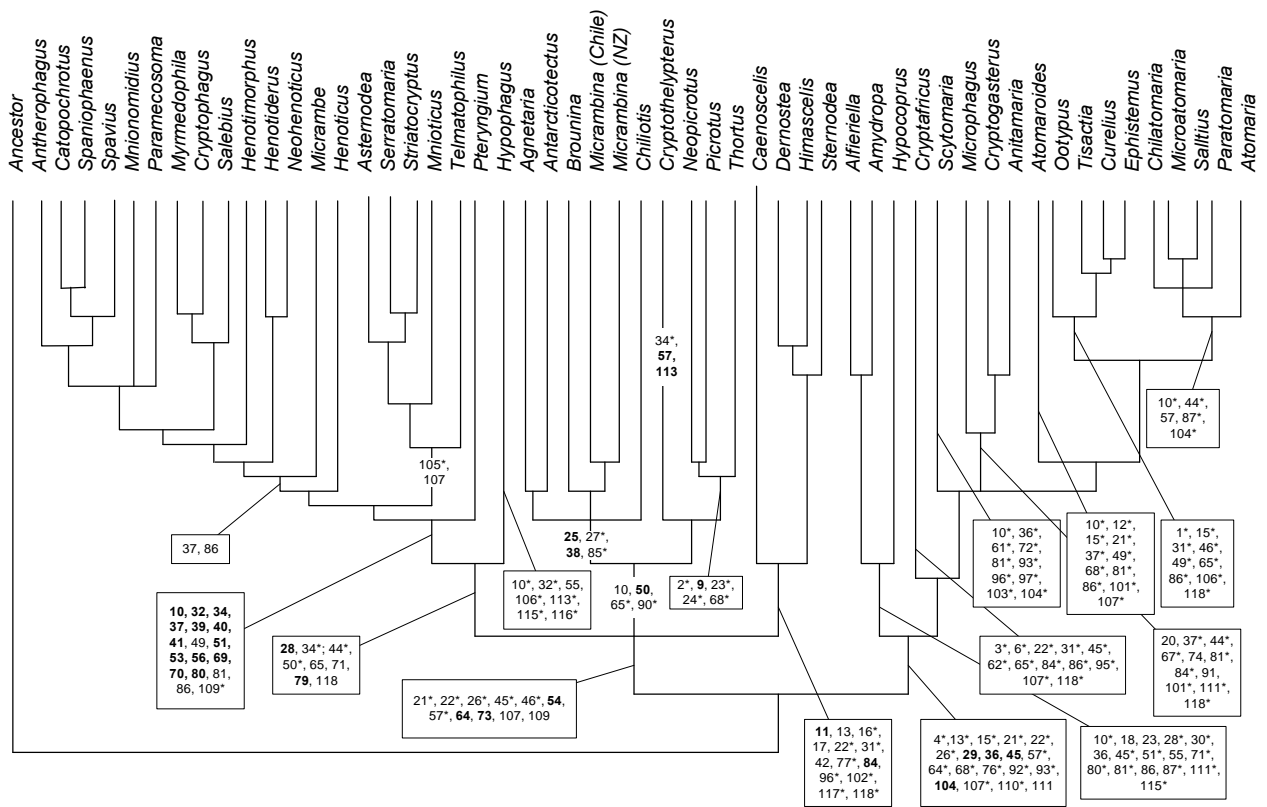
Из крупных подразделений клады самым обоснованным является узел, объединяющий всех членов клады, кроме рода *Pteryngium*. Это указывает на обособленное положение этого рода в структуре клады.

В целом можно утверждать, что кладистическая структура Cryptophagini выражена достаточно отчетливо, но не слишком устойчива и требует нахождения нового уровня признаков, которые позволили бы разрешить эту структуру более надежно.

Апоморфии Cryptophagini достаточно многочисленны, причем из 18 синапоморфий только две гомопластичны и 13 являются уникальными на всем разнообразии семейства. Все остальные выделены внутри трибы (исключая некоторые терминальные группы) обосновываются значительно меньшим числом синапоморфий (3–5).

Триба Cryptophagini выделяется по следующим основным синапоморфиям: различные детали строения бокового края и основания переднеспинки, наличие зарубки на наружной стороне тазиковой впадины (44–0), протоки желез на выросте переднегруди (56–1), наличие ямок на заднегруди позади средних тазиков (69), протоков желез на среднегруди (70), наличие двух протоков желез на боковом крае каждого вентрита брюшка (80–2).

Указанные выше две крупные монофилетические группы собственно и составляют Cryptophagini. Сестринской к ней группой является род *Hypophagus*. Leschen (1996) неверно отнес его к Hypocoprini, которые относятся к другому подсемейству — Atomariinae. *Hypophagus* является сестринской группой ко всей трибе Cryptophagini и составляет вместе с Cryptophagini монофилетическую группу.



**Рис. 18.** Кладограмма родов сем. Скрытофагидае (строгое согласованное дерево с указанием синапоморфий основных ветвлений). Обозначения как на рис. 15.

**Fig. 18.** Cladogram of genera of the family Cryptophagidae (strict-consensus tree with synapomorphies of main branches). Designations as in fig. 15.

*Нурофагус* выделяется по 7 синапоморфиям, из которых 6 являются гомоплазиями. Вся клада, включающая Скрытофагини и *Нурофагус*, выделяется по 6 синапоморфиям, из которых гомоплазией является только 1.

Роды внутри этой клады (Скрытофагини и *Нурофагус*) наиболее часто различаются по различным состояниям следующих полиморфных признаков: число зубцов на дорзальной поверхности правой мандибулы (10), форма передних углов переднеспинки (37), форма вершины выроста переднегруди (118), жилкование задних крыльев (106), распределение дыхалец на сегментах брюшка (86), форма бокового края переднеспинки (34), протоки желез на боковом крае переднеспинки (51).

Во втором подсемействе — Атомариинэ — у корня (рис. 17) находится устойчивая группа родов *Нуропопрус* (*Алфериелла*—*Амидропа*). В некоторых конкретных деревьях *Нуропопрус* является сестринской группой ко всем прочим Атомариинэ, однако более обычен вариант, указанный выше. Клада *Нуропопрус* (*Алфериелла*—*Амидропа*) выделяется по 16 синапоморфиям, из которых 2 уникальны на всем разнообразии семейства и 11 являются гомоплазиями. В целом вся клада выделяется достаточно устойчиво.

В системе Лешена следующая группа — Скрытофрини, включающая 4 рода. Однако введение в анализ рода *Скитомария* изменило структуру кладограммы, так что Скрытофрини не являются больше монофилетической группой. Сначала отделяется род *Скрытофринус*, выделяемый по 12 гомопластичным синапоморфиям. Затем в согласованном дереве следует политомия. Выделяется род *Скитомария* по 10 гомоплазиям, а за этим родом — остальные члены Скрытофрини sensu Leschen, выделяемые по 11 синапоморфиям, из которых 8 — гомоплазии, и все остальные Атомариинэ. Эта последовательность ветвления кладограммы весьма устойчива. В некоторых деревьях *Скитомария* отходит вслед за остальными членами Скрытофрини sensu Leschen (кроме *Скрытофринус*), и однозначно решить проблему последовательного ответвления клад не удастся. В дальнейшем изложении (вплоть до гл. IV, где будут обсуждаться ранги, которые следует присвоить группам, которые выделяются кладистическим анализом), будем именовать соответствующие клады “Скитомариини” и “Микрофагини”.

Следующую кладу образует род *Атомариоидес*, выделяемый по 11 гомоплазиям. Положение этого рода является достаточно устойчивым, хотя иредка он входит в состав Скрытофрини.

На вершине клады рассматриваемого подсемейства находятся две сестринские группы *Ephistemini* и *Atomariini* s.str. *Ephistemini* — устойчивая группа, ядром ее являются роды (*Curelius—Ephistemus*) *Tisactia*. *Ephistemini* выделяются по 9 гомоплазиям.

Структура группы *Atomariini* s.str. слегка варьирует. Наиболее устойчивой является группа родов *Salitius—Microatomaria*, а также положение рода *Atomaria* как сестринской группы ко всем остальным *Atomariini* s.str. Однако на некоторых деревьях выделяется группа (*Chilatomaria—Microatomaria*) *Salitius*, а род *Atomaria* помещается среди *Ephistemini*. В этом случае *Ephistemini* s.str. не являются монофилетической группой. Однако на большинстве деревьев клады *Ephistemini* и *Atomariini* s.str. являются сестринскими монофилетическими группами. *Atomariini* s.str. выделяются по пяти синапоморфиям, четыре из которых гомопластичны.

Среди *Atomariini* признаками, которые наиболее часто дают синапоморфии для различения родов, являются следующие: относительная ширина выроста среднегруди (65), распределение дыхалец на сегментах брюшка (86), форма вершины выроста переднегруди (118), жилкование задних крыльев (106), представленность канта на боковых краях переднеспинки (36).

В целом на всем разнообразии семейства наиболее значимые диагностические признаки следующие (рис. 20; 21; 22; 23): распределение дыхалец на сегментах брюшка (86), жилкование задних крыльев (106), форма вершины выроста переднегруди (118). Все это полиморфные признаки, которые наиболее детально описывают взаимоотношения между родами.

### 2.1.2. Свойства кладограммы и ее устойчивость

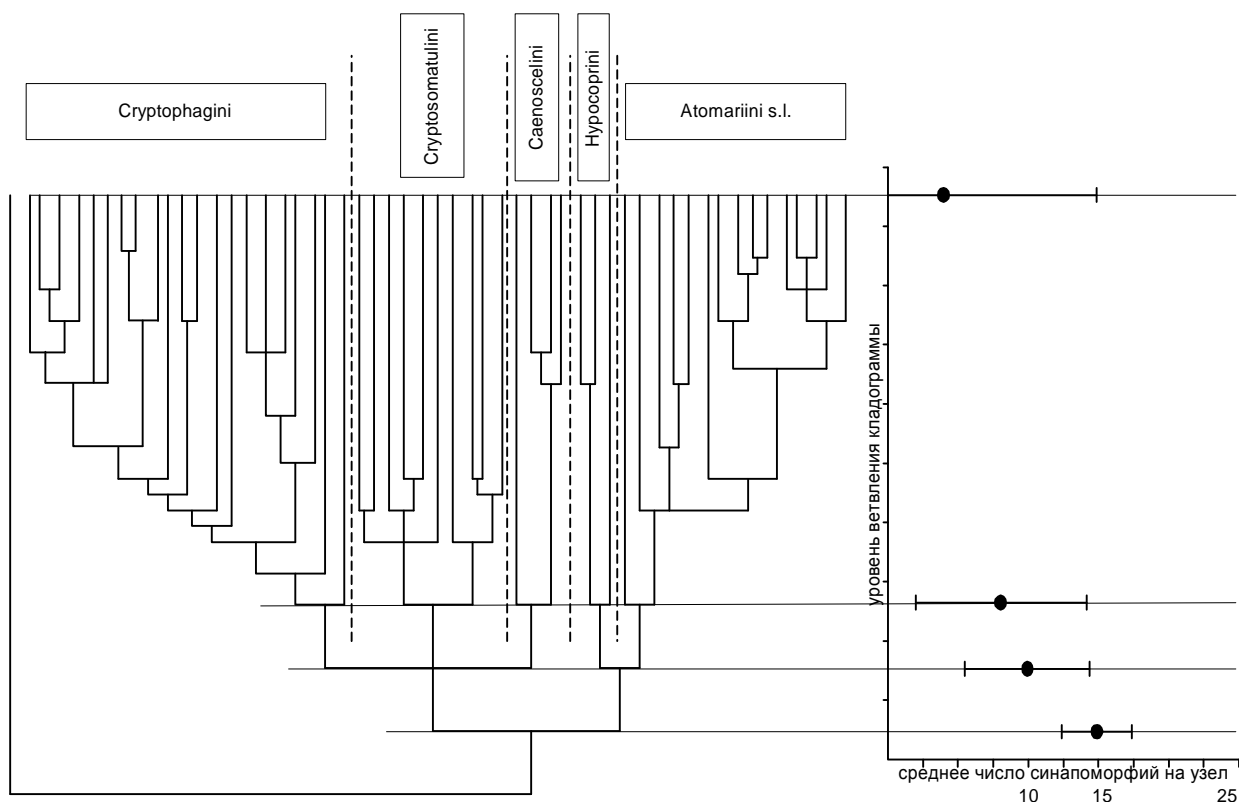
Интересно, что классификация самих признаков, как она выстраивается по результатам данной работы, полностью соответствует линнеевской классификации признаков. Среди признаков можно прежде всего выделить те, которые выявлены для анализа всей родовой структуры. Это те признаки, которые описаны в главе 2 и в закодированном виде внесены в таблицу данных. Т.е. список состояний признаков, характеризующих терминальную группу, является по сути дела таксономическим описанием. Вся совокупность таксономических признаков, по Линнею (1989), называется естественными признаками. Далее, можно выделить для каждого таксона признаки, составляющие его синапоморфии, так что список синапоморфий узлов кладограммы является диагнозом соответствующих узлам таксонов.

Сходная категория признаков у Линнея называется существенными признаками: это признаки, различающие таксоны между собой в естественной системе. Наконец, для построения ключа используется третья категория выделяемых Линнеем признаков. Эти признаки входят в совокупность естественных признаков, но могут отличаться от существенных (=диагностических) признаков, поскольку должны включать, в отличие от последних, всех представителей данного таксона. Искусственные признаки различают таксоны в искусственной системе; их использование определяет внешняя по отношению к самой таксономической системе цель — построение определительной таблицы.

При этом описания, конечно, остаются постоянными, а вот диагнозы групп оказываются весьма неустойчивыми. Даже при незначительных изменениях структуры дерева диагнозы многих групп меняются кардинальным образом, хотя состав и структура этих групп могут оставаться постоянными. Тем самым список синапоморфий (=диагностические признаки, дифференциальные признаки) неустойчив и плохо характеризует группу. Этот результат является вполне ожидаемым и тривиальным, исходя из общих соображений (множество возможных деревьев, построенных исходя из одной таблицы данных, т.е. одной совокупности описаний), но в практической работе систематиков часто бытует противоположное мнение, поэтому и важно подчеркнуть этот результат.

Тривиальным является утверждение, что состав синапоморфий данной клады определяется структурой кладограммы. В самом деле, в зависимости от расположения клад меняются сестринские группы, которые и определяют состав синапоморфий. Это тривиальное обстоятельство можно сформулировать иначе: устойчивой является общая система группы, а диагнозы конкретных групп зависят от нее и достаточно изменчивы. Диагностические признаки, свойственные данному таксону, могут целиком смениться, а объем таксона и общее положение его в системе останутся прежним. Этот тривиальный кладистический результат является перифразой известного положения Линнея (не признаки определяют род, а род определяет признаки).

Можно высказать несколько утверждений относительно свойств кладограммы, указывающих на ее устойчивость (и в этом смысле — на “естественность”, т.е. сходство структуры кладограммы и эволюционного паттерна). Выявление таких сходств полезно при оценке различных кладограмм и выборе результирующего дерева.



**Рис. 19.** Динамика среднего числа синапоморфий, приходящихся на узел кладограммы, по уровням ветвления кладограммы. На графике среднего числа синапоморфий обозначено среднее квадратичное отклонение ( $\sigma$ ).

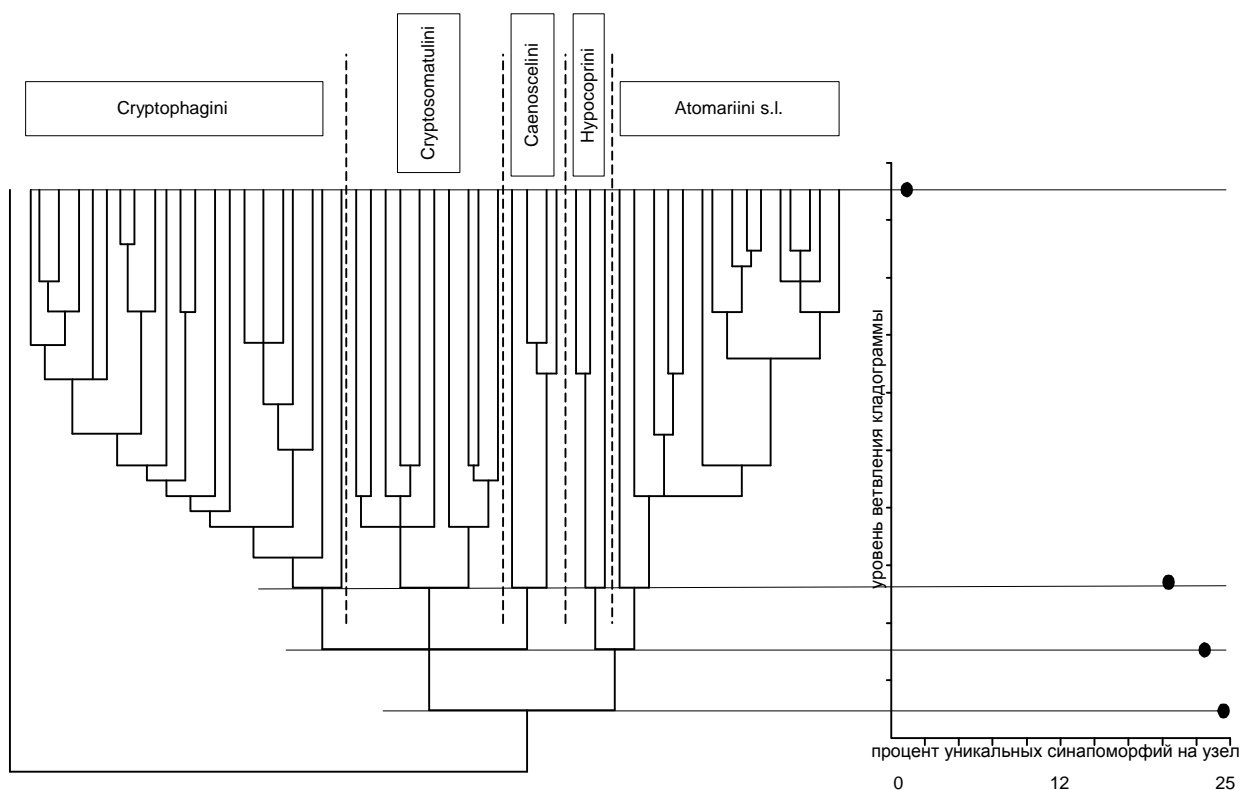
**Fig. 19.** Dynamics of average number of synapomorphies for a cladogram node, for each level of cladogram branching. The ranges on the diagram of average number of synapomorphies denote  $\sigma$  values.

Одним из таких свойств является число синапоморфий на разных уровнях кладограммы (рис. 24). Если терминальные группы обоснованы большим количеством синапоморфий, а ветвления более высокого уровня — малым их количеством, это говорит о неустойчивости общей структуры кладограммы. В этом случае хорошо обоснованы именно терминальные группы как отдельные единицы, а их объединения являются сравнительно слабо обоснованными, так что структура кладограммы в целом будет сильно изменяться при введении в анализ новых признаков и таксонов (терминальных групп). Напротив, если наиболее обоснованными количеством синапоморфий являются корневые ветвления кладограммы и относительное количество синапоморфий в среднем убывает при приближении к терминальным группам, то устойчивость такой системы клад к изменениям данных будет высокой. В этом случае структура крупных таксономических подразделений (например, класса, отряда, семейства) будет устойчива, причем более устойчива, чем детали взаимного расположения терминальных групп (например, родов).

В переводе на таксономический язык это положение формулируется следующим образом: устойчивой является такая таксономическая система, в которой высшие таксоны характе-

ризуются большим количеством признаков, чем низшие. С точки зрения обычных представлений об устройстве признакового (Sneath, Sokal, 1973) пространства (признаки таксонов разного ранга возникают путем обобщения; следовательно, чем выше ранг таксона, тем меньше у него признаков) такое положение представляется крайне редким, однако возможны и иные точки зрения (Мейен, 1984; Павлинов, 1987; Любарский, 1996).

Для первичного определения ранга таксономических групп, соответствующих той или иной кладе, можно руководствоваться величиной хиатуса между этими группами. При кладистическом анализе величина этого хиатуса может быть определена количественно и будет равна числу синапоморфий, обосновывающих данное кладистическое деление. Число синапоморфий на данном узле кладограммы варьирует в зависимости от общей структуры дерева, однако порядок чисел сохраняется. В рассмотренной выше структуре клад сем. Cryptophagidae можно видеть различные уровни обоснованности клад. Так, большинство родов обосновывается 3–5 синапоморфиями, трибы и подсемейства — примерно 10–15 синапоморфиями (рис. 19): уровень ветвлений, соответствующий подсемействам — в среднем 15 синапоморфий, “уровень надтриб” — 10,8; “уро-



**Рис. 20.** Динамика изменения процента уникальных синапоморфий, приходящихся на узел кладограммы, в зависимости от уровня ветвления кладограммы.

**Рис. 20.** Dynamics of changing percentages of the unique synapomorphies for a cladogram node, as dependent upon the cladogram branching level.

вень триб” — 9; уровень терминальных таксонов (родов) — 4,5. Тем самым, если некая группа родов (или отдельный род) обосновываются числом синапоморфий, характерным для трибы, и занимает соответствующее место в структуре кладограммы (т.е. является сестринской к какой-либо трибе), то можно ставить вопрос о выделении этой группы в трибу (монотипическую трибу).

Внешне это положение сходно с мнением Павлинова (1989), предлагающего преобразовать кладограмму в эволюционное дерево посредством пересчета числа синапоморфий в относительную длину ветвей (ср. Saether, 1979). Однако по сути дела здесь утверждается нечто иное. Речь идет не о преобразовании кладограммы в эволюционный сценарий, а только о количественной оценке величины хиатуса между группами для их приблизительного ранжирования. Я полагаю, что более сильные выводы из числа синапоморфий, обосновывающих данную группу, делать преждевременно. Тем более, что синапоморфии различны по характеру и их “обосновывающая сила” тоже различна.

Апоморфии можно разделить на несколько групп по виду распределения состояний признаков, характеризующих данную апоморфию, т.е. синапоморфии можно разбить на группы по

уровню их гомопластичности. Апоморфия может быть уникальной на всем рассмотренном разнообразии или гомопластичной. Степень гомопластичности синапоморфий тоже может варьировать — такое же состояние признака может встречаться в удаленном участке кладограммы (например, в другом подсемействе) или в одной из соседних терминальных групп. Апоморфия может характеризовать всех членов данной клады без исключения, а может проявляться лишь у определенной доли терминальных групп данной клады. В зависимости от этих факторов степень обоснованности (надежности) клад варьирует.

При изучении наличного разнообразия Cryptophagidae по приуроченности уникальных синапоморфий к различным уровням ветвления кладограммы обнаруживается, что число уникальных синапоморфий закономерно снижается при приближении к терминальным группам (рис. 20). На уровне первого ветвления кладограммы (подсемейства) отмечено в среднем 24% уникальных синапоморфий. На уровне следующих ветвлений (условно обозначим этот уровень как уровень надтриб) уникальных синапоморфий в среднем 22%. На следующем уровне (“уровень триб”) — 20,5%. Далее этот показатель снижается не так закономерно (следующий уровень ветвлений — 0%), но на уров-

не родов (терминальных групп) он составляет в среднем 2,5%.

Итак, при снижении таксономического ранга (который в самом первом приближении можно охарактеризовать через уровень ветвлений кладограммы) падает процент уникальных синапоморфий, характеризующих соответствующие клады, и растет процент гомоплазий. Это соответствует снижению общего числа синапоморфий, характеризующих данный узел кладограммы (рис. 19; 20).

Такая ситуация будет наблюдаться в хорошо обоснованных устойчивых кладистических системах. Если картина иная, это свидетельствует о малой устойчивости системы в целом и о большой вероятности кардинального изменения структуры групп при введении в анализ новых таксонов и новых признаков.

Факторы, влияющие на структуру дерева, достаточно подробно разобраны в работе Павлинова с соавт. (1993), что избавляет от необходимости обсуждать эту проблему детально. Однако в этой работе не выделен фактор, который по моим данным является решающим: соотношение числа терминальных групп, признаков и минимального числа конкретных де-

ревьев, которые анализируются программой для построения согласованного дерева. Упомянутый фактор требует подробного изучения и доказательства обоснования, что не входит в задачи данного исследования. Поэтому высказываемые ниже соображения могут быть признаны только в качестве предварительных.

Понятно, что чем больше терминальных групп и признаков вовлечено в исследование, тем большее количество конкретных деревьев должна анализировать программа для достижения обоснованного результата. Складывается впечатление, что при малом количестве анализируемых конкретных деревьев выборка из генеральной совокупности оказывается не представительной и согласованное дерево искажается по сравнению с тем, которое было бы построено при полном переборе всех возможных сочетаний. В данном исследовании задействовано 53 терминальные группы и 113 признаков. Для получения представительной выборки их возможных сочетаний достаточным оказывается построение 300–400 конкретных деревьев. При работе с установками по умолчанию в данной версии программы PAUP 2.4.1 (50 деревьев) результат оказывается сильно искаженным.

## 2.2. Ключ родов *Cryptophagidae*

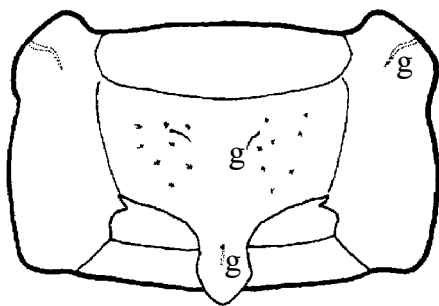
Ключ таксонов не может сводиться к признакам, являющимся синапоморфиями соответствующих групп, поскольку многие синапоморфии не охватывают всех подтаксонов, а многие являются полиморфными, так что ключ, построенный из синапоморфий, оказывается не операциональным. Построение ключа представляет собой самостоятельную задачу, для которой требуется подбирать признаки, требования к которым оказываются совсем иными, чем к синапоморфиям (в частности, легкость обнаружения на объекте). Поэтому в приводимом ниже ключе для разделения родов *Cryptophagidae* выбраны иные признаки, чем в кладограмме, хотя большинство их и входит в полный список признаков, приведенный в гл. I. Следующая далее таблица не может служить для определения триб, поскольку эта задача оказалась плохо совместимой с удобством и легкостью определения родов. Для удобства названия триб в ключе употребляются, но обоснованы эти названия будут в гл. IV, при установлении рангов выделенных таксонов.

1. Передние тазиковые впадины частично закрыты с наружной стороны (рис. 11) ..... 2  
— Передние тазиковые впадины полностью открыты с наружной стороны (рис. 21) ..... 14
2. Фронтотемпальный шов отсутствует. Глаза редуцированы до нескольких фасеток (при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается 3–6 фасеток). Передние отростки тенториума разделены. Кант на боках переднеспинки отсутствует. Простернум перед передними тазиковыми впадинами более чем вдвое длиннее выроста переднегруди. .... 3  
— Фронтотемпальный шов имеется. Глаза полностью развиты, при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается более 10 фасеток. Передние отростки тенториума слиты. Кант на боках переднеспинки имеется. Простернум перед передними тазиковыми впадинами менее чем в два раза длиннее выроста переднегруди. .... 4
3. Последний членик усика примерно равен длине предыдущего членика. Булава усика трехчлениковая. Срединный вырост на ментуме, выступ на щеке и гулярные швы отсутствуют. Вершина выроста переднегруди с выемкой посередине. Ширина выроста среднегруди меньше одной третьей ширины среднего тазика. На вершине голени две шпоры. Меньше, длина 1.1–1.3 мм. С., Ю. Америка. .... *Amydropa*

- Последний членик усика вдвое длиннее предыдущего членика, булава усика одночлениковая. Срединный вырост на ментуме, выступ на щеке и гулярные швы имеются. Вершина выроста переднегруди округленная. Вырост среднегруди больше одной третьей ширины среднего тазика. На вершине голени одна шпора. Больше, длина 1.3–2.2 мм. Средиземноморье, Индия. .... *Alfieriella*
4. В боковой части лба позади усиков имеется зубец. Базальная пластинка метэндостернита трапециевидная, слабо поперечная. Вершина эндофаллуса с бугорком ..... 5. *Microphagini*
- Зубец в боковой части лба отсутствует. Базальная пластинка метэндостернита сильно поперечная. Вершина эндофаллуса округлая. .... 7
5. Поперечная линия на затылке отсутствует. На дорзальной поверхности правой мандибулы три зубца. Переднеспинка по бокам целиком окантована. Боковые лопасти выроста среднегруди отсутствуют. Ширина выроста среднегруди меньше одной третьей ширины среднего тазика. Вырост заднегруди не шире длины. Хеты на переднем крае предщитка отсутствуют. Краевые хеты на костальном крае задних крыльев доходят только до уровня RA+ScP жилок. Длина 0.8–1.1 мм. Ц., Ю. Америка. .... *Microphagus*
- Поперечная линия на затылке имеется (рис. 11). На дорзальной поверхности правой мандибулы нет зубцов. Кант имеется только в базальной половине переднеспинки. Боковые лопасти выроста среднегруди имеются (рис. 12: 1). Ширина выроста среднегруди больше одной третьей ширины среднего тазика. Вырост заднегруди поперечный. Хеты на переднем крае предщитка имеются. Краевые хеты на костальном крае задних крыльев распространены далее уровня RA+ScP жилок. .... 6
6. Последний членик усика удлинённый, вдвое длиннее предыдущего. Передние тазиковые впадины внутри закрыты (рис. 21). Выросты тегмена, охватывающие эдеагус, длиннее, чем рукоятка тегмена, образованная из слившихся базальных участков тегмена (рис. 23: 2, 3). Вершина выроста переднегруди тупоугольная. Длина 1.0–2.1 мм. Тропические регионы, Ю. Африка, Австралия. .... *Anitamaria*
- Последний членик усика не удлинённый, менее чем вдвое длиннее предыдущего членика. Передние тазиковые впадины внутри открыты (рис. 11). Передние выросты тегмена короче, чем рукоятка тегмена (рис. 23: 1). Вершина выроста переднегруди округленная. Длина 1.4–1.7 мм. Австралия. .... *Cryptogasterus*
7. Передние углы переднеспинки утолщены, слегка уплощены спереди. Имеется выступ на щеке позади мандибулярного сочленения. Эпиплевры заходят за задний край первого стернита брюшка. Длина 1.0–1.2 мм. В. Азия (Приморье, Китай). .... *Atomaroides*
- Передние углы переднеспинки без утолщений. Выступ на щеке отсутствует. Эпиплевры не заходят за задний край первого стернита брюшка. .... 8
8. Длина последнего членика усика примерно равна длине предыдущего членика. На дорзальной поверхности мандибулы два зубца. Передние тазиковые впадины изнутри полностью открыты (рис. 11). Ямка на мезэпимерах имеется. Вершина голени с гребнем зубцов. .... 9. *Atomariini*
- Последний членик усика вдвое длиннее предпоследнего членика. На дорзальной поверхности мандибулы имеется один зубец или нет зубцов. Передние тазиковые впадины изнутри частично закрыты, так что при удалении тазика в тазиковой впадине виден участок эндоплеврона (рис. 21). Ямка на мезэпимерах отсутствует. Вершина голени без гребня зубцов. .... 13
9. Срединный вырост на ментуме отсутствует. Глазные хеты отсутствуют. Голова позади глаз сужена. Бедренных линий нет. Брюшной вырост самца асимметричный. Усики сближены, расстояние между ними меньше, чем от усика до глаза. Выступ на лбу имеется, клипеус расположен ниже той плоскости, в которой лежит лоб. Опушение надкрыльев длинное, отставленное. Длина 1.5–1.8 мм. Н. Зеландия. .... *Salltius*
- Срединный вырост на ментуме и глазные хеты имеются. Голова позади глаз не сужена. Брюшной вырост самца симметричный. Бедренные линии часто имеются. .... 10
10. Выступ на лбу имеется. Клипеус расположен в плоскости, лежащей ниже, чем лоб. Булава усика всегда трехчлениковая. Параллельные линии на среднегруди отсутствуют. .... 11
- Выступ на лбу отсутствует. Клипеус обычно расположен в той же плоскости, что и лоб. Булава усика 3- или 2-члениковая. Параллельные линии на среднегруди, являющиеся следами выроста переднегруди, обычно имеются (рис. 12: 1,2,3). .... 12
11. Зарубка на гипомероне имеется (рис. 11; 21). Бедренные линии отсутствуют. Членики лапок без лопастей. Длина 1.0–2.3 мм. Всесветно. .... *Atomaria*
- Зарубка на гипомероне отсутствует. Бедренные линии имеются. Членики лапок с лопастями. Длина 1.8–2.1 мм. Н. Зеландия. .... *Paratomaria*
12. Булава усика 3-члениковая. Поперечный гребень на ментуме имеется. Ширина выроста среднегруди меньше ширины среднего тазика. Длина 1.6–2.1 мм. Ю. Америка (Чили). .... *Chilatomaria*

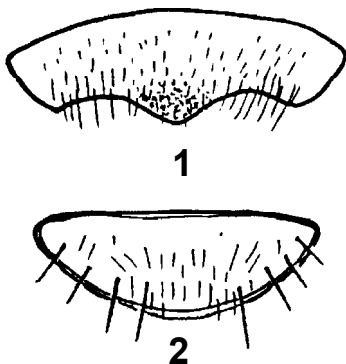
- Булава усика 2-члениковая. Поперечный гребень на ментуме отсутствует. Ширина выроста среднегруди равна среднему тазику. Длина 0.9–1.1 мм. Австралия, Н. Гвинея. .... *Microatomaria*
- 13.** Булава усика 3-члениковая (рис. 8: 1). Гулярные швы, а также срединный вырост и поперечный гребень на ментуме имеются. Простернум пунктирован. Кант переднеспинки имеется только в базальной половине. Вершина выроста переднегруди прямо обрезана. Микроскульптура предщитка в виде поперечных гребней, хеты на его переднем крае имеются (рис. 5: 5). Лапки 555 у обоих полов. Поверхность пятого стернита брюшка без пунктировки в виде терки. Длина 1.6–2.0 мм. Ц. Азия (Непал). .... *Scytomaria*
- Булава усика 2-члениковая. Гулярные швы, а также срединный вырост и поперечный гребень на ментуме отсутствуют. Простернум не пунктирован. Кант переднеспинки полностью развит. Вершина выроста переднегруди остроугольная. Микроскульптура предщитка в виде терки, хеты на его переднем крае отсутствуют. Лапки 444 у обоих полов. Поверхность пятого стернита брюшка с пунктировкой в виде терки. Длина 1.7–1.8 мм. Африка. .... *Cryptafricus*
- 14.** Внутренняя лопасть мандибулы зубчатая. Лоб обычно с треугольным выступом между усиками, усики обычно сближены, расстояние между ними меньше, чем от усика до внутреннего края глаза. Гулярные швы отсутствуют. Вырост переднегруди обычно сводчатый (кроме *Caenoscelis*). Микроскульптура предщитка в виде поперечных гребней (рис. 5: 5). Поверхность пятого стернита брюшка обычно покрыта утолщенными хетами (рис. 22: 2) (кроме самцов одного из видов *Caenoscelis*). Булава усика обычно 1–2-члениковая. .... **15.** *Caenoscelini*
- Внутренняя лопасть мандибулы без зубчатости. Лоб обычно без треугольного выступа посередине. Усики обычно широко расставлены, расстояние между ними больше, чем от усика до глаза (кроме *Neopicrotus*, *Hypophagus*). Вырост переднегруди обычно не сводчатый (кроме *Asternodea*). Микроскульптура предщитка не в виде поперечных гребней (в виде терки или отсутствует). Поверхность пятого стернита брюшка покрыта обычными (иногда длинными), не утолщенными хетами. Булава усика обычно 3-члениковая. .... 18
- 15.** Булава усика 1-члениковая. Форма тела коротко-овальная. Третий членик усика по крайней мере в 4 раза длиннее 4-го членика. Последний членик усика вдвое длиннее предпоследнего. Поперечная ямка и усиковые бороздки на простернуме имеются. Вырост переднегруди сводчатый, на вершине прямой. Продольная линия на заднегруди отсутствует. Бедренные линии на первом сегменте брюшка отсутствуют. Длина 1.2–1.4 мм. Япония. .... *Dernostea*
- Булава усика 2- или 3-члениковая. .... **16**
- 16.** Форма тела удлинённая. Третий членик усика менее чем в 2 раза длиннее 4-го членика. Последний членик усика примерно равен предпоследнему. Клипеус расположен в той же плоскости, что и лоб. Булава усика обычно 3-члениковая, иногда 9-й членик узкий и булава ложно-двучлениковая. Переднеспинка более или менее параллельносторонняя, несколько расширяется в середине, вдоль ее бокового края проходит продольный киль, так что он часто кажется сильно утолщенным. Вырост переднегруди не сводчатый, его вершина округленная. Поперечная ямка на простернуме и усиковые бороздки на гипомероне отсутствуют. Продольная линия на заднегруди имеется. Бедренные линии имеются. Длина 1.6–2.9 мм. Европа, С. Азия, С. Америка. .... *Caenoscelis*
- Форма тела обычно коротко-овальная. Булава усика 2-члениковая. Третий членик усика в 3–4 раза длиннее 4-го членика. Переднеспинка наибольшей ширины у основания, ее боковой край с обычным кантом. Вырост переднегруди сводчатый (рис. 8). .... **17**
- 17.** Клипеус расположен ниже плоскости лба. Усиковые бороздки и поперечная ямка на простернуме имеются (рис. 8). Длина 1.3–1.7 мм. Индия, Непал, Бутан, Китай. .... *Himascelis*
- Клипеус расположен в плоскости лба. Усиковые бороздки и поперечная ямка на простернуме отсутствуют. Длина 1.0–1.9 мм. Средиземноморье, Кавказ, Япония, Ц. Америка. .... *Sternodea*
- 18.** Ширина первого членика лабиальных пальп больше ширины второго членика. Поперечный гребень на ментуме, гулярные швы и поперечная линия на затылке отсутствуют. Передние тазиковые впадины изнутри открыты. Ямка на мезэпимерах, двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди и продольная линия на заднегруди отсутствуют. Передние выросты тегмена короче, чем вырост, образованный слившимися базальными частями (рис. 23: 1). Парамеры отсутствуют. Все лапки пятичлениковые у обоих полов. .... **19**
- Ширина первого членика лабиальных пальп примерно равна ширине второго членика. Поперечный гребень на ментуме, гулярные швы и поперечная линия на затылке обычно имеются. Передние тазиковые впадины изнутри закрыты. Ямка на мезэпимерах обычно имеется. На сочленении средне- и заднегруди обычно имеются двойные бугорки. Продольная линия на заднегруди обычно имеется. Выросты тегмена, охватывающие эдеагус, обычно длиннее, чем рукоятка тегме-





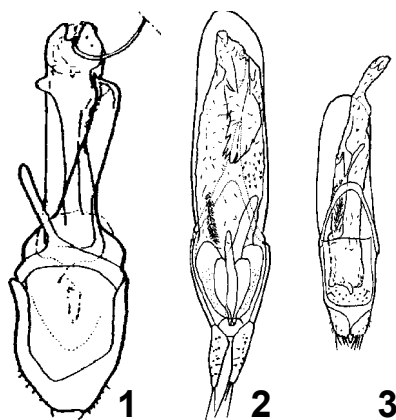
**Рис. 21.** Переднегрудь *Spavius glaber* (по Leschen, 1996), g — железы.

**Fig. 21.** Prothorax of *Spavius glaber* (after Leschen, 1996), g — glands.



**Рис. 22.** Последний стернит брюшка: 1 — *Anitamaria* sp.; 2 — *Brounina* sp. (по Leschen, 1996).

**Fig. 22.** Last abdominal sternite: 1 — *Anitamaria* sp.; 2 — *Brounina* sp. (after Leschen, 1996).



**Рис. 23.** Выросты тегмена: 1 — *Microatomaria hintoni*; 2 — *Neohenoticus palmerae*; 3 — *Amydropa clarki* (по Leschen, 1996).

**Fig. 23.** Processes of tegmen: 1 — *Microatomaria hintoni*; 2 — *Neohenoticus palmerae*; 3 — *Amydropa clarki* (after Leschen, 1996).

на (рис. 23: 2,3). Парамеры разделены и свободно сочленены друг с другом. Лапки у самцов обычно 554. .... **23**

**19.** Тело обычно округлое. Фронтотрипеальный шов имеется. Глаза полностью развиты, при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается более 10 фасеток. Переднеспинка наиболее широка у основания, обычно сильно поперечная, бока ее окантованы. Простернум перед передними тазиками короткий, менее чем вдвое длиннее выроста переднегрудки. Длина первого стернита брюшка больше, чем у любого другого стернита. Апикальный гребень зубцов на голени имеется. Вершина голени с двумя шпорами. .... **20.** Ephistemini

— Тело продолговатое. Фронтотрипеальный шов отсутствует. Глаза редуцированы до нескольких фасеток (при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается 3–6 фасеток). Переднеспинка слабо поперечная, почти квадратная, наиболее широка посередине, бока не окантованы. Простернум перед передними тазиками удлинённый, более чем вдвое длиннее выроста переднегрудки. Длина первого стернита брюшка такая же, как и у всех остальных стернитов. Апикальный гребень зубцов на голени отсутствует. Вершина голени с одной шпорой. Длина 0.9–1.3 мм. Европа, С. Азия, С. Америка. .... **Hypocopus**

**20.** Простернум пунктирован. 3-й членик усика менее чем в 2 раза длиннее 4-го. Выступ на лбу и выступ на щеке имеются. Линии на выросте переднегрудки и параллельные линии на среднегрудке отсутствуют. Вырост среднегрудки равен ширине среднего тазика. Вырост заднегрудки не поперечный. Длина 1.5–2.1 мм. Европа, С. Азия. .... **Ootypus**

— Простернум не пунктирован. 3-й членик усика в 4 раза длиннее 4-го. Выступ на щеке отсутствует, выступ на лбу обычно отсутствует. Линии на выросте переднегрудки и параллельные линии на среднегрудке имеются. Вырост среднегрудки шире среднего тазика. Вырост заднегрудки поперечный. .... **21**

21. Вершина выроста переднегрудки округленная. Длина 1.1–1.3 мм. С. Америка. .... **Tisactia**

— Вершина выроста переднегрудки прямая. .... **22**

**22.** Булава усика симметричная, имеются усиковые бороздки за внутренним краем глаза, продолжающиеся на простернуме. Длина 0.9–1.4 мм. Европа, С. Азия, С.Ю. Америка. .... **Ephistemus**

— Булава усика асимметричная, усиковых бороздок на нижней поверхности головы и простернуме нет. Длина 0.8–1.0 мм. Европа, Африка, С. Азия, Ю.-В. Азия, С., Ц. Америка. .... **Curelius**

**23.** Простернум не пунктирован. Глаза редуцированы до нескольких фасеток (при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается 3–6 фасеток), глазные хеты отсутствуют. Продольная линия на заднегрудке отсутствует. .... **24.** Picrotini

— Сочетание признаков иное: пунктировка простернума обычно имеется (кроме *Striatocryptus*), глаза обычно полностью развиты, так что при взгляде сверху на боковом крае глаза насчитывается более 10 фасеток, продольная линия на заднегрудке обычно имеется. .... **26**

**24.** Булава усика трехчлениковая. Двойные бугорки на сочленении средне- и заднегрудки отсутствуют. Бедренные линии имеются. Н. Зеландия. .... **Thortus**

- Булава усика двучлениковая. Двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди имеются (рис. 9). Бедренные линии отсутствуют. .... **25**
- 25.** Сочленение усика с головой находится во впадине, меньшей по диаметру, чем диаметр жгутика. Поперечный гребень на ментуме отсутствует. Поперечная линия на затылке головы имеется. Голова сужена позади глаз. Ширина выроста среднегруди равна ширине среднего тазика. Вырост заднегруди не поперечный. Длина 1.0–1.3 мм. Ю. Америка (Чили). .... *Neopicrotus*
- Сочленение усика с головой находится во впадине, диаметр которой больше, чем диаметр жгутика. Поперечный гребень на ментуме имеется. Поперечная линия на затылке отсутствует. Голова не сужена позади глаз. Ширина выроста среднегруди больше ширины среднего тазика. Вырост заднегруди поперечный. Н. Зеландия. .... *Picrotus*
- 26.** Височный гребень имеется. Голова обычно сужена позади глаз. Обычно имеется одно или два вдавления на переднеспинке. .... **27.** *Cryptosomatulini*
- Височный гребень отсутствует. Голова не сужена позади глаз. Вдавлений на переднеспинке нет. .... **31.** *Cryptophagini* (кроме *Cryptothelypteris*)
- 27.** Вдавление на переднеспинке отсутствует. Зарубка на гипомероне имеется. .... **28**
- Вдавление на переднеспинке имеется. Зарубка на гипомероне отсутствует. .... **30**
- 28.** Булава усика 2-члениковая. Голова не сужена позади глаз. Голени булавовидные. Австралия, Тасмания. .... *Agnitaria*
- Булава усика 3-члениковая. Голова сужена позади глаз. Голени параллельносторонние. .... **29**
- 29.** Выступ на щеке имеется. Боковой край переднеспинки бороздчатый. Ц., Ю. Америка, Австралия. .... *Chiliosis*
- Выступа на щеке нет. Боковой край переднеспинки простой. Н. Зеландия. .... *Antarcticotectus*
- 30.** Переднеспинка наиболее широка в передней половине. Ю. Америка, Австралия, Н. Зеландия. .... *Micrambina*
- Переднеспинка наиболее широка в середине. Ю. Америка (Чили), Н. Зеландия. .... *Brounina*
- 31.** Боковой край переднеспинки неравномерно зазубрен. .... **32**
- † Боковой край переднеспинки иной формы: гладкий, или с одним зубцом, или равномерно зазубрен. .... **35**
- 32.** Выступ на щеке отсутствует. Передние углы переднеспинки не модифицированы. Зубчатость бокового края переднеспинки слабая. Поперечная бороздка, связывающая базальные ямки переднеспинки, отсутствует. Длина 1.5–2.0 мм. Япония, Ю. Азия. .... *Serratomaria*
- Выступ на щеке имеется. Передние углы переднеспинки с зубцом. Зубчатость бокового края переднеспинки обычно довольно сильная. Поперечная бороздка, связывающая базальные ямки переднеспинки, имеется. .... **33**
- 33.** По бокам переднеспинки проходят сильные продольные кили, значительно удаленные от бокового края. Передний край переднеспинки с сильной вырезкой. Длина 1.6–2.3 мм. С.-В. Азия, С. Америка. .... *Henotiderus*
- На боках переднеспинки нет продольных килей. Передний край переднеспинки без вырезки или со слабой вырезкой. .... **34**
- 34.** Боковой край переднеспинки слабо округлен. На сочленении средне- и заднегруди имеются двойные бугорки. Длина 1.8–2.2 мм. В. Азия (Приморье). .... *Henotimorphus*
- Боковой край переднеспинки сильно округлен (рис. 10: 4). На сочленении средне- и заднегруди двойных бугорков нет. Длина 1.7–2.0 мм. Ю. Америка (Чили). .... *Neohenoticus*
- 35.** Надкрылья с рядами точек. Последний членик усика вдвое длиннее предыдущего членика. Простернум не пунктирован. Глазные хеты отсутствуют. Края переднеспинки уплощены. Передние выросты тегмена короче, чем рукоятка тегмена. Вершина голени без апикального гребня зубцов. Длина 1.5–1.7 мм. Ц. Азия, С. Африка. .... *Striatocryptus*
- Надкрылья покрыты спутанной пунктировкой. Последний членик усика обычно менее чем вдвое длиннее предыдущего членика. Простернум пунктирован. Глазные хеты обычно имеются. Края переднеспинки не уплощены. Выросты тегмена, охватывающие эдеагус, длиннее, чем рукоятка тегмена, образованная из слившихся базальных участков тегмена. Вершина голени с апикальным гребнем зубцов. .... **36**
- 36.** Передние углы переднеспинки образуют мозоль, т.е. утолщены, вздуты, ограничены собственным кантом, иногда спереди формируют гладкую лицевую поверхность. Боковой край переднеспинки обычно несет один зубец. .... **37**
- Передние углы переднеспинки иной формы: немодифицированные или с некоторым утолщением, но не ограниченным кантом, без лицевой поверхности, или в виде неокантованного зубца (тогда боковой край переднеспинки равномерно зазубрен). .... **40**

37. Боковой край переднеспинки несет два зубца. Длина 2.4–3.1 мм. С. Америка. .... *Salebius*  
 — На боковом крае переднеспинки один крупный зубец, или боковой край покрыт мелкой зубчатостью. .... 38
38. Боковой край переднеспинки гладкий или покрыт мелкой зубчатостью, но нет одного крупного срединного зубца. В передней части простернума отсутствуют протоки желез. На боковом крае переднеспинки открывается один проток. Протоки желез на заднегруди отсутствуют. Длина 1.3–3.0 мм. Европа, Африка, Азия. .... *Micrambe*  
 — Боковой край переднеспинки обычно с крупным срединным зубцом. В передней части простернума открываются два протока желез. На боковом крае переднеспинки два или три протока. Протоки желез на заднегруди имеются. .... 39
39. Опушение надкрыльев обычно довольно длинное, хорошо заметное, несколько приподнятое, иногда отставленное, но не полностью прилежащее. Звездоподобные протоки микрожелез на простернуме имеются. Длина 1.4–4.2 мм. Всесветно. .... *Cryptophagus*  
 — Опушение надкрыльев очень короткое (вдвое короче коготка лапки), малозаметное, полностью прилежащее. Звездоподобные протоки микрожелез на простернуме отсутствуют. Длина 1.9–2.6 мм. С. Америка. .... *Myrmedophila*
40. Боковой край переднеспинки волнистый, с тремя слегка выдающимися лопастями. Длина 1.8–2.4 мм. Европа, С. Азия. .... *Paramecosoma*  
 — Боковой край переднеспинки иной формы: гладкий или зазубренный. .... 41
41. Лапки с лопастинками, 555 у обоих полов. Длина 1.7–2.8 мм. Европа, С. Азия, С. Америка. .... *Telmatophilus*  
 — Лапки без лопастинок, простые. .... 42
42. Боковой край переднеспинки равномерно зубчатый, зубцы без хет. .... 43  
 — Боковой край переднеспинки иной формы, обычно гладкий, или мелко зазубрен, тогда зубцы несут хеты. .... 46
43. Глаза редуцированы до немногих фасеток. Глазные хеты и базальные ямки на переднеспинке отсутствуют. Вершина выроста переднегруди округленная. На дорзальной поверхности правой мандибулы три зубца. Ориентация эдеагуса в брюшке горизонтальная. Длина 2.0–2.4 мм. Европа, Кавказ. .... *Mnionomidius*  
 — Глаза не редуцированы, базальные ямки на переднеспинке имеются. Вершина выроста переднегруди иной формы. На дорзальной поверхности правой мандибулы два зубца. Ориентация эдеагуса в брюшке вертикальная. .... 44
44. Гулярные швы и глазные хеты отсутствуют, в основании переднеспинки нет поперечной бороздки. Вырост переднегруди сводчатый, его вершина прямая. Зарубка на гипомероне и двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди отсутствуют. Микроскульптура предщитка в виде поперечных гребней. Длина 1.2 мм. Ц. Азия (Непал). .... *Asternodea*  
 — Гулярные швы и глазные хеты имеются. В основании переднеспинки имеется поперечная бороздка, связывающая базальные ямки. Вырост переднегруди не сводчатый, его вершина тупоугольная. Зарубка на гипомероне и двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди имеются. Микроскульптура предщитка в виде терки, представлена мельчайшими зубчиками. .... 45
45. Тело довольно выпуклое, последний членик усика примерно так же длинен, как и предыдущий. Передние углы переднеспинки с зубцом. Боковой край переднеспинки обычно покрыт довольно крупными зубцами (изредка с мелкой зубчатостью). Ширина выроста среднегруди равна ширине среднего тазика. Длина 1.2–2.5 мм. Всесветно. .... *Henoticus*  
 — Тело сильно уплощенное, последний членик усика почти вдвое длиннее предыдущего. Передние углы переднеспинки не модифицированы, ее боковой край покрыт очень мелкими зубчиками. Вырост среднегруди шире среднего тазика. Длина 1.7–2.1 мм. Европа, С. Азия, С. Америка. .... *Pteryngium*
46. Боковой край переднеспинки с зубчиками, несущими хеты. Протоки желез на боковом крае переднеспинки отсутствуют. .... 47  
 — Боковой край переднеспинки гладкий, на ее боковом крае один проток. .... 48
47. Переднеспинка почти квадратная, кажется удлиненной, простернум перед передними тазиками удлиненный. Вершина выроста переднегруди тупоугольная, вырост среднегруди уже среднего тазика. Ориентация эдеагуса в брюшке вертикальная. Задние крылья полностью развиты. Меньше, длина 1.6–1.9 мм. С.-З. Азия (Прикаспий). .... *Hypophagus*  
 — Переднеспинка заметно поперечная, простернум перед передними тазиками короткий. Вершина выроста переднегруди прямая. Ширина выроста среднегруди равна ширине среднего тазика. Ориентация эдеагуса в брюшке горизонтальная. Задние крылья редуцированы. Больше,

- длина 2.1–3.1 мм. Ю. Америка (о-ва Хуан Фернандес). ..... *Cryptothelypteris*
- 48.** Выступ на щеке позади мандибулярного сочленения отсутствует. Передние углы переднеспинки не модифицированы. В основании переднеспинки имеется поперечная бороздка, связывающая базальные ямки. Первый стернит брюшка не длиннее любого из остальных стернитов. Лапки 555 у обоих полов. Длина 2.5–4.0 мм. В. Африка. .... *Mnioticus*
- Выступ на щеке позади мандибулярного сочленения имеется. Передние углы переднеспинки с утолщением или зубчиком, иногда окантованным. Поперечная бороздка в основании переднеспинки, связывающая базальные ямки, отсутствует. Первый стернит брюшка длиннее любого другого стернита. Лапки 554 у самцов. .... **49**
- 49.** Тело широко овальное, наибольшая ширина у основания переднеспинки. Последний членик усика вдвое длиннее предыдущего. Усик без выраженной булавы. Гулярные швы и двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди отсутствуют. Длина 2.7–3.0 мм. Кавказ. .... *Catopochrotus*
- Тело удлинненное, к основанию переднеспинки обычно суженное, наиболее широкое в первой трети длины надкрыльев. Последний членик усика примерно равен предыдущему членику. Усик обычно с явственной булавой (кроме самцов некоторых *Antherophagus*). Гулярные швы и двойные бугорки на сочленении средне- и заднегруди имеются. .... **49**
- 49.** Передний край переднеспинки прямой. Базальные ямки на переднеспинке имеются. Голени булавовидные. У самцов клипеус с вырезкой в середине, усики с неявственной булавой. Больше, длина 3.0–5.2 мм. Евразия, Ц., Ю. Америка. .... *Antherophagus*
- Передний край переднеспинки с явственной вырезкой. Базальные ямки на переднеспинке отсутствуют. Голени параллельносторонние. Клипеус у самцов без вырезки, булава усика всегда явственная. Длина менее 3 мм. .... **50**
- 50.** Поперечная линия на затылке отсутствует. Вершина выроста переднегруди остроугольная (рис. 24). Переднеспинка матовая, сильно шагреневанная и тонко пунктированная. Вырост заднегруди не поперечный, заднегрудь едва длиннее первого стернита брюшка. Длина 2.0–2.7 мм. Европа, С. Азия. .... *Spavius*
- Поперечная линия на затылке имеется. Вершина выроста переднегруди округленная. Переднеспинка блестящая, не шагреневанная, нормально пунктированная. Вырост заднегруди поперечный, заднегрудь более чем в 1,5 раза длиннее первого стернита брюшка. Длина 1.9–2.7 мм. Европа, Ц. Азия. .... *Spaniophaenus*

## Глава III. Градистический анализ

В результате построения таблицы морфологических данных о состояниях признаков и кладограммы получен большой материал о распределении различных признаков по родам *Cryptophagidae*. Однако можно утверждать, что кладистический анализ не исчерпывает все сведения, которые можно извлечь из упомянутого распределения признаков. Поэтому продолжим изучение становления семейства, обратившись к иным методам: анализу распределений различных признаков.

Преимущество кладистического анализа перед другими методами филогенетики состоит в его объективированности, т.е. в возможности четко формулировать, проверять, отвергать или подтверждать кладистическую структуру. По сути, победа кладистики в мировом масштабе, сейчас уже неоспоримая, связана в конечном счете именно с большей, чем у других конкурирующих методов, степенью воспроизводимости результатов. В результате формальная, и за счет этого обедненная семантика кладистических высказываний, взяла верх над более «осмысленными», более богатыми теоретическими конструктами именно за счет большей «научности». Появление «машинной кладистики», т.е. осуществление кладистического анализа признаков с помощью той или иной компьютерной программы, добавило еще одно достоинство: возможность включать в сравнение большое количество признаков, справиться с которыми «вручную» весьма затруднительно. В свою очередь увеличение количества вовлеченных в анализ признаков увеличивает устойчивость и надежность результатов кладистического анализа.

С помощью кладистического анализа удается упорядочить кладогенез (определенный, специальным образом выделенный и формализованный аспект филогенеза), т.е. разместить клады в собственном времени эволюирующей системы. После проведения кладистического анализа мы узнаем отношения различных клад между собой, т.е. отношения сестринских групп; на обыденном языке это обычно называют выявлением «предков» для исследуемой клады, хотя это и не совсем верно. Но это упорядочивание клад в собственном времени имеет ограничения: ничего нельзя сказать о временных отношениях удаленных друг от друга клад, расположенных в разных ветвях кладограммы. В результате прослеживаются отношения преемственности во времени, но теряется аспект синхронии — ветвления разошедшихся клад более не соотносимы между собой.

Кладистический метод недостаточно учитывает параллельное развитие синдромов признаков. История развития кладистических методов показывает, как в них пытались избавиться от «искажающего» воздействия параллелизмов (гомоплазий), «отчищали» от них исследуемый материал. Мы попытаемся пройти иным путем и обратимся к анализу параллелизмов, чтобы получить недостающую информацию и синхронизировать разошедшиеся клады. Тем самым вся система клад в целом будет размещена на шкале собственного времени развивающейся системы. При этом мы будем действовать, по возможности усугубляя достоинства кладистического метода — формальность, воспроизводимость, компьютеризованность. На этом пути мы попытаемся обнаружить смысл и богатство содержания биологической теории, от которых сознательно отказался в своем развитии кладистический метод.

### 3.1. Принципы градистического анализа распределения признаков и типохронология

Каждый анализируемый признак представляет собой некое **распределение состояний** данного признака на всем изучаемом таксономическом пространстве. Эти распределения можно проследить на результирующей кладограмме, отмечая особенности распределения апоморфий каждого признака, поскольку эти распределения различаются между собой. Признаки по их отношению к многообразию имеющихся форм образуют распределения двух видов, которые мы будем называть **филетическими** и **градистическими** распределениями. Распределения эти различаются характером, ролью для построения кладограммы и многими другими чертами, вплоть до количества распределений того или иного вида.

Филетические распределения — это те, которые, как нам показывает кладистический анализ, позволяют высказать некоторые предположения относительно родственных взаимоотношений между родами, выявить, благодаря общим апоморфиям, те группы, которые с высокой вероятностью наследуют определенные состояния признаков от предков. Например, на рис. 15 можно видеть, что такими филетическими распределениями состояний обладают признаки 11 и 84 (точнее, состояния 11–1 и 84–2). Указанные состояния признаков характерны только для *Saenoscelini*, появляются в

основании соответствующей клады и присутствуют у всех терминальных таксонов (родов) данной клады (что можно проверить по таблице 3).

Таким образом, филетические распределения синапоморфных состояний признаков маркируют один монофилетический таксон. Можно подсчитать число предполагаемых филогенетических событий, которые привели к имеющему место распределению какого-либо признака. Так, для указанных выше состояний признаков 11–1 и 84–2 нужно предположить всего одно событие — возникновение данного состояния признака. При этом, конечно, используются принцип парсимонии и презумпции (Расницын, 1988; Rasnitsyn, 1996) о минимальном числе таких событий, постулируемых нами. Филетические распределения характеризуются небольшим числом таких событий (для имеющегося у меня материала принята “норма” не более 1–3 событий). Эти события — возникновение данной апоморфии и ее редукция в нескольких родах. На том же рис. 15 можно видеть, что состояние признака 7–1 (характерное для родов *Dernostea* и *Sternodea* — см. табл. 3) указано на кладограмме дважды. Сходству указанных родов по состоянию признака 7–1 противоречат другие признаки, которые указывают на большую близость родов *Dernostea* и *Himascelis*. Поэтому предполагается, что состояние 7–1 возникло у предка (*Dernostea*—*Himascelis*) *Sternodea*, а затем произошла редукция этого состояния у *Himascelis*. Значит, в этой кладе распределение состояния признака 7–1 объясняется двумя независимыми событиями — возникновением данного состояния и его редукцией.

Филетических распределений много и все они подтверждают друг друга. Имеется в виду, что на их основе получаются общие таксономические выделы. Каждое такое распределение “открывает” только небольшую часть упорядоченности многообразия группы, но эти части хорошо подходят друг к другу (что и позволяет использовать для представления о филогенезе согласованное дерево). Специально отмечу, что, как ясно из вышеизложенного, характеристика некоего распределения состояний признака является апостериорной и построенной на принципах экономии. Апостериорной — поскольку классификация распределений начинается уже после того, как построена кладограмма, и при этом классифицировании используются конкретные данные, получаемые из кладограммы. Тем самым при классифицировании явным или неявным образом используются «принципы экономии» (не только введенные А.П. Расницыным, но и многие другие, обсуждению которых посвящена большая кла-

дистическая литература «от Фэрриса до Уайли»): часть из них «защита» в процесс построения кладограммы (и тем более согласованного дерева), часть добавляется при подсчете числа «кладистических событий».

Градистические распределения обладают противоположными свойствами. Эти распределения “пересекают” клады, выявляемые с помощью филетических распределений, тем самым градистические распределения включают параллелизмы (и конвергенции) по данному состоянию признака. Т.е. каждое градистическое распределение, будучи нанесенным на кладограмму, представляет собой конкретную граду, отражая возникновение какого-либо сходства, которое не может быть объяснено только исходя из соображений преемственности свойств от предков данной таксономической группы. Конечно, эти “грады” будут разного масштаба — от уровней организации для таксонов высоких рангов и групп чрезвычайно существенных признаков до “микропараллелизмов”, рефренов, гомологической изменчивости и т.д. на видовом уровне.

Примером градистического распределения может послужить распределение признака 42 (рис. 15; табл. 3). Этот признак (точнее, состояние 42–1) является синапоморфией *Caenoscelini*. Помимо того, это же состояние является синапоморфией большинства *Ephistemini*: на рис. 17 видно, что состояние 42–1 свойственно группе (*Ephistemus*—*Curelius*) *Tisactia*. Тем самым состояние признака 42–1 проявляется параллельно в обоих подсемействах.

Число градистических распределений значительно меньше, чем филетических. Например, при анализе кладограммы для семейства *Cryptophagidae* было использовано всего 113 признаков. Большинство признаков имеют по два состояния, распределения которых дополнительные. Соответственно, если не входить в детали распределений признаков со многими состояниями, было выявлено всего 113 конкретных распределений состояний признаков. Из них около двух третей оказались филетическими (точнее, 72), а примерно одна треть (точнее, 41 распределение) — градистическими. Градистические распределения включают параллелизмы по данному состоянию признака в нескольких трибах, которые требуют для своего объяснения большого числа филогенетических событий (более 3–4). То есть это признаки, которые несколько раз (иногда до 7, 8 и более — до 12 — раз) возникали у неродственных (в пределах рассматриваемого семейства) родов. По-видимому, наличие таких распределений объясняется множественными корреляциями между признаками, конкретная природа которых пока

не известна. Утверждение о том, что 7, 8 и более одинаковых событий в разных филогенетических ветвях произошли независимо, является неоперациональным и неэкономным. Построение града позволяет обнаружить наличные уровни организации и наметить коррелирующие группы признаков. Если рассматривать процедуру классификации распределений состояний признаков в рамках кладистического словаря терминов, то такая классификация будет являться одной из форм апостериорного взвешивания признаков.

Если филетические распределения отражают наследуемые свойства и дают некий образ родственных отношений, то градиристические распределения дают картину типохронологии, то есть позволяют установить некоторые отношения между группами в собственном времени системы (Мейен, 1974, 1978, 1982а,б, 1984; Любарский, 1996). Надо заметить, что любой кладистический анализ является по сути типохронологией, упорядочиванием наличного многообразия во временной ряд. Поскольку этот упорядоченный ряд кладистических событий не соотношен с каким-либо другим временным рядом, он является представлением о собственном времени рассматриваемой системы клад. Однако в качестве типохронологии кладистический метод имеет ограничения — с его помощью можно сравнивать события лишь внутри каждой клады. После ветвления клады расходятся и становятся несравнимы — с точки зрения кладистического анализа. В такой ситуации можно дополнить кладистику градиристическим анализом, выполненным в рамках той же кладистической по духу методологии, чтобы сохранялась возможность корректного сравнения результатов.

Для того, чтобы от рассмотрения градиристических распределений перейти к типохронологической привязке результатов, достаточно ввести **презумпцию одновременности: если не доказано обратное, считается, что события, в которых проявляется данный параллелизм, относятся к одному и тому же этапу филогенетического развития группы в целом** (термин “презумпция” понимается в смысле, обозначенном в публикациях: Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988; Rasnitsyn, 1996). То есть, обращая внимание, что некий признак параллельно проявляется в различных кладах, мы предполагаем, что точки его проявления одновременны. При этом понятие одновременности используется в смысле хронологическом, а не хронометрическом: при разработке кладистической истории группы мы ничего не знаем об абсолютных привязках событий кладограммы к какой-либо независимой временной оси. Все,

что мы имеем — это упорядоченная последовательность событий, что и называется собственным временем системы. После ветвления кладограммы мы можем соотнести ставшие независимыми ветви посредством презумпции одновременности града. Это, собственно, есть только экспликация смысла термина “уровень организации”: градиристические распределения позволяют оценить некие уровни, которых независимо достигают представители различных ветвей группы.

Введенная выше презумпция одновременности кажется весьма сильным предположением. Однако в действительности она развертывает понятие уровня организации. Если мы считаем, что некое параллельное преобразование признаков существенно для развивающейся системы настолько, что в результате этого преобразования возникает новый уровень организации, то это собственно и означает, что после достижения этого уровня развитие систем будет протекать во многом сходно. Увеличение сходства процессов развития в разных системах после достижения нового уровня организации и является основой утверждения о необходимости гомологизации моментов собственного времени систем, показывающих данное сходство. Тем самым применение презумпции одновременности, позволяющей упорядочить временные отношения, обосновывается указанием на существенность (в том или ином отношении) наблюдаемых систем параллелизмов, утверждением о достоверности выделенных град. Напротив, указание на несущественность параллелизмов с какой-либо точки зрения показывает, что с этой точки зрения презумпция одновременности неприменима. Методы обоснования существенности и достоверности град будут изложены ниже.

Итак, выше презумпция одновременности разъяснялась путем указания на два важных для понимания факта: во-первых, на то, что «одновременность» здесь понимается как один и тот же этап в собственном времени (Любарский, 1997) рассматриваемых систем (т.е., если угодно, «одностадиальность»); во-вторых, на связь этого понятия с понятием «уровень организации». Можно указать также на более общий смысл вводимой презумпции, ее связь с самыми общими представлениями теории систем. В самом деле, данная презумпция является следствием понятия «сходство». Отметим, что объекты, достаточно близко расположенные на кладограмме, конечно, являются в определенном отношении сходными, имеют общий для них базис организации. Для сходных объектов мы должны ожидать, что в процессе развития вслед за одинаковыми (или сходными) состояниями

этих объектов последует ряд достаточно сходных состояний. По этой причине используется слово «презумпция»: исходно принимается, что из сходного разовьется сходное, а чтобы доказать противное, требуются специальные обоснования.

Дополнительным условием, определяющим наше ожидание сходных изменений вслед за наблюдением сходных состояний двух объектов является существенность наблюдаемых сходств. Это условие выполняется, когда мы отмечаем скоррелированность изменений нескольких признаков, т.е. не единственный параллелизм, а систему параллелизмов. Таким образом, *чем большее количество разнородных признаков вовлечено в данную систему параллелизмов, тем с большей уверенностью мы ожидаем в дальнейшем сходного поведения обеих вовлеченных в параллельное развитие систем.* При такой формулировке можно заметить, что рассматриваемое положение напоминает дополнительные критерии гомологии по Ремане (Remane, 1955), и это не случайно, поскольку в обоих случаях речь идет о условиях сходства объектов.

Презумпция одновременности отражает именно факт системности (целостности) рассматриваемых объектов, из чего следует согласованное (скоррелированное) изменение различных признаков. Поскольку время является мерой изменчивости, то данное положение вполне корректно назвать «презумпцией одновременности» параллельных (и в этом смысле коррелированных) изменений в собственном времени развивающихся сходных систем. Итак, презумпция одновременности ничего не говорит об одновременности в так называемом абсолютном (астрономическом) времени, она относится только к рядам состояний объектов, следующих друг за другом, и является, по сути, следствием наиболее общих мировоззренческих установок системного анализа.

Как и критерии гомологии, эта презумпция является следствием представлений о сходстве системных (целостных) развивающихся объектов. По изложенным выше причинам презумпция одновременности не может рассматриваться как «достаточно» или «недостаточно» подтвержденная фактическим материалом, поскольку она сама (как и критерии гомологии) является способом представления этого фактического материала для познания и оперирования фактами. Точно таким же образом, складывая три яблока и два яблока, мы не проверяем верность оператора сложения — мы, напротив, пользуемся этим оператором, чтобы пересчитать яблоки.

Именно по этой причине без презумпции одновременности можно «обойтись», «просто»

сообщив, что системы параллелизмов задают уровни организации, относительно которых такой-то филум развивается быстрее такого-то. Это «простое» высказывание на самом деле является фигурой умолчания (эллипсисом): чтобы сделать этот вывод, пришлось воспользоваться презумпцией одновременности, но это не было высказано (или не было осознано). В данной работе указанная презумпция вводится для того, чтобы четко представить логическую основу высказываемых положений о скорости развития и его относительной прогрессивности.

Надо отчетливо представлять, что опровергнуть презумпцию одновременности как познавательную операцию (а не в ее частном приложении к конкретному примеру, где она легко может быть опровергнута обоснованием несущественности рассматриваемых параллелизмов в интересующем исследователя аспекте) можно лишь отвергнув системность (целостность) биологической организации или отвергнув концепцию сходства объектов как таковую (все объекты уникальны, сравнение их невозможно). Принятие обоих этих негативных утверждений делает невозможным любое познание биологических фактов. Поэтому утверждения о системности и сравнимости (сходстве) входят в число аксиом самого высокого уровня гносеологии естественнонаучного познания. Прямым (хотя, конечно, далеко не единственным) следствием этих положений чрезвычайно общего характера и является сформулированная выше «презумпция одновременности параллельных изменений».

После построения градистических распределений по отдельным состояниям признаков становится возможной гомологизация этих градистических распределений (обобщение). Затем по наиболее мощному кластеру выделяются события, маркирующие совпадения собственного времени развивающихся систем. Тем самым указанная последовательность операций (выделение градистических распределений, их сравнение и обобщение) и являются в совокупности операцией **датирования** (Любарский, 1997), установления сходств в собственном времени систем.

Материальной основой проявления градистических распределений и соответствия натуре введенной презумпции является целостность и одновременно дифференцированность органического целого — организации. В результате коррелированности признаков функциональные аппараты могут «добирать» в филогенетическом развитии недостающие детали конструкции (проявление канализации эволюционных потенций: Brundin, 1972). При этом носители данного «функционального пакета» могут ра-



зойтись по разным филогенетическим стволам, так и не успев набрать “критический вес”, необходимый для полного формирования данной функциональной системы, проявляющейся морфологически в системе признаков. В этом случае недостающие признаки будут набираться во время независимого эволюционирования филогенетических линий. Таким образом возникают градистические распределения и грады (или уровни организации), связывающие сходные моменты филогенетического (кладистического) развития.

Следует отметить, что градистические распределения не в меньшей степени, чем филетические, свидетельствуют о факте наследования признаков (Brundin, 1972, 1976; Saether, 1977, 1979, 1986), только делают они это “в другой манере”. Обсуждение взглядов, высказанных Брюндином и Сэзером, велось в несколько иной плоскости (например, отношение к принципу парсимонии: Farris, 1986), а введенное Сэзером понятие “underlying synapomorphy” (Brundin: “unique inside-parallelism”) имеет несколько иной смысл. В связи с этой дискуссией необходимо отметить только, что в предлагаемом в данном исследовании методе выявление параллелизмов происходит по результирующей кладограмме (апостериорно) и не используется при построении кладограммы. Сама кладограмма, как было показано в главе II, строится вполне «классическими» методами, при ее построении не привлекаются никакие особые требования к апоморфиям.

Причина, по которой параллелизмы можно считать значимыми в филогенетическом смысле состоит в том, что фрагменты, которые выделяет уровень организации в разных кладах, обычно филогенетически значимы. В нашем случае это трибы, группы родственных родов и т.д. Поэтому иногда распределения, формально градистические, дающие параллелизмы, являются в то же время хорошими маркерами таксономических выделов, иногда даже лучшими, чем обычные филогенетические признаки. Так, распределение признака 45, при формальном описании — градистическое, выделяет подсемейство *Cryptophaginae* лучше многих филетических распределений. Распределение по признаку 81 точно так же очень четко выделяет трибу *Cryptophagini*, хотя является классическим градистическим распределением.

Поэтому следует говорить о филетических или градистических распределениях состояний признаков, а не о характере самих признаков. Если бы это было не так, можно было бы сказать, что гомологии дают клады, а аналогии порождают грады, указывая на параллелизмы. Однако это не так: оказывается, многие “анalogии” в

буквальном смысле строят клады, а “гомологии” — грады. Поэтому выделение подобных классов признаков в контексте данной задачи не имеет особого смысла. Имеется только система сходств по отдельным чертам строения вовлеченных в анализ организмов, каковы сходства в зависимости от цели исследования (и, разумеется, конкретных данных) могут трактоваться как свидетельство о монофилии или, напротив, как показатель параллелизма.

Еще одна черта градистических распределений — это большая, по сравнению с филетическими распределениями, степень их противоречивости. Все филетические распределения говорят “об одном и том же”, хотя и каждый свое: выделяемые ими участки кладограммы различаются между собой, но обычно не противоречат друг другу, с разной степенью полноты выделяя одну и ту же систему клад. А градистические распределения часто противоречат друг другу, каждое из них не просто отличается от других, но может выделять совершенно иной набор терминальных групп (подробнее и нагляднее это положение будет обосновано ниже).

Причина «уникальности» распределений (как градистических, так и, строго говоря, филетических) понятна: ведь из анализа, как было уже упомянуто, изымались все признаки, распределение которых на исследуемом разнообразии было одинаковым, т.е. полностью коррелирующие признаки. Включать такие признаки в исследование бессмысленно: они маркируют одни и те же выделы, излишне загромождая анализ. К тому же при использовании таких признаков возникает опасность появления “признаков-артефактов”, которые различаются только своим описанием, а на натурном объекте представляют собой одно и то же. Итак, поскольку коррелирующие распределения признаков не принимались во внимание, каждое градистическое распределение уникально. В результате мы получили около 40 градистических распределений. Это разнообразие следует упорядочить.

### 3.2. Свойства градистических распределений

В целях упорядочивания следует классифицировать обнаруженные градистические распределения и выявить сходные на исследуемом многообразии. Отдельное градистическое распределение можно попытаться объяснить случайностью, указав на общность морфологического субстрата всех исследуемых групп, возможную легкость требуемого преобразования и на-

личие сходных причин — на факторы мозаичной эволюции. Однако если будут обнаружены плеяды градистических распределений, показывающие высокую степень сходства и значимым образом сближающие неродственные трибы, только такого объяснения будет недостаточно.

Введем несколько понятий, описывающих свойства отмеченных параллелизмов. Первое — **сила** распределения ( $P$ ). Этот показатель равен числу независимых филогенетических событий, которые надо постулировать, чтобы объяснить факт наличия данного распределения. Если, например, некоторое состояние признака отмечено у одного рода или у всех родов одной трибы, то сила такого распределения равна 1. Распределения силой до 3 единиц называются слабыми. В приведенном выше примере градистического распределения признака 42–1 его сила равна 2: параллельное распределение этого состояния признака можно объяснить, постулировав, что он дважды возникал в разных подсемействах среди *Caenoscelini* и *Ephistemini*. Однако, сверившись с рис. 10, можно обнаружить, что род *Caenoscelis* по этому признаку полиморфен. Значит, это распределение имеет силу 2 только на родовом уровне, когда мы пренебрегаем внутривидовой изменчивостью. Если же мы будем более детально, до видового уровня проследивать распределение этого признака, сила его будет равна 3 (два возникновения в разных подсемействах и одна редукция у некоторых видов *Caenoscelis*). При этом если этот признак будет редуцироваться у разных видов этого рода, и при построении кладограммы для видов рода эти виды окажутся в разных кладах, то сила этого распределения будет еще больше. Значит, распределение может иметь разную силу в зависимости от детальности, с которой мы его рассматриваем. В дальнейших рассуждениях принято рассмотрение до уровня видов, обобщение до уровня триб специально оговаривается. При этом детальное прохождение параллелизмов внутри родов не учитывается: это потребовало бы построения кладограмм для видов всех родов, что является задачей иного масштаба и служит иным целям, нежели поставленные в данном исследовании.

Схожий смысл с показателем силы распределения имеют некоторые индексы, обсуждавшиеся в кладистической литературе. Например, “evolution index” (Illies, 1960) и “adjusted evolution index” (Saether, 1970, 1979), которые учитывают число изменений признака в данной кладе. Однако эти индексы прилагаются не ко всему распределению, а только в рамках некой клады, и используются для непосредственного заключения о “прогрессивности” (продвинуто-

сти) клады, каковой вывод представляется в некоторых случаях сомнительным, поскольку не учитывает возможной корреляции признаков. В литературе описано еще несколько сходных по смыслу индексов, для разных целей и с разными вариациями подсчитывающими число независимых событий, постулируемых кладограммой.

Другим понятием будет **мощность** распределения ( $M$ ). Этот показатель численно равен количеству узлов кладограммы (включая терминальные группы), которые обладают данным состоянием признака, деленным на общее количество узлов и терминальных групп, и деленным на количество независимых событий, которые надо постулировать, чтобы объяснить ими факт наличия данного распределения:

$$M = \frac{n}{NP},$$

где  $n$  — число узлов кладограммы (включая терминальные группы), которые обладают данным состоянием признака,  $N$  — общее количество узлов и терминальных групп в кладограмме,  $P$  — сила распределения.

Проведем пример подсчета мощности градистического распределения для состояния признака 42–1. Это распределение включает в себя всех *Caenoscelini*, т.е. 4 таксона родового ранга (рис. 15) и 3 узла, связывающих эти таксоны. Кроме того, в распределение входят 3 рода из *Ephistemini* (рис. 17) и два объединяющих эти роды узла. Складывая эти числа ( $4+3+3+2$ ), получаем  $n=12$ . Всего в кладограмме (рис. 14) 53 терминальных группы, т.е. 53 рода (без учета предка) и 45 узлов, которые объединяют эти роды в граф кладограммы. Значит,  $N=(53+45)=98$ . Сила этого распределения, как было показано выше, равна 3 (табл. 5). Подставляя эти значения в формулу для расчета мощности распределения, получаем 0,04.

Показатель мощности вводится для того, чтобы отразить в анализе степень наследуемости данного состояния признака. Например, распределения признаков 80 и 81 являются слабыми, для их объяснения достаточно постулировать всего 2 независимых события. Но состояния признаков, создающие эти распределения, обладают высокой степенью наследуемости: раз возникнув, они не подвергаются редукции и присутствуют у всех вышележащих терминальных групп. Сила такого распределения невелика, но у него большая мощность, что свидетельствует об устойчивости (и, следовательно, важности для организации) данного градистического распределения. Геометрическая аналогия понятия мощности грады — радиус эллипса (геометрического места точек) распределе-

ния (поскольку относительная площадь распределения делится на его периметр). Усредненный радиус эллипса представляет дистанцию на кладограмме, на протяжении которой наследуется данное состояние признака.

Далее введем понятия **цис-** и **транс-градистического** распределения. Распределение будем называть транс-градистическим, если объединяемые им ветви занимают максимально удаленные в рассматриваемом разнообразии положения. Соответственно, цис-распределение будет охватывать более или менее сближенные ветви рассматриваемого разнообразия при условии, что такое распределение нельзя объяснить простым филетическим наследованием.

Рассмотренное выше подробно распределение 42–1 будет транс-градистическим распределением, поскольку включает две достаточно удаленные клады, относящиеся к разным подсемействам (*Caenoscelini* — *Cryptophaginae*, *Ephistemini* — *Atomariinae*, рис. 14; 15; 17; 18). Состояние признака 46–0 будет давать картину цис-градистического распределения: это состояние имеется во всех кладах подсемейства *Atomariinae*, кроме *Ephistemini*. Тем самым параллелизм охватывает только членов одного подсемейства с небольшим “разрывом” в результате редукции состояния признака у *Ephistemini*.

Последнее понятие — **четкость** распределения. Четким будем называть распределение, хорошо соответствующее своему типу. Например, четким является транс-градистическое распределение, охватывающее самые удаленные ветви рассматриваемого многообразия и не охватывающее никаких промежуточных ветвей. Соответственно, наиболее четким транс-распределением было бы распределение, охватывающее только членов вершинных клад — *Cryptophagini* и *Atomariini*. Такого распределения в проведенном анализе не встретилось. Наиболее четкими из найденных транс-распределений оказываются распределения, объединенные на табл. 5 в обобщенную граду 1. В приведенных выше примерах распределения состояний признака 42–1 будет нечетким, поскольку оно охватывает вершинную кладу одного подсемейства (*Ephistemini* — вершинная кладу *Atomariinae*) и корневую кладу другого подсемейства (*Caenoscelini*), т.е. параллелизм охватывает не наиболее удаленные участки кладограммы.

С помощью понятий цис-, транс-распределения и четкости распределения конкретные градистические распределения сравниваются между собой, в результате чего можно выделить несколько обобщенных градистических распределений, или град.

### 3.3. Описание градистических распределений

Кратко перечислим найденные градистические признаки, указывающие на наличие параллелизмов. При оценке силы градистических признаков значение признаков рассматривалось немногим иначе, чем при кладистическом анализе: для удобства описания град некоторые признаки рассматривались как имеющие всего два состояния: наличие или отсутствие какой-либо структуры, без учета деталей строения этой структуры. Например, признак 37 для градистического анализа формулируется следующим образом: передние углы переднеспинки изменены (1) или неизменены (0); признак 80: протоки желез на боковом крае стернитов брюшка отсутствуют (0) или имеются (1) и т.д. Если не вводить это удобное упрощение, картина град будет принципиально той же, но представление ее окажется более громоздким (приходится проводить несколько последовательных обобщений конкретных градистических распределений). Распределение градистических признаков показано на табл. 5.

2. **Пунктировка простернума** отсутствует у *Striatocryptus* (*Cryptophagini*), *Picrotini*, *Ephistemini* и некоторых других *Atomariinae*. Признак полиморфен у *Atomaria* и *Anitamaria*. Признак объединяет высших *Cryptophagidae*, противопоставляя их трибам *Caenoscelini* и *Hucosoprini*. Такое распределение градистических признаков будет транс-градистическим, поскольку объединяемые ветви занимают максимально удаленные в рассматриваемом разнообразии положения. Это не очень четкое транс-распределение, поскольку включает трибы *Picrotini*, и некоторые корневые трибы *Atomariinae*. Это довольно сильное распределение, поскольку для его объяснения требуется 6 независимых филогенетических событий: 4 возникновения признака и две редукции.
4. **Длинный последний членик усика**, который вдвое длиннее предыдущего членика, отмечен у некоторых *Cryptophagini* (*Catopochrotus*, *Cryptophagus*, *Pteryngium*, *Striato-cryptus*), *Caenoscelini* (*Dernostea*), *Cryptafricus*, *Anitamaria*, *Microphagus* и *Hucosoprini* (*Affierella*). Признак объединяет высших *Cryptophaginae*, вместе с низшими — *Caenoscelini*, а также две корневые трибы *Atomariinae*. Такое распределение градистических признаков является нечетким транс-градистическим. В подсемействе *Atomariinae* для объяснения параллелизма тоже требуется вводить несколько филогенетических событий, поскольку в этих трибах признак возникает независимо. Однако если попытаться минимизировать число предполагаемых филогенетических событий, то можно обойтись всего двумя для подсемейства *Atomariinae*. Общая сила распределения 7 или больше. В целом признак охватывает вершину *Cryptophaginae* и несколько низших триб обоих подсемейств. Это картина сильного нечеткого транс-градистического распределения признака.
6. **Булава усика** оценивалась по состояниям 0 (трехчлениковая) и 1 (двучлениковая). Получается картина цис-градистического распределения у *Atomariinae*: *Atomariini* и *Cryptafricini*. Но то же состояние признака встречается также у *Caenoscelini*, *Picrotini* и *Cryptosomatulini*. В целом по всему семейству возникает картина сильного нечеткого транс-распределения.

**Табл. 5.** Система град, выявленных в сем. Cryptophagidae. Показано распределение признаков по крупным таксономическим выделам (кладам).

**Table 5.** The system of grades revealed within the family Cryptophagidae. The distribution of characters in major taxonomic groupings (clades).

Признак	№	Cryptophagini	Hypophagus	Cryptosomatulini	Picrotini	Caenoscelini	Hypocoprini	Cryptafricus	
28	1								
37									
49									
51									
71									
79									
80									
81									
6	2			Agn	Npc,Pic	Him,Ste			
31		Ast,Cry(*),Cat,Spn(*)				Der,Him(*),Ste			
42									
45									
77				Mcr(NZ)	Tho	Cen, Him, Ste			
57-0	3	Mic(*)			Pic(*), Ctp				
76		Cat, Spn		Mcr(NZ)	Pic		Hyp,Alf		
90		Hen(*), Mni					Alf		
78-0		Mnt,Str,Ser(*)					Hyp		
86									
92		Str					Hyp		
2	4	Str							
24		Ast,Cry(*),Hnd(*),Mni,Str							
27				Anc,Bro,Chi,Mcr	Npc				
4	5	Cat,Cry(*),Ptr,Str				Der	Alf		
22		Ast,Cat					Amy,Hyp		
26-0		Spa				Pic			
60		Ast,Str(*)				Npc,Pic	Der,Him		
68		Ant(*),Ast					Der,Him		
116		Cat,Spa,Cry(*),Mic(*)			Mcr(NZ)		Him,Ste	Alf,Amy	
21	6						Alf		
23		Ant(*),Cry(*),Mni							
44		Ast			Bro,Mcr(Ch),Mcr(NZ)			Amy,Alf	
102								Alf,Amy	
13	7						Hyp		
15-0						Npc	Der	Hyp	
93							Cen(*),Der	Hyp	
95							Him,Ste		
46-0	8						Amy,Alf		
87								Amy,Hyp	
54	9				Pic,Tho,Ctp	Cen			
73		Cry(*),Hen(*),Mic(*),Mnt					Der,Him,Ste		
19	10					Him			

Условные обозначения табл. 5: тон окраски ячейки темнеет при увеличении захваченности ее градой, т.е. черные ячейки обозначают, что все таксоны данного выдела входят в данную граду, более светлый серый тон — что в граду входит более половины членов данного таксономического выдела и т.д. Знак “\*” обозначает полиморфное состояние по рассматриваемому признаку. № — номер обобщенной грады. “Microphagini” — клада, включающая *Microphagus*, *Anitamaria*, *Cryptogasterus*. Agn — *Aagnetaria*, Alf — *Alfieriella*, Amy — *Amydropa*, Anc — *Antarcticotectus*, Ani — *Anitamaria*, Ant — *Antherophagus*, Ast — *Asternodea*, Ato — *Atomaria*, Bro — *Brounina*, Cat — *Catopochrotus*, Cen — *Caenoscelis*, Chi — *Chiliotis*, Chl — *Chilatoma*, Crg — *Cryptogasterus*, Cry — *Cryptophagus*, Ctp — *Cryptothelypteris*, Cur — *Curelius*, Der — *Dernostea*, Eph — *Ephistemus*, Hen — *Henoticus*, Him — *Himascelis*, Hnd — *Henotiderus*, Hyp — *Hypocoprini*, Mca — *Microatomaria*, Mcr (Ch) — *Micrambina* (Chile), Mcr (NZ) — *Micrambina* (New Zealand), Mic — *Micrambe*, Mni — *Mnionomidius*, Mnt — *Mnioticus*, Mph — *Microphagus*, Npc — *Neopicrotus*, Oot — *Ootypus*, Par — *Paratomaria*, Pic — *Picrotus*, Ptr — *Pteryngium*, Sal — *Saltilius*, Ser — *Serratoma*, Spn — *Spaniophaeus*, Spa — *Spavius*, Ste — *Sternodea*, Str — *Striatocryptus*, Tho — *Thortus*, Tis — *Tisactia*.

Продолжение табл. 5.  
Table 5, continued.

<i>Scytomaria</i>	"Microphagini"	<i>Atomaroides</i>	Ephistemini	Atomariini	Сила	Среднее	Мощность	Среднее	№
					4	5.1	0.15	0.14	1
					6		0.05		
				Ato	9		0.03		
					4		0.14		
	Mph, Ani				10		0.05		
					4		0.13		
					2		0.3		
					2		0.3		
				Mca	6	5.6	0.02	0.06	2
				Ato(*)	8		0.02		
			Eph, Cur, Tis		3		0.04		
	Mph, Ani				4		0.18		
				Par, Mca, Chl	7		0.02		
					5	6.3	0.06	0.04	3
	Crg, Ani		Eph, Cur, Tis		8		0.02		
	Ani(*)				7		0.06		
					4		0.01		
	Crg, Ani			Ato, Chl	10		0.04		
	Crg				4		0.05		
			Eph, Cur, Tis	Ato(*)	7	7.3	0.03	0.03	4
	Mph, Ani (*)			Sal	11		0.02		
				Sal	4		0.03		
	Mph, Ani				7	8	0.03	0.04	5
					7		0.04		
	Mph				5		0.06		
			Eph, Cur, Tis	Sal, Mca, Chl(*)	9		0.03		
					12		0.03		
					8		0.02		
			Oot		8	8.3	0.08	0.04	6
					5		0.03		
					9		0.04		
				Ato(*), Chl(*)	11		0.02		
					2	4.8	0.19	0.08	7
				Sal, Mca, Ato(*)	8		0.03		
					5		0.05		
					4		0.06		
					3	4	0.08	0.05	8
					5		0.02		
					9	8	0.03	0.03	9
					7		0.02		
			Eph(*), Oot		6	6	0.01	0.01	10

Designations for table 5: darkening cell colour corresponds to increasing cell involvement in the respective grad, i.e. black cells denote that all taxa of the grouping are included in the grad, lighter gray ones, that included are over one half of the respective grouping's members, etc. Polymorphous state for the given character is denoted by "\*". № — the number of the generalised grad. "Microphagini" — the clad including *Microphagus*, *Anitamaria*, *Cryptogasterus*. Agn — *Aagnetaria*, Alf — *Alfieriella*, Amy — *Amydro-pa*, Anc — *Antarcticotectus*, Ani — *Anitamaria*, Ant — *Antherophagus*, Ast — *Asternodea*, Ato — *Atomaria*, Bro — *Brounina*, Cat — *Catopochrotus*, Cen — *Caenoscelis*, Chi — *Chiliotis*, Chl — *Chilatomaria*, Crg — *Cryptogasterus*, Cry — *Cryptophagus*, Ctp — *Cryptothelypteris*, Cur — *Curelius*, Der — *Dernostea*, Eph — *Ephistemus*, Hen — *Henoticus*, Him — *Himascelis*, Hnd — *Henotiderus*, Hyp — *Hypocopus*, Mca — *Microatomaria*, Mcr (Ch) — *Micrambina* (Chile), Mcr (NZ) — *Micrambina* (New Zealand), Mic — *Micrambe*, Mni — *Mnionomidius*, Mnt — *Mnioticus*, Mph — *Microphagus*, Npc — *Neopicrotus*, Oot — *Ootypus*, Par — *Paratomaria*, Pic — *Picrotus*, Ptr — *Pteryngium*, Sal — *Salltius*, Ser — *Serratomaria*, Spn — *Spaniophaeus*, Spa — *Spavius*, Ste — *Sternodea*, Str — *Striatocryptus*, Tho — *Thortus*, Tis — *Tisactia*.

13. **Ширина первого членика лабиальных пальцев** показывает картину слабого не очень четкого цис-распределения, которое объединяет Caenoscelini, *Hypocoprus*, и всех высших Atomariinae. В результате этот признак объединяет Atomariinae (за исключением всего двух родов) и Caenoscelini. Напомним, что у предка было иное состояние признака, так что это распределение нельзя объяснить простым наследованием свойств.
15. **Отсутствие поперечного гребня на ментуме** дает похожую картину сильного (8) цис-распределения: Picrotini (*Neopicrotus*), Caenoscelini (*Dernostea*), Нуросорпini (*Hypocoprifrus*) и далее прямое наследование, начиная с *Cryptafricus* и до высших триб — Ephistemini и Atomariini — с несколькими редукциями среди последних.
19. **Расположение клипеуса** представляет вариант транс-градистического распределения, но иной, нежели для признака 2. Состояние 1 встречается у Caenoscelini (*Himascelis*) и у высших Atomariinae (с несколькими редукциями). Чистая картина транс-распределения наблюдалась бы, если бы данное состояние встречалось не у низших (Caenoscelini), а у высших Суртофagini. Сила данного распределения около 6. Однако это распределение обладает наименьшей мощностью (0.01) из всех рассматриваемых распределений, поэтому в дальнейшем анализе мы его учитывать не будем.
21. **Выступ на щеке** дает картину сильного нечеткого транс-распределения. Состояние (1) встречается среди Суртофagini (с несколькими редукциями в разных трибах), но есть и у некоторых Нуросорпini (*Alfieriella*) и у немногих высших Atomariinae (*Atomaroides*, *Ootypus*).
22. **Гулярные швы** показывают картину двойного транс-распределения, т.к. транс-распределение встречается в обоих подсемействах: состояние (1) отмечено для Суртофagini (*Asternodea*, *Catopochrotus*), Caenoscelini с одной стороны, и для Нуросорпini и высших Atomariinae — с другой. Для всего семейства эту картину следует обозначить как цис-распределение силой не менее 7.
23. Редукция **глаз** встречается у Суртофagini (*Mniomidius*, *Antherophagus*, *Cryptophagus*), некоторых Picrotini, всех Нуросорпini (транс-распределение). Это распределение силой не более 5, причем связано оно с редукцией структуры, что несколько уменьшает его значимость.
24. **Глазные хеты** отсутствуют у Суртофagini (*Cryptophagus*, *Henotiderus*, *Asternodea*, *Mniomidius*, *Striatocryptus*), Picrotini (*Neopicrotus*, *Picrotus*, *Thortus*), некоторых Atomariinae (*Cryptafricus*, *Microphagus*, *Anitamaria*, *Salltius*). Этот признак дает картину очень сильного (11) нечеткого транс-градистического распределения, маркируя многих высших представителей обоих подсемейств, при этом в каждом подсемействе наблюдается цис-распределение.
26. **Поперечная линия на затылке** дает картину не очень сильного и нечеткого транс-градистического распределения, маркируя почти всех представителей одного подсемейства и нескольких членов высших представителей другого. Сила этого распределения определяется тем, что для объяснения ее достаточно признать а) наследование от предков одного из состояний и б) 5 событий: возникновения другого состояния и 4 редукций. Эту картину частично поясняет возможная связь этого признака с функциональным комплексом бульдозерных структур. В самом деле, если затылочная линия возникла в связи с передвижением в рыхлам субстрате, то ее отсутствие (или исчезновение) может объясняться целым комплексом причин: уменьшением размера, выходом в иную среду и т.д. Такое объяснение можно привести, например, для *Spavius*. Тогда кажущиеся несвязанными события могут оказаться скоррелированными с изменениями иных признаков.
27. **Сужение головы позади глаз** также дает картину нечеткого транс-распределения: состояние (1) характерно для почти всех Суртосоматилини и Picrotini (кроме *Cryptop-*
- thelypterus*), а также *Salltius*. Слабость распределения — в небольшом числе событий, которые требуются для его объяснения: около 4.
28. **Железы на голове** (0 — отсутствуют, 1, 2, 3 — имеются) распределяются в соответствии с картиной слабого, но довольно четкого транс-распределения: они отсутствуют у всех низших Суртофagini и независимо возникают в обоих подсемействах. С одной стороны, для объяснения параллелизма требуется небольшое число событий: раз возникнув, железы устойчиво наследуются многими таксонами (число редукций мало). С другой стороны, именно эта устойчивость говорит о важности этого признака и неслучайности его развития.
31. **Общая форма переднеспинки** (оценивалось распределение состояний 0 и 1) показывает по состоянию (1) (наибольшая ширина у основания) сильное транс-градистическое распределение. Внутри Суртофagini распределение цис-градистическое (Суртофagini — Caenoscelini), среди Atomariini — почти все высшие формы (среди них это состояние, в свою очередь, возникает неоднократно). Ясно, что признак связан с общей формой тела и обычно встречается у более или менее округлых жуков и коррелирует с многими другими признаками родового и видового уровня.
37. **Видоизменения передних углов переднеспинки** (оценивалось распределение состояний 0 — передние углы неизмененные и 1, 2, 3, 4 — передние углы переднеспинки измененные) показывают довольно четкую картину транс-распределения: признак маркирует многих Суртофagini и Cryptafricini (вместе с *Atomaroides*). При этом внутри каждого подсемейства и каждой трибы признак возникал несколько раз (большая сила распределения). Возможно, характер распределения этого признака объясняется бульдозерной функцией, развивавшейся независимо у высших представителей обоих подсемейств — возможно, в связи с возрастанием размера тела и решением сходных задач на базе однотипной организации.
42. **Линии на выросте переднегруди** дают картину слабого и нечеткого транс-распределения. Они имеются у Ephistemini и Caenoscelini. Распределение слабое, поскольку его можно объяснить немногими случайными событиями. Нечеткое, поскольку связывает низшую трибу одного подсемейства и одну из высших — другого. Распределение этого признака хорошо коррелирует с общей формой тела и, в частности, с формой переднеспинки. Именно в этих трибах имеется большое количество мелких округлых форм, что связано с одинаковым решением задач, стоящих перед организацией этих жуков. Линии на выросте переднегруди могут увеличивать жесткость (прочность) переднегруди, которая, возможно, необходима подстилочным формам.
44. **Зарубка на гипомероне** имеется у почти всех Суртофagini (кроме *Asternodea*), части Суртосоматилини, среди Atomariinae — у *Hypocoprus* и *Cryptafricus*, Ephistemini, части Atomariini. Этот признак не раз редуцируется и возникает внутри отдельных триб, в целом дает картину сильного транс-распределения. В корневых филумах встречается в основном апоморфное состояние, а у высших Суртофagini, в обеих ветвях независимо, идет восстановление признака предков.
45. **Внутренняя замкнутость передних тазиковых впадин** встречается у всех Суртофagini, среди Atomariinae у некоторых Cryptafricini и *Scytomaria*. Это — картина нечеткого и слабого транс-распределения, нечеткого — поскольку распределение включает низших Суртофagini. Слабого потому, что для объяснения этого распределения состояния (1) можно постулировать всего четыре события.
46. **Внешняя полукрытость передних тазиковых впадин** (0) встречается у всех Atomariinae кроме Ephistemini и *Hypocoprus*. Это — картина нечеткого и слабого цис-градистического распределения (возможно объяснение

- посредством допущения трех филогенетических событий: возникновения частичной закрытости тазиков в корне Atomariinae, редукции этого состояния и полного замыкания тазиковых впадин у *Hypocorpus* и *Ephistemini*).
49. **Два протока желез в передней части простернума** имеются у части *Cryptophagini* и среди *Ephistemini*, *Atomariini*. Это четкая картина транс-распределения, объединяющего верхушки филумов из обоих подсемейств. Сила данного распределения — 9.
  51. **Протоки желез, открывающиеся на боковом крае передне спинки** (оценивалось распределение состояний 0 — отсутствуют и 1, 2, 3 — имеются) имеются у *Cryptophagini* и высших *Atomariini*. Это транс-градистическое распределение силой 4, однако надо напомнить, что нет уверенности в гомологичности различных состояний признака.
  54. **Звездоподобные протоки микрожелез, открывающиеся в основании столбчатых хет на простернуме** имеются у некоторых *Cryptophagini*, *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, *Caenoscelini*. Эта картина кажется типичной для филетического признака — маркируются все трибы одного подсемейства. Однако для объяснения распределения этого признака надо привлекать 9 отдельных филогенетических событий, возникновений и редукций. Это — градистический признак более низкого уровня, чем мы рассматривали ранее, поскольку при рассмотрении в масштабе триб и подсемейств он трактуется как филогенетический, а на родовом уровне дает картину цис-градистического распределения.
  57. **Ямка на мезэпимерах** отсутствует у единичных родов среди *Cryptophagini* (*Micrambe*), *Cryptosomatulini* (*Cryptothelypteris*), *Picrotini* (*Picrotus*), всех *Hypocorprini*, *Cryptafricini*, *Ephistemini* и имеется у *Atomariini*. Для объяснения такого цис-градистического распределения требуется 5 событий.
  60. **Параллельные линии на среднегрудь** имеются у многих *Atomariinae* (начиная со *Scytomaria*), а также у 6 родов *Cryptophaginae* из триб *Caenoscelini*, *Picrotini*, *Cryptophagini*. Такое цис-градистическое распределение требует для своего объяснения 9 отдельных филогенетических событий.
  68. **Продольная линия на заднегрудь** отсутствует у некоторых *Cryptophagini*, всех *Picrotini*, некоторых *Caenoscelini*, и почти всех *Atomariinae*, с несколькими редукциями в этом подсемействе. Для объяснения такого цис-распределения требуется 12 независимых событий.
  71. **Протоки желез на заднегрудь** имеются у многих *Cryptophagini*, *Hyporhagus* и высших *Atomariinae*. Для объяснения этого довольно четкого транс-распределения требуется 10 независимых событий.
  73. **Передние ветви метэпидостернита** (оценивалось распределение состояний 0 — сближены и 1 — широко раздвинуты) широко раздвинуты у разных триб *Cryptophaginae*: *Cryptophagini*, *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, *Caenoscelini*. Как и признак 54, это картина цис-градистического распределения в одном подсемействе, для объяснения которой надо предположить 7 независимых событий.
  76. **Поперечная форма выроста заднегрудь** встречается почти во всех трибах семейства и дает картину цис-градистического распределения, для объяснения которого требуется 8 событий.
  77. **Бедренные линии** имеются у немногих представителей *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, почти всех *Caenoscelini*, а также *Atomariini*. Это нечеткое транс-распределение требует для объяснения как минимум 7 независимых филогенетических событий.
  78. **Длина первого стернита брюшка** такая же, как и у всех остальных стернитов показывает картину слабого четкого цис-градистического распределения, для объяснения которого требуется постулировать как минимум 4 события.
  79. **Протоки желез на диске первого стернита брюшка** (0 — отсутствуют, 1, 2 — имеются) имеются у *Cryptophagini* и *Atomariini*. Это четкое транс-градистическое распределение требует для своего объяснения 4 независимых события.
  80. **Число протоков желез на боковом крае стернитов брюшка** (0 — отсутствуют, 1, 2 — имеются) показывает картину четкого транс-градистического распределения, требующее для объяснения 2 независимых события.
  81. **Распределение протоков желез на стернитах брюшка** (0 — отсутствуют, 1, 2, 3 — имеются) показывает такую же картину — четкого транс-распределения, для объяснения которого требуется постулировать 2 события.
  86. **Редукция дыхалец на сегментах брюшка** (0 — имеется полный набор дыхалец, 1, 2, 3, 4 — редукция некоторых дыхалец) показывает картину сильного нечеткого транс-градистического распределения: различные степени редукции наблюдаются у *Cryptophagini*, *Hypocorprini* и в высших трибах *Atomariinae*.
  87. **Проток сперматеки** склеротизованный у некоторых *Atomariinae* из триб *Hypocorprini*, *Atomariini*, что дает картину цис-градистического распределения, для объяснения которого требуется постулировать 5 событий.
  90. **Горизонтальная ориентация эдеагуса в брюшке** встречается среди *Cryptophagini* (*Henoticus*, *Mnionomidius*), *Cryptosomatulini*, *Picrotini* и среди всех триб *Atomariinae*. Это весьма нечеткое транс-распределение требует для объяснения 7 событий.
  92. **Выросты тегмена** короткие у *Striatocryptus* и почти всех *Atomariinae*. Это нечеткое транс-распределение силой 4.
  93. **Параметры слиты** у одного вида *Caenoscelis* и большинства *Atomariinae* (кроме *Alfieriella*, *Amydropa*, *Scytomaria*). Это цис-распределение, причем весьма слабое: для объяснения этого распределения требуется 5 событий.
  95. **Широкий брюшной вырост самца** редко встречается у *Cryptophaginae* (только у некоторых *Caenoscelini*), но обычен у *Atomariinae*. Это нечеткое транс-распределение небольшой силы (4).
  102. **Задние крылья** редуцированы или отсутствуют у *Mnionomidius*, *Mnioticus* из *Cryptophagini*, у *Cryptosomatulini*, *Picrotini*, *Caenoscelini*, *Hypocorprini* и у *Atomaria*. Это нечеткое транс-распределение силой 11.
  116. **Заднегрудь едва длиннее первого стернита брюшка** у некоторых *Cryptophagini*, *Cryptosomatulini*, *Caenoscelini*, *Hypocorprini*. Это нечеткое транс-распределение силой 8.

В конце главы I были рассмотрены признаки, по которым наблюдался наибольший процент полиморфизмов (табл. 4). При сравнении их списка с указанными только что признаками, по которым наблюдаются градистические распределения, видно, что оба списка в значительной мере совпадают. Т.е. в большом количестве случаев оказывается, что признаки, характеризующиеся высоким и средним процентом полиморфизмов, оказываются развивающимися параллельно в различных филогенетических стволах. Т.е. признаки, которые в данной организации (архетипе) развиваются параллельно (полиморфизм) и в пределах организации рода. Отсутствие устойчивой детерминации данного признака в данной организации сказывается на разных уровнях, что отражается в параллелизмах разного порядка: от параллелизма внутривидового и межвидового (внутриродового) до крупных параллелизмов между родами и трибами.

### 3.4. Типификация градистических распределений

В результате получен набор градистических распределений. Все они индивидуальны, поскольку выбирались для анализа только признаки, у которых нет полной корреляции (разд. 3.1). Теперь необходимо типифицировать рассмотренные выше признаки, чтобы получить их обобщенные группы, обладающие некими общими свойствами. Если при описании признаков мы рассматривали каждый признак индивидуально, учитывая все особенности его распределения, то теперь перед нами иная задача — показать сходство различных признаков, гомологизируя их. В результате признаки, обладающие сходными чертами распределения, окажутся объединенными в одну группу.

Итак, пользуясь введенными выше (разд. 3.2) понятиями, все отмеченные параллелизмы можно разбить на несколько групп, как это изображено на табл. 5. На этом рисунке интенсивность окраски ячейки отражает представленность таксонов клады на данном участке градистического распределения, т.е. вовлеченность данной клады в рассматриваемое распределение. Т.е. если большинство (более 75%) терминальных групп данной клады (родов трибы) вовлечено в параллелизм, окраска ячейки будет черной, а чем меньший процент терминальных групп образует параллелизм, тем светлее будет окрашена ячейка. Использовались градации: 75 и более процентов, 50%, 25%, 10%. В светлые ячейки вписаны обозначения названий родов, которые вовлечены в параллелизм.

Первая группа включает четкие трансградистические распределения, которые охватывают высшие трибы обоих подсемейств. Это распределения признаков 28, 37, 49, 51, 71, 79, 80, 81, охватывающие *Cryptophagini*, а также некоторые трибы *Atomariinae*. Эту группу градистических распределений назовем градой 1. Средняя сила этой грады — 5,1, средняя мощность 0,14.

Следующая группа включает признаки, иногда охватывающие низшую трибу *Cryptophaginae* — *Caenoscelini*, а среди *Atomariinae* выделяющие обычно одну или несколько высших триб. Это признаки 6, 31, 42, 45, 77. Средняя сила грады 2 — 5,6, средняя мощность — 0,06.

Третья группа менее четкая, некоторые входящие в нее признаки включают также *Cryptosomatulini* из *Cryptophaginae*, и все признаки этой группы включают также все подсемейство *Atomariinae* в целом, в том числе и низшую трибу *Hurosoragini*. Это признаки 57—0, 76, 90, 78—0, 86, 92. Эти признаки образуют две подгруппы: 57—0, 76 и 90 включают *Cryptosomatulini*, а 86, 92 — не включают. Сред-

няя сила грады 3 — 6,3, средняя мощность 0,04. Все эти грады асимметричны, т.е. указывают (в большей или меньшей степени) на взаимоотношения высших отделов одной клады с основанием другой клады.

Четвертая группа градистических признаков показывает транс-градистическое распределение, включающее всех представителей семейства, кроме низшей трибы каждого подсемейства. Средняя сила 7,3, средняя мощность 0,03.

Пятая группа дает нам цис-градистическое распределение, включающее представителей трибы *Cryptophagini* с одной стороны, низших *Cryptophaginae* и представителей всех триб *Atomariinae* — с другой. Это признаки 4, 22, 26—0, 60, 68, 116. Средняя сила этой грады 8, средняя мощность 0,04.

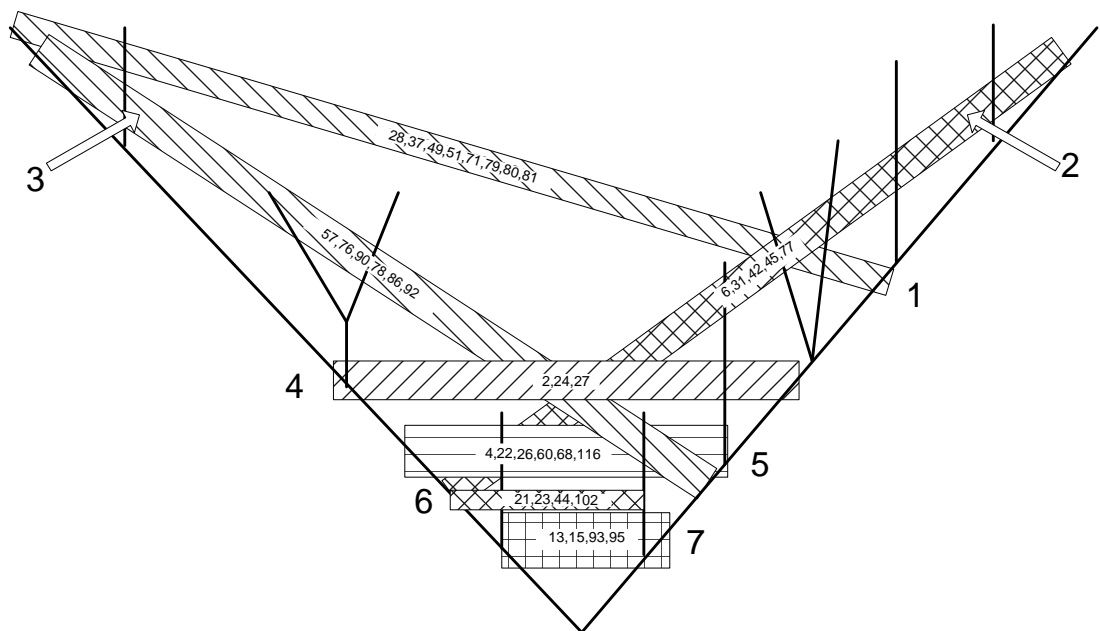
В шестой группе мы можем наблюдать картину, подобную группе 5, но только в подсемействе *Atomariinae*: признаки этой группы (21, 23, 44, 102) обычно связывают высших атомариин, низших атомариин и представителей всех триб криптофагин. В отличие от аналогичной картины для *Cryptophaginae*, здесь ситуация менее четкая. Признаков этой группы мало, и они все объединены тем, что включают *Hurosoragini*+*Cryptophaginae*, но все они в разной степени (обычно небольшой) захватывают высших *Atomariinae*. Средняя сила грады 6 — 8,3, средняя мощность 0,04.

В седьмой группе, включающей распределение по признакам 13, 15—0, 93, 95, объединены одно подсемейство с низшими представителями другого (все трибы *Atomariinae* и *Caenoscelini* из *Cryptophaginae*). Средняя сила грады 7 — 4,8, средняя мощность 0,08. Грады с четвертой по седьмую более или менее симметричны, т.е. указывают на параллелизм одноуровневых участков разных клад.

Тем самым при рассмотрении град 4, 5, 6 становится ясно, что корневые трибы обоих подсемейств лежат ниже определенного уровня организации, в который вовлечены в большинстве своем представители остальных триб. Особенно важной в этом отношении оказывается града 4. Отметим, что для понимания град чрезвычайно важным оказывается то «место», к которому относится данная града. Перечисленные выше свойства град имеют отношение к ее обоснованности, а «место прикрепления» на кладограмме определяет таксономический (и морфологический) смысл грады.

Выделяется также еще две группы асимметричных цис-градистических признаков (грады 8 и 9), объединяющих в основном представителей одного подсемейства (*Atomariinae*: 46—0, 87; *Cryptophaginae*: 54, 73). Средние силы этих град соответственно 4 и 8, средние мощ-





**Рис. 24.** Кладограмма Cryptophagidae с наложенными на нее обобщенными градами. Прямоугольники обозначают грады, густота штриховки — мощность грады, высота прямоугольника обозначает силу грады. Внутри прямоугольников, обозначающих грады, вписаны номера конкретных градистических распределений, по которым образована эта града.  
**Fig. 24.** The cladogram of Cryptophagidae with generalised grades superposed. The rectangles denote grades, hatching density — the grade's capacity, the height of rectangle — the grade's strength. Within the rectangles denoting grades are numbers of the specific gradistic distributions forming the grade.

ности — 0,05 и 0,03. По сравнению с другими градами в эти входит относительно небольшое количество признаков. В десятой граде всего один признак, связывающий один из родов *Saenoscelini* с высшими *Atomariinae*. Наиболее важные сведения об уровне отношений многообразия, входящего в исследуемую кладограмму, удалось получить при анализе первых семи град.

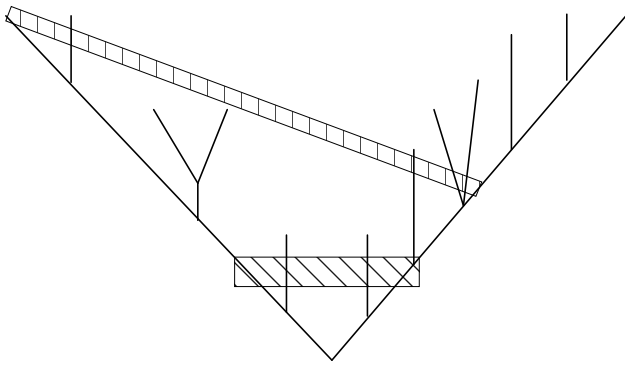
### 3.5. Наложение град на кладограмму

Получив такую обобщенную картину в результате типификации градистических признаков, мы можем наложить ее на кладограмму. Несмотря на давнюю традицию работы с градами, в соответствующей литературе почти нет примеров объединения кладистического и градистического анализа в какой-либо форме. Одним из немногих исключений является работа Еськова и Зонштейна (Eskov, Zonshtein, 1990). В этой работе не обсуждаются методы обобщения конкретных градистических распределений (хотя использованы именно обобщенные грады), не анализируются возможные случаи противоречия град друг другу и т.д. Однако необходимо отметить сам факт совмещения кладистического метода и построения град с применением результата к построению системы (таксоны дифференцируются в клады и маркированы градами). Методологический аспект в этой работе не рассматривается, а сама ситуация с

градами выглядит достаточно простой (грады параллельны, расположены только у вершины клад).

Итак, накладываем полученные в предыдущем разделе обобщенные градистические распределения (грады) на кладограмму (рис. 24). Как видно из этого рисунка системы обобщенных град, большое число признаков связывает высшую трибу *Cryptophaginae* и различный по составу комплекс высших триб *Atomariinae*. Имеется также несколько мощных град иного расположения, эти грады параллельны друг другу, расположены у основания кладограммы и указывают на сходство базальных клад. В целом получается несколько асимметричная картина.

Описывая эту картину, надо отметить, что в основании обеих ветвей распределение градистических признаков симметричное. Это означает, что в начале развития групп семейства, при развитии первых триб каждого подсемейства, стратегии развития групп еще не были выработаны и происходящее развитие было достаточно однородным в обоих подсемействах. Группы разделились еще очень недавно и запас относительной новизны каждой ветви был еще невелик, так что процессы, происходящие в каждом подсемействе, были весьма сходными и определялись в основном тем, что было получено в качестве унаследованной основы от общих предков всех *Cryptophagidae*. Сходство процессов, протекавших в начале кладогенеза, подтверждается расположением град № 4, 5, 6 и 7.



**Рис. 25.** Кладограмма Cryptophagidae с наложенными на нее обобщенными градами. Оставлены только обобщенные грады, принципиально отличающиеся своим положением на кладограмме. Обозначения как на рис. 24.

**Fig. 25.** Cladogram of Cryptophagidae with superposed generalised grades. Only grades essentially differing in their position within the cladogram are left. Designations as in fig. 24.

Однако в дальнейшем ситуация изменилась. Грады № 1 и 3 показывают, что наблюдается сходство высших Cryptophaginae и базальных клад Atomariinae. Эти грады не симметричны относительно кладограммы в целом. Града 2 указывает на противоположный по характеру параллелизм между высшими Atomariinae и корневыми кладами Cryptophaginae. Вклад этой грады в общую картину сходства может учитываться лишь при более детальном разборе, поскольку суммарная мощность и сила град 1 и 3 значительно превосходят соответствующие показатели грады 2. В результате всю систему град в целом схематично можно представить так, как это показано на рис. 25 (без учета вклада обобщенной грады 2).

На этом рисунке не сделано никаких качественных изменений в строении фил и град. Четыре крупных грады (4, 5, 6 и 7), охватывающие большинство градистических признаков, объединены в одну горизонтальную граду, как если бы события, маркируемые этими градами, происходили примерно одновременно в обоих стволах. Грады 1 и 3 тоже объединены в одну наклонную относительно всей кладограммы граду. И в результате этого несложного преобразования картина развития подсемейств приобрела несколько иной смысл.

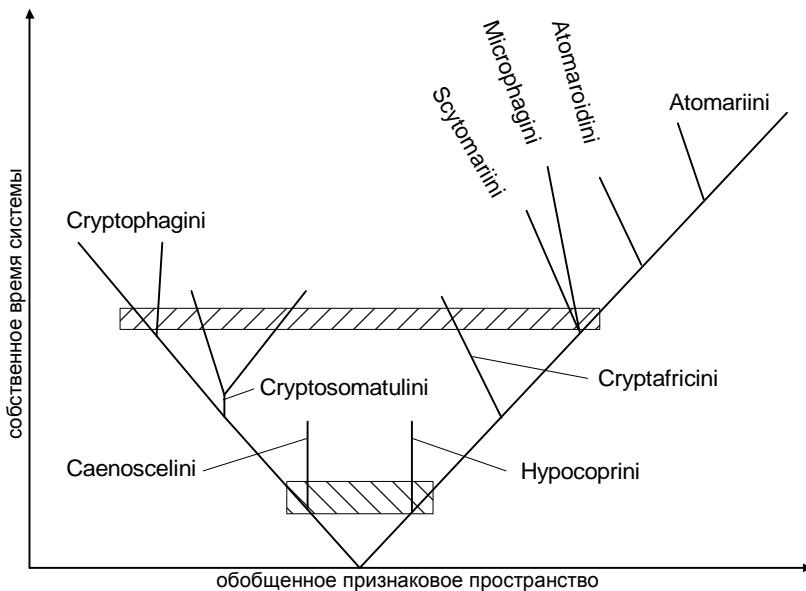
Если мы взглянем на картину град в целом, то обнаружим параллелизмы верхних областей одного подсемейства и нижних — другого. Эти системы параллелизмов имеют разную мощность, почему мы и можем говорить об ориентации дерева, построенного типохронологическим методом, как это показано на рис. 25. Но в целом, учитывая всю систему параллелизмов, можно утверждать, что в дальнейшем развитии семейства проявлялись те же черты, что и у самого его корня: подсемейства продолжали независимо набирать синдромы признаков, к которым их вели тренды их наличной организации. Эволюция подсемейств шла мозаично, в разных ветвях разные системы признаков развивались с разной скоростью и в разной последовательности. Именно поэтому те признаки, которые развивались в основании ветви одного подсемей-

ства, имеют параллели среди высших представителей другого. Если бы не наблюдался эффект мозаичности, все грады не пересекались бы, были более или менее параллельны.

Наблюдаемый эффект мозаичности развития с одной стороны указывает на то, что имеется общая стратегия развития всего семейства, имеется некий ансамбль признаков, который постепенно “набирается” независимыми путями в разных кладах. С другой стороны, та же мозаичность указывает на то, что разные подсемейства избрали разные стратегии развития внутри общей стратегии всего семейства. Именно поэтому одной ветви оказалось удобным сразу развить некую структуру, а другая ветвь эту структуру вырабатывает значительно дольше.

Итак, можно видеть, что процессы, происходящие среди высших триб каждого подсемейства, имеют аналогии в другом подсемействе. Однако большинство таких аналогий связывают самую высшую трибу Cryptophaginae (Cryptophagini) (иногда с небольшими включениями представителей другой высшей трибы — Cryptosomatulini) и разные участки кладогенеза другого подсемейства. То есть грады расположены более компактно в пределах подсемейства Cryptophaginae и менее — среди Atomariinae. Сам уровень организации, помеченный этими градами, показывает уровень самостоятельности развития обоих подсемейств.

Пользуясь изложенной выше презумпцией одновременности, можно предположить, что события, маркирующие параллелизмы в обоих подсемействах, произошли в один момент филогенетического времени. То есть предполагается, что процессы развития, которые шли в соответствующие отрезки времени — до появления признаков грады и после их появления — существенным образом сходны, так что в обоих филогенетических стволах можно выделить сходные стадии. Это и означает, что время, отмеченное определенным уровнем развития, для обоих стволов примерно одно и то же. В этом случае можно изобразить эту картину так, как показано на рис. 26. На этом рисунке для иллюстрации кладограмма повернута таким образом, чтобы подчер-



**Рис. 26.** Кладограмма Cryptophagidae с наложенными на нее обобщенными градами. Применяя презумпцию одновременности, добиваемся параллельности обеих град при сохранении равного расстояния между узлами кладограммы. Обозначения как на рис. 24.

**Fig. 26.** Cladogram of Cryptophagidae with superposed generalised grades. According to the simultaneity presumption, both grades are made parallel with equal distances between cladogram nodes preserved. Designations as in fig. 24.

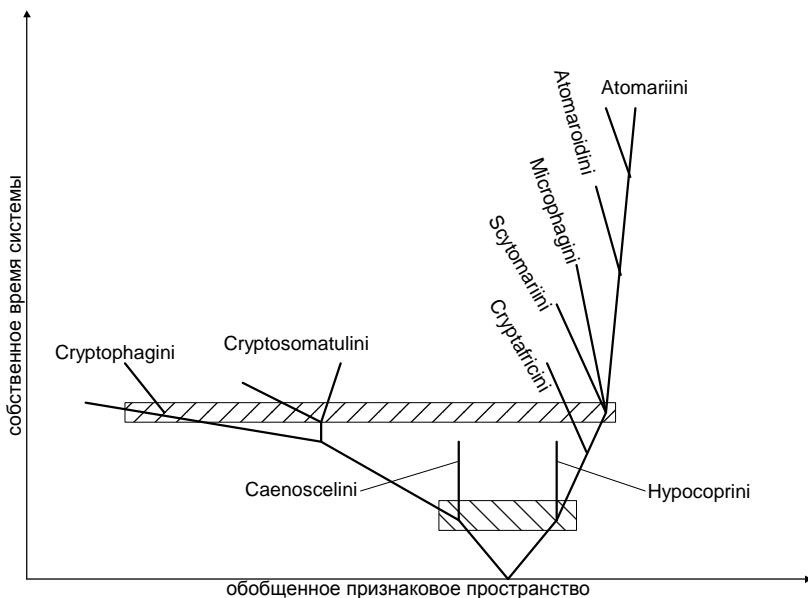
кнуть постулируемую одновременность событий, маркирующих верхнюю граду.

Без понятия о презумпции одновременности можно обойтись в том смысле, что эта презумпция имплицитно содержится в представлении об уровне организации. Достаточно указать на наличие такого уровня, чтобы высказать утверждение об относительной прогрессивности (и скорости эволюции) соответствующих групп по отношению к этому уровню. Однако упомянутая презумпция не является лишней, поскольку ее введение делает явным то основание, по которому мы можем делать выводы из представления об уровне организации. Т.е. презумпция в данном случае является не эмпирическим обобщением, а логическим инструментом анализа представления об уровне организации (именно в этом смысле и был введен сам термин “презумпция”: как инструмент анализа, а не как вывод из некоторой массы накопленных фактов).

Но и это еще не все. Можно утверждать, что система град, при наложении на кладограмму, определяет ее геометрическую форму. Уже на рис. 24 видно, что грады определяют относительную длину ветвей: мы предполагаем, что базальные клады не “достаю” до уровня, на котором проходит, например, града 1, поскольку они не входят в эту граду. Теперь же можно видеть, что изучение геометрической формы кладограммы с помощью град дает еще более тонкие результаты. Если мы воспользуемся презумпцией типохронологии для обеих град рис. 25, мы должны получить картину, отражающую новую форму кладограммы. Ветви кладограммы при этом приобретают разную длину (рис. 26) или разный наклон на разных участках — при ином способе изображения (рис. 27). Если же

учесть систему сходств, которая отражена в граде 2, то форма дендрограммы будет еще более сложной. Еще сложнее будет картина, если учесть изменение формы кладограммы градами не только на обобщенной кладограмме триб, но на детальной кладограмме родов.

На указанных рисунках (26; 27) кладограмма помещена в систему координат, что несколько отличается от принятого способа изображения кладограммы в кладистической литературе. В связи с этим следует пояснить смысл осей координат. Прежде всего надо сказать, что эти оси представляют собой функции, означенные только в проекциях узлов кладограммы, то есть это не непрерывные функции. Ось «у» является некоторой функцией времени и отражает последовательность кладистических событий. Это собственное время эволюирующей системы. Несколько более сложным является понимание оси «х». На этой оси отложена некоторая функция, отражающая сочетание признаков. Это функция, означенная в признаковом пространстве данной организации (признаковое пространство — многомерное пространство, по осям которого отложены значения признаков). Это «обычное» признаковое пространство преобразовано по определенному закону. Его достаточно трудно представить в аналитической форме, и тем не менее он вполне строго определен: это преобразование исходной матрицы признаков, использованной для построения кладограммы, по кладистическим правилам, отраженным в кладистическом алгоритме. Ось «х» представляет собой обобщенное признаковое пространство. Тем самым операция помещения кладограммы в систему координат является вполне законным методом представления результатов кладистического анализа.



**Рис. 27.** Кладограмма Cryptophagidae, с наложенными на нее обобщенными градами. Применяя презумпцию одновременности, добиваемся параллельности обеих град при сохранении общей длины дерева в обоих подсемействах. Соответственно, форма кладограммы изменяется. Обозначения как на рис. 24.

**Fig. 27.** Cladogram of Cryptophagidae with superposed generalised grades. According to the simultaneity presumption, both grades are made parallel with total length of the tree in both subfamilies preserved. The shape of the cladogram changes accordingly. Designations as in fig. 24.

Благодаря градам можно говорить о скорости эволюции и относительной прогрессивности групп. Появляется точка отсчета, позволяющая связать различные ветви кладограммы и указать (относительно этой точки отсчета, т.е. грады) на относительную скорость происходящих изменений. Ранее у нас не было возможности высказать что-либо относительно синхронизации процессов в разных подсемействах и разных трибах Cryptophagidae. Процессы развития на удаленных участках кладограммы оставались несоизмеримыми, поскольку достаточно ясно, что единственный имеющийся на кладограмме параметр для такого сравнения — подсчет числа ветвлений — приводит к абсурдным выводам (поскольку зависит от числа исследуемых таксонов). Теперь, после применения градистического анализа и типохронологии, впервые можно делать объективированные утверждения об этих процессах развития.

На рис. 27 равный угол расхождения клад у корня дерева обозначает тот факт, что на начальных этапах кладогенеза Cryptophagidae эволюция шла примерно с одинаковой скоростью в обоих подсемействах. На этих участках кладогенеза трибы (Caenoscelini и Hupocoprini) обладают примерно равным уровнем прогрессивности. Поскольку грады, размещающиеся в основании кладограммы, параллельны друг другу (рис. 24), можно сказать, что таксоны, соответствующие корневым клатам, достигли равной высоты организации. Затем ситуация изменилась, и скорость изменений в подсемействе Atomariinae начала все более значительно превышать соответствующий показатель Cryptophaginae (без учета грады 2). Те черты строения, которые достаточно рано (и на различных этапах) были выработаны в пределах Ato-

marinae, развились все вместе у Cryptophaginae на более поздних стадиях кладогенеза.

Можно высказать объективированное утверждение о скорости эволюции в интересующих нас группах семейства Cryptophagidae. Atomariinae в целом эволюируют в 3 раза быстрее, чем Cryptophaginae. То есть теперь можно говорить о количественном измерении скорости эволюционных изменений. Поскольку до момента приобретения общей с другим подсемейством системы конкретных град (града 3, рис. 24) Cryptophaginae образовали три крупных клата (трибы), а Atomariinae — одну, можно сказать, что в собственном времени системы одно подсемейство эволюирует в три раза быстрее другого. Кроме того, с момента расхождения подсемейств и до формирования терминальных клата Cryptophaginae образовали три крупных клата, а Atomariinae — 5.

Важно здесь обратить внимание на то, что можно обосновать ту точность, которую имеет подобная оценка скорости изменений. Высказывание “в 3 раза быстрее” интересно не просто указанием точного числа, а тем, что существует возможность проверять и уточнять эту величину, точно зная, из каких соображений делается это высказывание (подсчет числа ветвлений до достижения грады). Помимо этого, важно помнить, относительно чего делаются эти высказывания. Только исходя из значимости выявленной грады для эволюционных изменений, т.е. опираясь на показатели ее силы и мощности, можно говорить, что скорость изменений имеет определенную величину. Все суждения подобного рода имеют смысл только относительно обозначенной системы параллелизмов и говорят об измерении собственного времени системы, которое далеко не во всех случаях вполне

гомоморфно абсолютному времени (т.е. собственное время системы может течь быстрее или медленнее).

В этом (и только в этом) смысле можно говорить, что эволюция Atomariinae шла «быстрее» — по отношению к другому подсемейству они «набрали» отмеченный уровень организации за одну единицу времени, в Cryptophaginae — за три единицы времени. Если рассматривать эти события только в собственном времени развивающейся системы, безотносительно к происходящему в другом подсемействе, то в этом смысле развитие Cryptophaginae было богаче событиями, то есть время «для них» шло быстрее, поскольку до достижения рассматриваемого уровня организации (достижение грады 3) Cryptophaginae пережили три крупных кладиических события (развитие трех триб), а Atomariinae — одно подобное событие, т.е. в собственном времени Atomariinae было мало события, оно беднее содержимым и потому течет «медленнее».

С точки зрения рассматриваемого уровня организации развитие семейства завершается с достижением этого уровня, поскольку мощных параллелизмов, расположенных более высоко (например, связывающие вершинные «веточки»), не обнаруживается. При этом Atomariinae достигли этого уровня быстро и дальнейшее их развитие было только повторением (с точки зрения существенности достижения уровня организации, маркируемого градой). Cryptophaginae, напротив, только к концу своей эволюции достигли этого уровня. Т.е. развитие Cryptophaginae завершилось в существенных своих чертах развитием уровня организации, маркированного первой и третьей градами, а эволюция Atomariinae продолжалась, и процессы, которые шли среди Atomariinae, не имели аналогий среди Cryptophaginae.

С другой стороны, рассмотрение грады 2 показывает, что имели место и противоположные процессы (хотя и в значительно меньшей степени). По признакам, входящим в граду 2, наблюдается сходство корневых клад Cryptophaginae и всех Atomariinae. По этим признакам развитие Atomariinae завершилось событиями, маркированными градой 2, а эволюция Cryptophaginae продолжалась таким образом, что мы не сможем найти аналогий этому развитию среди Atomariinae. В частности, развитие бульдозерных структур идет в основном у Cryptophaginae, и это развитие, в свою очередь, почти не имеет аналогов среди Atomariinae.

Некоторые следы бульдозерных структур есть у Atomariinae (поперечная линия на затылке — у *Cryptogasterus*, *Anitamaria*, утолщение передних углов переднеспинки — у *Atomaroides*, *Crypto-*

*gasterus*, *Anitamaria*, *Microphagus* и т.д.). Но у Atomariinae такие структуры являются достаточно случайными чертами их организации, а у Cryptophaginae эти признаки становятся таксонообразующими: в высших трибах роды различаются во многом (помимо других признаков) по структурам бокового края переднеспинки. Т.е. у Cryptophaginae соответствующие стилистические мероны образуют новый архетип, а у Atomariinae бульдозерные структуры проявляются редко, лишь в качестве стилистических признаков. Образование (у Cryptophaginae) из таких признаков нового архетипа, собственно, и означает, что развитие обоих подсемейств на высших отрезках кладогенеза не имеет аналогий в другом подсемействе.

Тем самым грады в общем случае задают уровни организации, которые проходит эволюирующая система. Конечно, термин “уровни организации” пригоднее при рассмотрении достаточно высокоранговых таксонов и оценки крупных функционально-морфологических изменений. Града в этом смысле является более общим термином, которым можно обозначать и мелкие изменения организации, не влекущие за собой существенной перестройки архетипа таксона. Градистический анализ является формализованным методом исследования уровней организации любой эволюирующей системы. Язык описания этого явления может быть выбран самый разный — можно говорить об уровнях организации или градах, можно целиком перевести это описание на язык архетипов и рассматривать «синхронизацию ветвей по строению архетипов», об образовании нового архетипа из стилистических напластований и появлении в результате этого процесса несравнимости (в определенных пределах) строения результирующих архетипов. Понятно, что морфологическая сторона вопроса легче обсуждается на языке архетипов и меронов, а эволюционные аспекты — легче на языке клад и град, но суть вопроса от этого не меняется.

Очень интересный вывод из рассмотренного распределения град — тот, что события и их значимость оцениваются по-разному в зависимости от того, какой синдром признаков рассматривается. При изменении этих параметров меняются такие оценки, как “продвинутые” и “регрессивные” черты группы, “прогрессивная” группа или “повторяющая все тот же достигнутый уровень организации”. В зависимости от выбранного синдрома признаков меняется и время, в котором рассматривается течение процесса, т.е. имеется в виду собственное время системы или относительное (в частности, несмотря на игру слов, «абсолютное» время рас-

смотрения: ведь абсолютное время является собственным временем, отнесенным к некой оси, полагаемой в определенных пределах постоянной). Однако эти разнообразные оценки могут быть объективированы (т.е. представлены в виде объекта, сделаны предметом, доступным познанию; это вовсе не полный синоним термина «объективный» — антонима «субъективного») при точном указании, с какой точки зрения и для каких условий они высказываются. Помимо того, сама возможность таких высказываний открывается только после проведения градистического анализа. Ранее, имея только кладограмму, мы не могли говорить о таких чертах развития группы сколько-нибудь объективно.

Напомню, что кладограмма не позволяет сопоставлять относительное время различных клад после их ответвления друг от друга. В этой главе описывается метод сопоставления таких клад посредством наложения град. Т.е. благодаря применению методов типохронологии упорядочиваются события, появляется возможность сопоставить ранее несопоставимые события. Изменение геометрической формы кладограммы (рис. 27) с помощью град и изображает установление временных соотношений, что, в свою очередь, позволяет объективировать оценки скорости изменений отдельных признаков и всего процесса филогенетического развития. Из упомянутого рисунка видно, что *Atomariinae* развиваются втрое быстрее *Cryptophaginae*. Важно отметить, что благодаря типохронологической оценке мы не только можем сказать, что одна группа развивается быстрее, чем другая, и указать, на сколько быстрее, но можем также сформулировать, чего стоит эта точность, эта количественная (хотя, может быть, и весьма приближительная) оценка, чем точность обусловлена и, значит, на сколько этой оценке скорости можно доверять. В нашем случае оценка скорости изменений таксонов опирается на выделение и гомологизацию признаков (гл. I), построенную с использованием этих признаков кладограмму (гл. II), выделение конкретных градистических распределений и формулировку обобщенных град, в результате чего и появляется возможность оценить скорость изменений.

### 3.6. Морфологический смысл выявленных град

Очевидным недостатком приведенного выше описания град является отсутствие функционального их осмысления. В случае *Cryptophagidae* мы можем только выделить граду, но указать ее смысл пока не представляется воз-

можным. В самом деле, одна из наиболее четких град (первая) включает следующие признаки: 28, 37, 49, 51, 71, 79, 80, 81. Что это за признаки?

28 — железы на голове; 37 — видоизменения передних углов переднеспинки; 49 — два протока желез в передней части простернума; 51 — протоки желез, открывающиеся на боковом крае переднеспинки; 71 — протоки желез на заднегруди; 79 — протоки желез на диске первого стернита брюшка; 80 — число протоков желез на боковом крае стернитов брюшка; 81 — распределение протоков желез на стернитах брюшка. Все эти признаки касаются желез в различных отделах тела (признак 37 — поскольку видоизменения передних углов часто связаны с наличием желез).

Итак, оказывается, что все признаки, имеющие сходные распределения по таксонам и потому попавшие в первую граду, имеют содержательное сходство, — все они касаются желез на теле. Значит ли это, что эти железы выполняют сходную функцию? Какую? Это пока не известно. Однако представляет интерес, что с помощью метода градистического анализа оказалось возможным найти корреляцию такой внешне разрозненной группы признаков, несмотря на то, что в этом поиске не было возможности опереться на известную значимость некоего синдрома признаков. Таким образом, описанный метод построения град выявляет корреляции признаков. Доказав наличие корреляции, можно предполагать, что эти признаки связаны в функциональный аппарат. Такой метод позволяет целенаправленно ставить задачи изучения функций и смысла структур, исходя лишь из формализованным образом проведенного анализа их распределения.

Приведем здесь значения и других градистических признаков (состояния соответствующих признаков указаны в разделе 3.3, при описании распределений; в большинстве случаев для признака имеется в виду состояние 1 по умолчанию, состояние 0 оговаривается специально). Вторая града характеризуется следующим набором признаков: 6, 31, 42, 45, 77. 6 — булава усика, 31 — общая форма переднеспинки, 42 — линии на выросте переднегруди, 45 — внутренняя замкнутость передних тазиковых впадин, 77 — бедренные линии. Большинство этих признаков связаны со строением переднего отдела тела, в основном головы и переднегруди. По-видимому, комплекс этих признаков определенным образом связан с особенностями локомоции (ориентация, общая форма тела, характер крепления мышц).

Третья града состоит из признаков: 57—0, 76, 90, 78—0, 86, 92. 57 — ямка на мезэпиме-

рах, 76 — поперечная форма выроста заднегруди, 90 — горизонтальная ориентация эдеагуса в брюшке (первая подгруппа), 78 — длина первого стернита брюшка, 86 — редукция дыхалец на сегментах брюшка, 92 — выросты тегмена (вторая подгруппа). Первая подгруппа признаков касается деталей строения средне- и заднегруди (включая признак 90, так как ориентация эдеагуса, вероятно, задается устройством крепления его протоков, которые прикрепляются именно в заднегруди). Вторая подгруппа в основном связана с деталями строения брюшка. В связи с тем, что признаки этих подгрупп не только скоррелированы, но и закономерно связаны в пределах тагм тела, можно с достаточной уверенностью высказать предположение о том, что признаки каждой подгруппы в отдельности входят в определенный функциональный аппарат.

Четвертая града связана со строением переднего отдела тела: 2, 24, 27. 2 — пунктировка простернума, 24 — глазные хеты, 27 — сужение головы позади глаз.

Пятая града состоит из признаков 4, 22, 26–0, 60, 68, 116. 4 — длинный последний членик усика, 22 — гулярные швы, 26 — поперечная линия на затылке, 60 — параллельные линии на среднегруди, 68 — продольная линия на заднегруди, 116 — длина заднегруди относительно первого стернита брюшка. Эти признаки также касаются преимущественно строения переднего отдела тела (строение головы, средне- и заднегруди). Возможно, эти признаки объединяет то, что большинство из них связано с развитием разного рода гребней и швов на кутикуле. Можно предположить, что большинство этих структур связано с увеличением прочности тела и его сочленений. По-видимому, града маркирует альтернативные пути укрепления тела в связи с различными типами нагрузок. Так, у большинства *Atomariinae* нет поперечной линии на затылке и удлинённой среднегруди, зато присутствуют параллельные швы на среднегруди, способствующие увеличению прочности грудного отдела и более жесткой связи между сегментами груди. У большинства *Cryptophagini*, напротив, сочленение этих сегментов груди не укреплено дополнительно, зато имеется поперечная линия на затылке, способствующая более устойчивому положению головы, а также увеличен птероторакс.

В шестую граду входят признаки 21, 23, 44, 102. 21 — выступ на щеке, 23 — редуцированные глаза, 44 — зарубка на гипомероне, 102 — редукция задних крыльев. Относительно этой грады можно сказать, что половина составляющих ее признаков связана с редукцией (глаз, крыльев). Такие признаки требуют особенно

осторожного отношения, поскольку могут многократно возникать вновь. Возможно, именно относительная легкость возникновения/исчезновения данных признаков и послужила одной из причин возникновения данной грады.

Седьмая града включает признаки: 13, 15–0, 93, 95. 13 — ширина первого членика лабиальных пальцев; 15 — поперечный гребень на ментуме; 93 — параметры слиты; 95 — широкий брюшной вырост самца. Пока нет возможности указать, что объединяет эти признаки. Распределение признаков по градам показано на табл. 6.

В группах, хорошо изученных морфологически и функционально, грады маркируют некие важные уровни организации. Так, достаточно понятно, что означает параллельная маммализация разных отрядов тероморфных рептилий (Tatarinov, 1985). Однако слабая изученность морфологии жуков (и *Cryptophagidae* в частности) не позволяет разрешить задачу функционального описания найденных групп скоррелированных признаков. Требуются детальные разработки функционального значения многих десятков и сотен признаков, чтобы описанная выше картина распределения град приобрела конкретный биологический смысл. Пока же следует удовлетвориться выявлением этой системы град и установлением метода, который позволяет достаточно формализованно (т.е. единообразно, со сравнимыми результатами) выделять грады в группе любой таксономической принадлежности и любого объема.

Обратим внимание на то, что признак, распределение состояний которого дает градистическое распределение и выделяет параллельное развитие двух удаленных клад, при этом может являться признаком, выделяющим монофилетические таксоны. На классическом языке сравнительной анатомии это означает, что аналогии могут являться гомологиями, а гомологии — аналогиями, т.е. выделение этих классов сходств зависит от задачи исследования, а не от природы самих признаков. Тем самым гомология (в смысле Ремане) является основанием для усмотрения сходства двух морфологических образований, а природа этого сходства (унаследованная или возникшая параллельно) определяется особым исследованием уже установленных гомологий.

За внешней запутанностью терминологии (по причине большой давности проблемы и многообразия высказанных точек зрения) скрывается достаточно простой факт. Не существует признака, который априорно, до исследования отношений таксонов, говорил бы о родстве исследуемых форм. Значит, то, что некое распределение состояний признака сообщает исследователю, выясняется путем сравнения распределения

состояний нескольких признаков (это положение многократно отмечалось в специальной литературе по филогенетике, сравнительной анатомии и т.д. и является прямым следствием целостности изучаемого биологией объекта). Расшифровывая «показания» различных распределений признаков, проводя итеративные операции, исследователь выясняет, каким признакам в данном конкретном случае следует доверять и как следует трактовать отношения групп. Поэтому то, что градиристический признак выделяет одновременно две монофилетические группы (скажем, вершинные участки двух относительно далеко разошедшихся стволов) не делает его хуже филетического признака, выделяющего единственную кладу. О том, «хорош» данный признак или «плох», говорит полнота, с которой он выделяет кладу, т.е. надежность этого признака, его устойчивость, которая позволяет с уверенностью использовать данный признак для установления родственных отношений новых форм, впервые вовлекаемых в исследование. Тем самым может оказаться, что градиристический (по характеру распределения) признак является «хорошим» для установления родственных отношений, а некий филетический (по распределению) признак оказывается мало ценным в этом отношении. Отсюда и может воследовать терминологическая путаница: ведь градиристический признак на классическом языке сравнительной анатомии формально должен быть назван аналогией, которая, тем не менее, свидетельствует в данном примере о монофилетическости группы и с содержательной точки зрения в рамках данной группы может быть названа гомологией.

Возвращаясь к описанию град, отметим, что каждая установленная града представляет собой набор сведений о корреляции признаков, которые ранее полагались не связанными между собой. Свойства грады (сила, мощь) свидетельствуют о степени достоверности такой корреляции. Объяснение корреляции таких признаков является самостоятельной морфологической задачей (для эмбриолога или функционального морфолога). Обычно функциональная морфология занимается изучением функционального смысла вариаций известных функциональных аппаратов. Благодаря описанному выше методу выделения град появляется возможность формализации иного подхода: перед функциональной морфологией лежит набор признаков, входящих, возможно, в один функциональный аппарат, и функциональный морфолог должен «собрать» этот аппарат из частей, уяснив его смысл. Конечно, морфологи «собирали» таким образом функциональный аппарат множество раз, когда им хотелось это

сделать. Здесь утверждается лишь то, что описанный метод выделения град, установления корреляций и т.д. позволяет это делать регулярным образом: по сути, любой пример градиристического анализа может быть переформулирован в качестве задачи для функционального морфолога.

Тем самым выявление град открывает собой программу исследований, представляющих собой итеративную процедуру. Морфологическое описание признаков сменяется серией операций с таксонами (построение кладограммы, построение град, ранжирование таксонов по уровням организации), а из этих таксономических процедур вытекают новые задачи для морфолога: объяснение полученных корреляций. Таким путем могут быть получены независимые гипотезы о составе (и наличии) функциональных аппаратов. Вместо принятого сейчас исследования какого-либо функционального аппарата на всем таксономическом разнообразии, когда состав аппарата полагается известным и выясняются лишь его вариации, появляется возможность независимой проверки состава аппаратов и «подсказок» со стороны таксономии относительно новых функциональных аппаратов.

Эта процедура является итеративной, поскольку морфолог, проведя исследование функциональной составляющей признаков, образующих граду, может изменить саму таксономическую задачу. Могут быть указаны неверные (или новые) гомологизации, указано на изменение состава коррелирующих признаков. Все это приведет к изменению исходных условий, построению несколько иной кладограммы с новыми градами, что, в свою очередь, проверяет предположения морфолога.

В результате открывается возможность регулярно, с применением четкого формализованного метода, получать результаты, свидетельствующие о достижении различными кладами общего уровня организации. Описанный выше метод может применяться на любом таксономическом уровне — от видового до уровня царств — различаться будут только значения, которые мы придаем выявленным градам (вряд ли на видовом уровне стоит говорить об уровнях организации). Применимость метода на любом уровне говорит о его автотомодельности (в данной работе принципиально одинаковая картина филумов и пересекающих их град различного масштаба наблюдалась от уровня родов до семейств). Достоинством этого метода является его не меньшая, чем у кладистики, объективность. Конечно, грады можно было выделять и иными способами, и не обязательно это делать на основе компьютерной обработки признаков. Однако именно благодаря введению



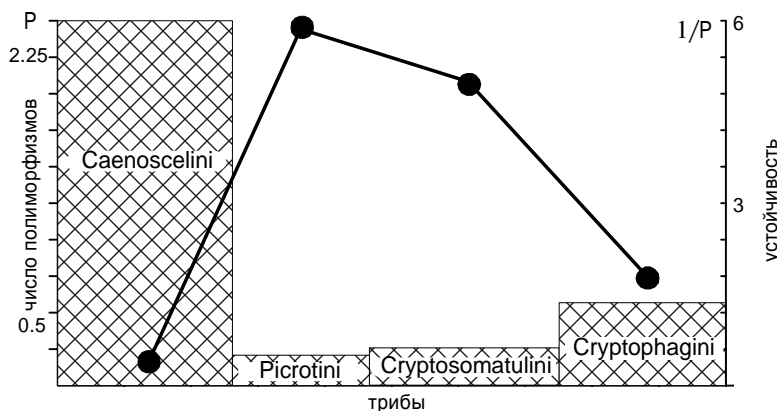
нового метода построение град становится столь же упорядоченным, как и построение клад, а результатом последовательного применения кладистического и градилистического анализа является установление темпоральных отношений между всеми участками кладограммы. Метод градилистического анализа открывает возможность систематически получать весьма интересные для биолога результаты, которые ранее, при использовании традиционных качественных методов, удавалось получать лишь достаточно редко (Татаринов, 1976; Tatarinov, 1985). Данное направление можно назвать анагенетикой (аналогичные термины: кладистика, фенетика), что подчеркивает связь с построением системы параллелизмов и объективирующих, подобных кладистическим, процедур.

### 3.7. Анализ полиморфизмов

В гл. I были рассмотрены результаты, вытекающие из изучения полиморфизмов признаков. В этом разделе мы рассмотрим другой аспект проблемы полиморфизмов — полиморфизм таксонов по соответствующим признакам. Это достаточно важный показатель общей морфологической устойчивости таксона, поскольку

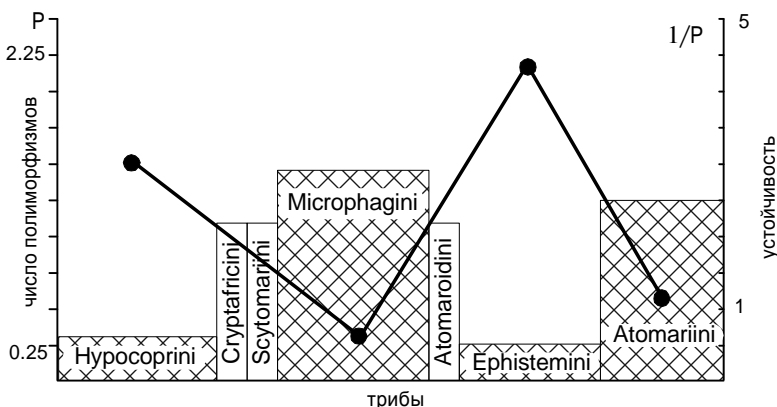
ку любой полиморфизм — это допущение в онтогенезе некой поливариантности, что, несомненно, требует дополнительных ресурсов. Мы можем говорить об онтогенезе в данном контексте, поскольку даже если полиморфизм наблюдается у разных видов рода, ясно, что их онтогенез в целом достаточно сходен. Поскольку онтогенез стремится к наибольшей возможной устойчивости, допущение разных вариантов развития может свидетельствовать о важных свойствах данной организации.

При рассмотрении полиморфизмов в данной работе надо напомнить, полиморфизм каких признаков изучается. Для анализа взяты не наиболее полиморфные, изменчивые и неустойчивые признаки. Напротив, список признаков, приведенный в гл. I, составлялся после отсева таких изменчивых признаков, выбирались признаки устойчивые, диагностически ценные, которые в изучаемом семействе (а в большинстве случаев и во многих других семействах жуков) устойчиво и постоянно характеризуют таксоны разного ранга — родового и выше. Поэтому полиморфизм по этим признакам нельзя объяснить “плохим” выделением признака и другими подобными причинами. Если признак, достаточно устойчиво проявляющийся у большинства таксонов, оказывается



**Рис. 28.** Динамика изменения показателей относительной полиморфности и обратного к ней показателя устойчивости для триб подсем. *Cryptophaginae*. Прямоугольники обозначают среднюю относительную полиморфность триб  $P$  (по левой оси ординат). Черные точки — устойчивость, вычисленная как величина, обратная к упомянутому среднему показателю полиморфизма (по правой оси ординат).

**Fig. 28.** Dynamics of changing coefficients of relative polymorphism  $P$  and the coefficient of stability (inverse to the latter) for the subfamily *Cryptophaginae*. Rectangles denote the average relative polymorphism  $P$  of tribes (along the left Y-axis). Black spots denote stability calculated as the inverse to the above average polymorphism coefficients (along the right Y-axis).



**Рис. 29.** Динамика изменения показателей относительной полиморфности  $P$  и обратного к ней показателя устойчивости для подсем. *Atomariinae*. Обозначения как на рис. 28. Трибы, обозначенные незаштрихованными белыми вертикальными прямоугольниками, помещены на этом рисунке лишь для указания их положения среди других триб; показатели  $P$  и  $1/P$  для них не рассчитывались, поскольку эти трибы монотипичны.

**Fig. 29.** Dynamics of changing coefficients of relative polymorphism  $P$  and the coefficient of stability (inverse to the latter) for the subfamily *Atomariinae*. Designations as in fig. 28. The tribes denoted by white rectangles are shown only to illustrate their position among other tribes; the coefficients  $P$  and  $1/P$  were not calculated for them, because the tribes in question are monotypical.

Табл. 6. Распределение полиморфизмов среди родов Cryptophagidae.

Table 6. The distribution of polymorphisms among the genera of Cryptophagidae.

Название	1	2	4	10	15	17	18	19	21	23	24	28	31	32	34	37	39	40	41	42	44	49	51	52	53	54	57	60	62	65	67	
<i>Antherophagus</i>										*													*									
<i>Cryptophagus</i>			*	*					*	*	*		*	*	*		*	*	*					*							*	
<i>Henoticus</i>																																
<i>Henotiderus</i>											*																					
<i>Micrambe</i>									*		*		*	*	*		*	*	*								*			*		
<i>Mnioticus</i>																				*					*							
<i>Serratomaria</i>						*																										
<i>Spaniophaeus</i>												*				*															*	
<i>Striatocryptus</i>													*	*									*	*				*				
<i>Telmatophilus</i>														*																	*	
<i>Chiliotis</i>																																
<i>Micrambina (NZ)</i>																										*						
<i>Picrotus</i>																											*					
<i>Caenoscelis</i>																						*										*
<i>Himascelis</i>	*					*							*																			
<i>Sternodea</i>													*																		*	*
<i>Atomaria</i>		*			*								*																	*	*	
<i>Chilatamaria</i>								*														*							*			
<i>Salltius</i>																																
<i>Curelius</i>						*																										
<i>Ephistemus</i>			*					*																								
<i>Tisactia</i>																																
<i>Anitamaria</i>		*									*					*													*		*	
<i>Microphagus</i>																																
<i>Alfieriella</i>																																
<i>Amydropa</i>																																

Продолжение табл. 6.

Table 6. continued

Название	68	69	70	71	73	75	78	79	83	86	87	90	93	94	96	98	99	101	102	104	105	106	107	114	115	116	117	118			
<i>Antherophagus</i>	*	*	*					*										*	*												
<i>Cryptophagus</i>			*		*			*																*	*	*	*				
<i>Henoticus</i>					*							*								*			*								
<i>Henotiderus</i>																	*														
<i>Micrambe</i>		*	*		*			*												*			*	*			*				
<i>Mnioticus</i>		*	*																												
<i>Serratomaria</i>							*			*																					
<i>Spaniophaeus</i>		*																	*					*							
<i>Striatocryptus</i>				*				*														*		*							
<i>Telmatophilus</i>																															
<i>Chiliotis</i>																	*														
<i>Micrambina (NZ)</i>												*					*														
<i>Picrotus</i>										*			*							*				*							
<i>Caenoscelis</i>										*			*							*				*							
<i>Himascelis</i>																															
<i>Sternodea</i>												*								*	*						*		*	*	
<i>Atomaria</i>	*											*								*	*				*		*	*		*	
<i>Chilatamaria</i>	*																			*											
<i>Salltius</i>	*																														
<i>Curelius</i>																															
<i>Ephistemus</i>																															
<i>Tisactia</i>																			*												
<i>Anitamaria</i>	*											*	*	*					*												
<i>Microphagus</i>	*																														
<i>Alfieriella</i>						*																									
<i>Amydropa</i>						*																									

**Табл. 7.** Показатель соотношения числа полиморфизмов и числа видов;  $n$  — число видов,  $p$  — число полиморфизмов. Число видов для родов *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria* указано приблизительно.  $P=(p/n) \cdot 10$  — показатель относительной полиморфности рода.

**Table 7.** The coefficient of number of polymorphisms/number of species ratio;  $n$  — number of species,  $p$  — number of polymorphisms. The number of species for the genera *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria* is approximate.  $P=(p/n) \cdot 10$  — the coefficient of relative polymorphy of a genus.

Название	$n$	$p$	$P$
<i>Antherophagus</i>	13	8	6
<i>Asternodea</i>	1	0	0
<i>Catopochrotus</i>	1	0	0
<i>Cryptophagus</i>	250	20	0,8
<i>Henoticus</i>	32	4	1,3
<i>Henotiderus</i>	3	2	6,6
<i>Henotimorphus</i>	1	0	0
<i>Micrambe</i>	80	17	2,1
<i>Mnionomidius</i>	1	0	0
<i>Mnioticus</i>	6	4	6,6
<i>Myrmedophila</i>	1	0	0
<i>Neohenoticus</i>	1	0	0
<i>Paramecosoma</i>	1	0	0
<i>Pteryngium</i>	1	0	0
<i>Saleblius</i>	5	0	0
<i>Serratomaria</i>	2	3	15
<i>Spaniophaenus</i>	3	6	20
<i>Spavius</i>	1	0	0
<i>Striatocryptus</i>	2	9	45
<i>Telmatophilus</i>	9	2	2
<i>Agnataria</i>	1	0	0
<i>Antarcticotectus</i>	1	0	0
<i>Brounina</i>	5	0	0
<i>Chiliotis</i>	10	1	10
<i>Cryptothelypteris</i>	6	0	0
<i>Micrambina (Chile)</i>	1	0	0
<i>Micrambina (NZ)</i>	9	3	3,3
<i>Neopicrotus</i>	1	0	0
<i>Picrotus</i>	2	1	5
<i>Thortus</i>	1	0	0
<i>Caenoscelis</i>	12	6	5
<i>Dernostea</i>	1	0	0
<i>Himascelis</i>	2	1	5
<i>Sternodea</i>	7	1	1,4
<i>Hypophagus</i>	1	0	0
<i>Atomaria</i>	200	12	0,6
<i>Chilatomaria</i>	1	5	50
<i>Microatomaria</i>	1	0	0
<i>Salltius</i>	1	1	10
<i>Paratomaria</i>	1	0	0
<i>Curelius</i>	3	1	3,3
<i>Ephistemus</i>	6	2	3,3
<i>Tisactia</i>	4	1	2,5
<i>Ootypus</i>	1	0	0
<i>Atomaroides</i>	1	0	0
<i>Cryptafricanus</i>	1	0	0
<i>Cryptogasterus</i>	1	0	0
<i>Anitamaria</i>	3	10	33
<i>Microphagus</i>	1	1	10
<i>Alfieriella</i>	2	1	5
<i>Amydropa</i>	2	1	5
<i>Hypocoprus</i>	3	0	0
<i>Scytomaria</i>	1	0	0

у некоторых таксонов полиморфным, это означает, что есть специальные причины, которые позволяют организации данного таксона “терпеть” неустойчивое проявление признака, изменения которого в других таксонах приводят к значительному изменению всей организации в целом.

Как видно из таблиц 6 и 7, несмотря на выбор устойчивых диагностических признаков, число полиморфизмов довольно велико. Наибольшее число полиморфизмов наблюдается в родах *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria*, *Anitamaria*, *Antherophagus*, *Chilatomaria* (в убывающем порядке). Требуют специального изучения причины, по которым в этом списке оказались роды *Anitamaria*, *Antherophagus*, *Chilatomaria*, но то, что первое место по абсолютному числу полиморфизмов занимают *Cryptophagus*, *Micrambe*, *Atomaria*, вполне очевидно и без детальных подсчетов. Это самые крупные роды семейства, содержащие наибольшее количество видов. *Anitamaria* и *Antherophagus* — тоже не самые малочисленные роды.

Понятно, что при возрастании разнообразия таксона в общем случае должно расти число полиморфизмов. Поэтому для того, чтобы оценить степень полиморфности таксона, в таблице 7 высчитывается показатель  $(p/n) \cdot 10$ , т.е. число полиморфизмов, отнесенное к объему таксона. Этот показатель отражает среднее число полиморфизмов на вид. Пользуясь этим показателем, можно выяснить, какой степенью полиморфизма обладает организация рода, независимо от объема таксона. Наиболее полиморфными по показателю относительного полиморфизма оказываются несколько иные роды: *Caenoscelis*, *Himascelis*, *Chilatomaria*, *Striatocryptus*, *Anitamaria*, *Spaniophaenus* (в убывающем порядке). При этом становится очевидным, что самыми полиморфными оказываются не самые крупные роды, а роды среднего размера, включающие 2–12 видов.

Итак, наибольшее абсолютное количество полиморфизмов встречается у родов, расположенных в вершинных кладах кладограммы, в завершающих участках кладогенеза. По-видимому, это обусловлено ростом диверсификации клад на протяжении всего кладогенеза семейства.

Напротив, относительное число полиморфизмов в роде выше в корневых (и иногда срединных — среди *Atomariinae*) кладах. При этом различие по количеству полиморфизмов для абсолютного показателя почти на порядок меньше, чем для относительного: относительный показатель полиморфизма для наиболее полиморфного рода (*Caenoscelis*) и наименее полиморфного (*Atomaria*) отличается более чем в 80 раз.

То есть чрезвычайно обильный видами род *Atomaria*, который по абсолютной полиморфности занимает одно из первых мест в семействе, по относительной полиморфности оказывается на одном из последних мест списка, т.е. его организация оказывается весьма устойчивой. Напротив, многие роды корневых триб, стоящие у начала кладогенеза семейства, отличаются очень высокой степенью полиморфизма. Таким образом, разрыв по относительной полиморфности между представителями корневых и вершинных клад действительно значителен. На рис. 28 и 29 эта картина выглядит несколько смазанной, поскольку для этих рисунков были взяты усредненные показатели для триб в целом. Более детально с показателем относительной полиморфности можно ознакомиться по таблице 7: здесь надо обратить внимание на различия между абсолютным числом полиморфизмов  $p$  и относительным числом полиморфизмов  $r$ . На упомянутых выше рисунках 28 и 29 также просматривается общая тенденция роста устойчивости от корневых триб к средним и падение ее на самых вершинных этапах кладогенеза.

Показатели относительного полиморфизма по трибам *Cryptophaginae*: *Caenoscelini* — 2,5; *Picrotini* — 0,17; *Cryptosomatulini* — 0,2; *Cryptophagini* — 0,6. Показатель устойчивости для тех же триб: 0,4; 5,9; 5; 1,7. Показатели относительного полиморфизма по трибам *Atomariinae*: *Hypocoprini* — 0,33; *Cryptafricini* — 0; *Scytomariini* — 0; *Microphagini* — 1,4; *Atomaroidini* — 0; *Ephistemini* — 0,23; *Atomariini* — 1,2. Показатель устойчивости: *Hypocoprini* — 3; *Microphagini* — 0,7; *Ephistemini* — 4,3; *Atomariini* — 0,8.

Конечно, в каждом отдельном случае существует конкретная причина наблюдаемого полиморфизма по конкретному признаку. Однако в целом можно объяснить наблюдаемый рост

относительного числа полиморфизмов в корневых кладах (и особенно отдельных родов из корневых триб) тем, что многие признаки и синдромы признаков, характерные для отдельных клад семейства в целом, в этих корневых кладах еще не стали достаточно устойчивыми. С точки зрения организации представителей прикорневых клад (начало кладогенеза семейства) еще в значительной степени “все равно”, какое состояние признака будет осуществлено. В вершинных кладах устойчивость организации, скоррелированность между ее частями растет, и относительное число полиморфизмов на род соответственно падает. Конечно, множество конкретных причин, влияющих на количество полиморфизмов, не позволяет считать этот показатель жестко связанным с устойчивостью (преемственностью) организации таксона. И все же по картине, наблюдаемой в подсем. *Cryptophaginae*, можно проследить общую картину развития упомянутого показателя. Несколько менее отчетлива эта картина в подсем. *Atomariinae*.

Тем самым по показателю относительной полиморфности родов можно составить представление о степени устойчивости, преемственности, характерной для той или иной клады. Обобщая данные о полиморфизме родов *Cryptophagidae*, можно отметить, что относительное число полиморфизмов в обоих подсемействах (т.е. параллельно) по ходу кладогенеза сначала растет, а затем быстро падает. Скорость изменения преемственности для клады будет представлять собой обратный показатель к относительной полиморфности. Понятно, что скорость изменения преемственности сначала падает, а затем начинает быстро расти. Изменения степени преемственности, вычисленной по данным об относительном полиморфизме, приводятся на рис. 28; 29.

# Глава IV. Система семейства

## 4.1. Установление рангов

Итак, после того, как выработаны морфологические признаки, различающие роды *Cryptophagidae*, изучены кладистические отношения между ними и выяснена система параллелизмов (град) на всем разнообразии семейства, можно приступить к заключительному этапу исследования — установлению рангов и таксономических отношений. Кладистические отношения сами по себе недостаточны для определения таксономических отношений, они дают лишь основу для таксономии.

Ранговая система *Cryptophagidae* не изучалась сколько-нибудь подробно. Кэйси (Casey, 1900) разработал систему, в которой семейство *Cryptophagidae* подразделялось на два подсемейства — *Cryptophaginae* и *Atomariinae*, он же выделил трибы *Caenoscelini* и *Ephistemini*. Однако состав этих подсемейств сильно отличался от современного, поскольку многие роды затем были перенесены в *Languriidae*. Интересно мнение Falcoz (1929), который включал *Caenoscelini* в состав *Cryptophaginae*, а также выделял *Telmatophilus* в отдельную трибу *Telmatophilini*. Но результаты Falcoz не использовались, его система не стала общепринятой. Дальнейшие таксономические исследования долгое время ограничивались описаниями новых родов и установлением родовой и видовой синонимии.

Серьезный шаг в изучении таксономической структуры семейства предпринял Кроусон (Crowson, 1955), который выделил в составе *Cryptophagidae* 3 подсемейства (*Cryptophaginae*, *Telmatophilinae*, *Atomariinae*). Однако в связи с углубленным изучением границ *Cryptophagidae* и *Languriidae* Кроусон (Sen Gupta, Crowson, 1967, 1971) пришел к мнению, что *Telmatophilinae* обладают параллельным сходством с *Languriidae* и их не следует выделять в отдельное подсемейство. В следующей своей большой работе Кроусон (Crowson, 1980) разделил *Cryptophagidae* на 4 подсемейства: *Cryptophaginae*, *Atomariinae*, *Alfieriellinae*, *Hurosoprinae*, включив *Caenoscelini* и *Telmatophilus* в состав *Cryptophaginae*. Bousquet (1989), как ранее Falcoz, выделял *Telmatophilus* в отдельное подсемейство. Лешен (Leschen, 1996) на основе кладистического анализа всех родов семейства оставил в *Cryptophagidae* только 2 подсемейства, поместив *Alfieriellinae* и *Hurosoprinae* sensu Crowson как одну трибу *Hurosoprini* в составе *Atomariinae*. Результаты приведенного в предыдущих главах

анализа согласуются с делением на подсемейства, предложенным Лешеном. Тем самым номинально система *Cryptophagidae* приняла традиционный вид, принятый в начале века, и напоминает систему Кэйси, однако этот результат достигнут на совершенно ином уровне морфологической и таксономической изученности мировой фауны.

Для того, чтобы установить ранговые отношения, существует несколько методик различной точности. Полную процедуру установления ранга, включающую интенциональные отношения (Любарский, 1991, 1996), провести в данном случае невозможно в связи со слабой изученностью морфологии группы вообще и функционально-морфологических характеристик используемых признаков в частности.

Другой метод — придание равного ранга таксонам, которые различаются состояниями одного признака (“метод единого уровня”: Майр, 1971; Скарлато, Старобогатов, 1974). Этот метод в данном случае непригоден, т.к. все исследуемые таксоны различаются по множеству признаков, а не различными состояниями определенного набора признаков.

Еще один метод определения ранга заключается в учете порядка ветвления кладограммы (Nelson, 1974, 1978; Panchen, 1982; Cracraft, 1974; Patterson, 1978; Wiley, 1979, 1981). Ветвям, исходящим из одного узла кладограммы, может быть присвоен одинаковый ранг. В другом варианте этого метода одинаковый ранг можно присваивать нескольким последующим ветвям кладограммы. Подробная критика этого метода дана мной ранее (Любарский, 1991, 1996). В данном случае он непригоден и по чисто практическим соображениям: число ветвлений кладограммы сильно различается в двух основных кладах (подсемействах), так что при последовательном проведении этого критерия ранги групп из разных подсемейств будут несопоставимы.

Поэтому для определения ранга придется ориентироваться, во-первых, на традиционную систему, задающую ранги высшей и низшей ступени рассматриваемого таксономического выдела (семейство; род); во-вторых, на кладистические отношения, в третьих, на длину списка синапоморфий таксонов и характер этих синапоморфий. Последний критерий отражает величину морфологического хиатуса между таксонами. В качестве дополнительных критериев будут привлекаться соображения удобства и простоты классификации.

Среди Cryptophaginae Кроусон выделил 4 трибы: Cryptophagini, Cryptosomatulini, Caenoscelini, Picrotini. Лешен фактически отнес Picrotini к Cryptosomatulini, оставив лишь 3 трибы от системы Crowson. Результаты нашего анализа (рис. 14) в основном соответствуют результатам Лешена. Однако для более точного соотношения кладистической и ранговой структур ранговая система Cryptophagidae должна быть разработана более подробно.

В подсемействе Cryptophaginae корневая клада Caenoscelini и сестринская к ней монофилетическая группа, в которую входят все остальные Cryptophaginae, возводятся в ранг надтрибы. Тем самым в этом подсемействе две надтрибы — Cryptophagidae и Caenoscelitae.

Ранг клады “Cryptosomatulini” определить довольно сложно. Сестринские для этой клады группы выделяются значительно большим числом синапоморфий, чем Cryptosomatulini. В других кладах Cryptophagidae признаки, их выделяющие, характеризуют роды или группы близких родов. Однако это частично касается и признаков других клад, т.е. в рассматриваемом семействе нет особых признаков, которые можно было бы соотнести с определенным таксономическим рангом. Определить уровень меронов, определяющих кладу Cryptosomatulini, на современной ступени изученности их морфологии, не представляется возможным. Поэтому пока наилучшим решением, по моему мнению, является присвоить Cryptosomatulini ранг трибы, оговорив при этом слабую изученность признаков этой группы и необходимость поиска новых синапоморфий, которых пока явно недостаточно для надежного описания отношений родов в этой кладе. В результате Cryptosomatulini возводятся в ранг трибы. Среди Cryptosomatulini выделяются подтрибы Cryptosomatulina (*Aagnetaria*, *Brounina*, *Chiliotis* etc.), Cryptothelypterina (монотипическая подтриба для рода *Cryptothelypterus*) и Picrotini. Это, в сущности, согласуется с решением Кроусона и Лешена: Кроусон выделял Picrotini в отдельную трибу, Лешен свел их в синоним к Cryptosomatulini, однако он не исключает возможности рассмотрения Picrotini как подтрибы Picrotina.

В составе надтрибы Cryptophagidae выделяются трибы Cryptosomatulini и Cryptophagini. *Hypophagus* является сестринской группой ко всем прочим членам трибы Cryptophagini и составляет вместе с ними монофилетическую группу. Этот род выделяется по большому количеству синапоморфий, поэтому он заслуживает выделения в отдельную подтрибу — *Hypophagina*. Если принять такое таксономическое решение, в составе трибы Cryptophagini выде-

ляются две подтрибы — *Cryptophagina* и *Hypophagina*.

Выделение *Hypophagus* в особую подтрибу обуславливается значительным хиатусом, отделяющим этот род от прочих Cryptophagini, среди которых хиатусы значительно меньше. Cryptophagini без *Hypophagus* выделяются значительно четче по большому числу уникальных признаков, чем при включении этого рода в состав Cryptophagini. Эту ситуацию необходимо отразить в таксономической структуре семейства. Вопрос только в том, какой ранг следует придать этому таксономическому выделу. Если бы выделение его происходило на основании того же количества синапоморфий, но не гомоплазий, стоило бы, вероятно, обозначить этот род как монотипическую трибу. Однако большое количество гомоплазий заставляет несколько понизить ранг, выделяя подтрибу *Hypophagina*.

Апоморфии подтрибы *Cryptophagina* достаточно многочисленны, причем из 18 синапоморфий только две гомопластичны и 13 являются уникальными на всем разнообразии семейства. Все остальные выделы внутри подтрибы (исключая некоторые терминальные группы) обосновываются значительно меньшим числом синапоморфий (3–5). Большее число синапоморфий встречается лишь у родов *Asternodea*, *Catopochrotus*, *Mnionomidius*, *Mnioticus*, *Striatocryptus*. Из перечисленных родов только *Mnioticus* в некоторых деревьях является сестринским ко всей остальной кладе *Cryptophagina*. Это указывает на то, что выделение подтрибы достаточно естественно, т.к. хиатус между подтрибами значительно больше хиатусов внутри данной подтрибы.

Кладистическая структура внутри подтрибы *Cryptophagina* пока не представляется достаточно надежной, чтобы сделать какие-либо выводы относительно присвоения рангов тем или иным кладам. Лешен выделил среди Cryptophagini две клады, группирующиеся вокруг родов *Cryptophagus* и *Henoticus*. Однако в приведенном выше анализе это деление не подтвердилось. Кладограмма Cryptophagini показывает, что выделяется достаточно обширная и рыхлая клада, связанная с центральным родом *Cryptophagus*, а также другая клада, сравнительно небольшая, группирующаяся вокруг ядра *Serratomaria*—*Striatocryptus*. Теоретически этим кладам можно было бы придать некий таксономический ранг, однако кладистическая структура на этом участке кладограммы мало устойчива, а хиатусы между этими кладами малы, что, по-видимому, свидетельствует о том, что пока не найдено достаточное количество признаков, адекватно описывающих разнообразие.

Поэтому принимать решение о выделении каких-либо надродовых таксонов внутри подтрибы *Cryptophagina* мне кажется преждевременным.

Внутри группы родов, близких *Cryptophagus*, кладистический анализ позволяет зафиксировать проблему, которая должна быть решена при установлении рангов таксонов. Род *Myrmedophila* отличается от *Cryptophagus* по некоторым признакам, не вошедшим в анализ родовых признаков (см. ключ родов в гл. II), а также по признаку 54 (звездоподобные протоки микрожелез на простернуме). Вес этого признака точно не установлен, ясно только, что он невелик: этот признак не выделяет другие роды. Прочие признаки, отличающие эти роды, являются признаками видового уровня (степень приподнятости опушения и проч.). В целом кладистический анализ позволяет утверждать, что *Myrmedophila* является очень близкой к *Cryptophagus* сестринской группой. А учет относительного веса апоморфий *Myrmedophila* позволяет высказать сомнение в родовом ранге этого таксона. Вероятно, этот род является субъективным синонимом рода *Cryptophagus* и представляет собой просто один из уклонившихся в результате мирмекофилии видов этого чрезвычайно полиморфного рода. Ранее такой вывод был сделан при анализе положения *Myrmedophila* только на основании рангового анализа (Любарский, 1992), теперь этот вывод получил добавочное обоснование в кладистическом анализе.

Система *Atomariinae* до работы Лешена была практически не разработана, поскольку была известна лишь небольшая часть мировой фауны этого подсемейства. В результате система подсемейства обычно сводилась к выделению двух триб — *Atomariini* и *Ephistemini* (например, у Casey, 1900). Лешен свел воедино три кроусоновских подсемейства — *Alfieriellinae*, *Hypocoprinae*, *Atomariinae*, причем первые два образуют одну трибу в системе Лешена.

Результаты приведенного выше анализа во многом согласуются с системой Лешена. Однако число клад в подсемействе *Atomariinae* увеличилось, и прежние таксономические выделения оказались парафилетичными. Поскольку обоснованность узла, на котором *Hypocoprini* отделяются от остальных *Atomariinae*, очень высока, а последующие деления обоснованы меньшим количеством синапоморфий, следует придавать *Hypocoprini* и остальным *Atomariinae* равный ранг, и тогда все подразделения внутри *Atomariinae* без *Hypocoprini* будут иметь меньший ранг, чем указанное подразделение. Таким образом, подсемейство *Atomariinae* включает 2 надтрибы — *Hypocoprिताe* и *Atomariिताe*. *Hypocoprिताe* состоят из одной номинативной трибы. Надтриба *Atomariिताe* включает трибы *Crypt-*

*africini*, *Scytomariini*, *Microphagini*, *Atomaroidini*, *Atomariini*. Среди трибы *Atomariini* можно выделить две подтрибы: *Atomariina* и *Ephistemina*.

Итак, предлагается следующая структура семейства *Cryptophagidae*.

- сем. *Cryptophagidae* Kirby 1837
- (типовой род: *Cryptophagus* Herbst, 1792)
- подсем. *Cryptophaginae* Kirby 1837
- (типовой род: *Cryptophagus* Herbst, 1792)
- надтриба *Caenoscelिताe* Casey 1900
- (типовой род: *Caenoscelis* Thomson, 1863)
- триба *Caenoscelini* Casey 1900
- (типовой род: *Caenoscelis* Thomson, 1863)
- надтриба *Cryptophagिताe* Kirby 1837
- (типовой род: *Cryptophagus* Herbst, 1792)
- триба *Cryptosomatulini* Crowson 1980
- (типовой род: *Cryptosomatula* Bruce, 1940)
- подтриба *Cryptosomatulina* Crowson 1980
- (типовой род: *Cryptosomatula* Bruce, 1940)
- подтриба *Cryptothelypterina* Lyubarsky, 1998
- (типовой род: *Cryptothelypterus* Leschen, 1991)
- подтриба *Picrotina* Crowson 1980
- (типовой род: *Picrotus* Sharp, 1886)
- триба *Cryptophagini* Kirby 1837
- (типовой род: *Cryptophagus* Herbst, 1792)
- подтриба *Cryptophagina* Kirby 1837
- (типовой род: *Cryptophagus* Herbst, 1792)
- подтриба *Hypophagina* Lyubarsky, 1998
- (типовой род: *Hypophagus* Lyubarsky, 1989)
- подсем. *Atomariिताe* LeConte, 1861
- (типовой род: *Atomaria* Stephens, 1829)
- надтриба *Hypocoprिताe* Reitter 1879
- (типовой род: *Hypocoprus* Motschulsky, 1839)
- триба *Hypocoprini* Reitter 1879
- (типовой род: *Hypocoprus* Motschulsky, 1839)
- надтриба *Atomariिताe* LeConte, 1861
- (типовой род: *Atomaria* Stephens, 1829)
- триба *Cryptafricini* Leschen 1996
- (типовой род: *Cryptafricus* Leschen 1996)
- триба *Scytomariini* Lyubarsky, 1998
- (типовой род: *Scytomaria* Lyubarsky, 1998)
- триба *Microphagini* Lyubarsky, 1998
- (типовой род: *Microphagus* Leschen 1996)
- триба *Atomaroidini* Lyubarsky, 1998
- (типовой род: *Atomaroides* Lyubarsky, 1989)
- триба *Atomariini* LeConte, 1861
- (типовой род: *Atomaria* Stephens, 1829)
- подтриба *Ephistemina* Casey 1900
- (типовой род: *Ephistemus* Stephens, 1829)
- подтриба *Atomariina* LeConte, 1861
- (типовой род: *Atomaria* Stephens, 1829)

## 4.2. Свойства морфологической системы семейства *Cryptophagidae*

Среди признаков можно выделить несколько групп, имеющих различный филогенетический и таксономический смысл. Так, уже из таблицы 8 видно, что для анализа отобрано большое количество признаков, характеризующих детали строения головы и груди, но довольно небольшое число признаков, описывающих строение ног, надкрыльев, брюшка и половых органов. Но и те признаки, которые все же описывают родовое разнообразие *Cryptophagidae* и потому включены в таблицу признаков (табл. 3), имеют разное значение для понимания филогении семейства. Так, признаки строения головы и груди характеризуют отдельные трибы, роды и небольшие группы родственных родов, позволяя максимально дифференцировать разнообразие. Признаки этих тагм являются наиболее ценными для анализа структуры семейства. Напротив, признаки строения ног, крыльев, надкрыльев и брюшка чаще характеризуют длинные (для рассматриваемого уровня) филогенетические линии, т.е. являются обычно признаками филогенетически осмысленных совокупностей триб. Признаки этих отделов тела являются особенно значимыми для дифференцировки разнообразия на более высоких уровнях — при анализе взаимоотношений семейств и надсемейств, а также еще более высоких — как известно, отряды насекомых классифицируются по функциональным системам ротового и крылового аппаратов.

Как уже упоминалось, полная процедура установления ранга (Любарский, 1991, 1996) требует установления соответствия между уровнями меронов и рангами таксонов. Хотя в полной мере при современном уровне изученности морфологии *Cryptophagidae* воспользоваться этим методом не удастся, все же возможно сделать первые подготовительные шаги в этом направлении и соотнести выделенные и ограниченные в предыдущем разделе таксоны с теми морфологическими чертами, которые их выделяют.

Итак, установив ранги соответствующих клад, мы можем охарактеризовать те признаки, которые выделяют таксоны различного таксономического уровня. Обратившись к рис. 18, можно проанализировать признаки, которые выделяют таксоны различного уровня. Таксоны ранга подсемейства выделяются по многочисленным на первый взгляд не связанным в единую систему признакам. Так, можно обратить внимание на признак наличия гулярных швов — признак, в других группах жуков маркирующий довольно высокий ранг (семейств и над-

семейств); в *Cryptophagidae* же он выделяет отдельные роды и участвует в выделении подсемейств.

Выдвинутая мною (Любарский, 1992) гипотеза о бульдозерной функции некоторых структур оспаривается Лешеном (Leschen, 1996), который считает, что эти структуры служат для испарения секрета впервые изученных им желез, каналы которых иногда открываются на зубах и мозолях переднеспинки. Однако, как это видно уже из собственных рисунков Лешена (частично воспроизведенных в данной работе, рис. 10: 1–5) и подтверждается при изучении более обширного материала, расположение и число протоков желез связано с расположением и числом структур переднеспинки достаточно свободно (рис. 10: 1,3,4). Кроме того, поверхностью испарения можно считать лицевую поверхность мозоли, но не острые края зубцов. Как показано в гл. III, многие признаки, связанные с железами, составляют одну коррелятивную систему, так что можно предполагать у них общую функцию. Но железы, расположенные на голове, различных склеритах груди, на брюшке не сопровождаются, как правило, зубцами или утолщениями. Вопрос о функциях этих недавно открытых желез, несомненно, требует более подробного изучения, но, по-видимому, связь их со структурами переднеспинки является не функциональной (поверхности испарения), а формообразовательной: если там, где в связи с иными функциональными требованиями (бульдозерная функция) должен развиваться зубец, имеется также закладка железы, они иногда объединяются в единый морфологический комплекс.

В функциональную систему бульдозерных структур ранее включались признаки, связанные с формой глаз, шириной головы, формой переднеспинки, вооружением ее бокового края, а также формой надкрыльев и наличием крыльев. Признак наличия поперечной линии на затылке также входит в мерон бульдозерных структур (гл. I), причем становление этого элемента происходит одним из первых в упомянутом функциональном аппарате. По-видимому, этот признак изначально характеризовал биоморфу, связанную с подстилочным образом жизни; затем в результате стабилизации и закрепления синдрома признаков этот признак вошел в состав характеристики таксона ранга подсемейства.

В становлении уровня подсемейств участвуют также мероны, связанные с ротовым аппаратом, с органами размножения. Но особенно большое место (около 40% всех признаков) (рис. 18) в становлении таксонов этого ранга зани-



**Табл. 8.** Вклад различных частей тела в параллельную изменчивость Cryptophagidae. Признаки 1, 113, 114 не входят в рассмотренные в этой таблице группы признаков; признаки 5, 8, 82, 88, 89 удалены из анализа как коррелирующие с другими признаками или неудовлетворительно сформулированные (см. гл. I). Всего анализировалось 110 признаков. P — процент параллелизмов, относящихся к данной части тела, от общего числа исследованных признаков, p — процент признаков, задействованных в градах, от общего числа признаков, относящейся к данной части тела.

**Table 8.** The contribution of different body parts to the parallel variability in Cryptophagidae. The characters 1, 113, 114 are not included in character groups considered in this table; the characters 5, 8, 82, 88, 89 are not considered as correlating with other characters or inaccurately formulated (see Chapter I). The total number of characters analysed was 110. P — percentage of parallelisms relating to the given body part, against the total number of characters studied, p — percentage of characters involved in grades against the total number of characters associated with the given body part.

Часть тела	Число признаков	Процент от общего числа признаков	Число градистических признаков	Группа град	p	P
Голова с придатками	24	21.8	11	2,4,5,6,7,10	45.8	10
Переднеспинка	12	10.9	2	2	16.7	1.8
Грудь	26	23.6	10	2,3,5,6,8,9	38.5	9.1
Надкрылья и крылья	8	7.3	1	6	12.5	0.9
Ноги	6	5.5	0	—	0	0
Брюшко	6	5.5	3	2,3	50	2.7
Гениталии	7	6.4	5	3,7,8	71.4	4.5
Структуры поверхности	7	6.4	1	4	14.3	0.9
Железы	14	12.7	8	1,9	57	7.3

мают мероны, связанные с локомоторным аппаратом, причем со всеми его компонентами, активными (ноги, крылья) и пассивными (бульдозерные структуры).

Следующий уровень, который мы рассмотрим — уровень триб. Полный список признаков, маркирующих данный таксономический уровень, достаточно велик и неоднороден. Обращает на себя внимание большое количество признаков, связанных со строением груди, причем прежде всего — с деталями строения переднеспинки (около 17% всех признаков, маркирующих таксоны данного ранга). Остальные признаки триб связаны с деталями строения ротового аппарата, локомоторного аппарата и др. Большая группа признаков (около 20% синанпоморфий) связана с развитием покровных желез в различных отделах тела. В результате можно резюмировать, что на уровне триб идет становление некоторых общих параметров, определяющих форму тела и общий облик жука, а также начинает развиваться система параллелизмов (града I), пронизывающая все семейство.

Выше были рассмотрены “кладистические” признаки, выявленные в гл. II. Однако понять их значение возможно только после проведения операции ранжирования таксонов и анализа град, когда мы до некоторой степени приблизились к пониманию общего распределения признаков в разнообразии семейства.

На табл. 8 показан вклад различных частей тела в параллельную изменчивость Cryptophagidae. Во-первых, обратим внимание на то, что из всех выделенных частей тела только у признаков, связанных с протоками желез, большой процент

признаков связан с единственной (в данном случае первой) градой: 7 признаков из 14 (50%). Признаки остальных частей тела, дающие параллельную изменчивость, распределены по градам гораздо равномернее: обычно по 1–2 признака на граду.

Далее, существуют части тела, не дающие никакого или очень слабый вклад в параллельную изменчивость. Это признаки строения ног, крыльев, структуры поверхности (пунктировка, шагреневка и т.д.) и признаки строения переднеспинки. При этом признаки поверхностных структур дают очень высокий параллелизм на более низком, видовом уровне, являясь обычным компонентом видовых диагнозов. А на родовом уровне те немногие признаки поверхностных структур, которые являются специфичными для того или другого рода, оказываются обычно уникальными или связанными с определенной кладой. Итак, наиболее ценными при выделении клад оказываются признаки, связанные со строением крыльев, переднеспинки и ног. Отметим, что эти признаки все в той или иной степени связаны с различными частями локомоторного аппарата.

В других частях тела значительный процент признаков оказывается связанным параллельной изменчивостью. Это гениталии (71,4%), железы (57%), брюшко (50%), детали строения головы (45,8%) и груди (38,5%). На первом месте в этом списке стоят гениталии, хотя в рассматриваемой группе именно признаки этих структур позволяют наиболее надежно распознавать виды. Остальные части в этом списке, напротив, весьма слабо изменчивы на видовом

уровне и обычно не используются в видовой диагностике.

Однако признаков, связанных со строением гениталий, брюшка, ног и некоторых других частей относительно мало. Подавляющее большинство признаков, работающих на родовом уровне, относится к структурам головы и груди. Соответственно, наибольший вклад в структуру параллелизмов дают эти части (10 и 9%). Вклад прочих частей тела ограничивается чаще 1–3%. На этом фоне особенно очевидно, что железы, расположенные в самых разных частях тела, дают очень высокий относительный процент параллелизмов (7,3%), хотя число признаков, связанных со строением желез, невелико по сравнению с признаками головы и груди (12,7% против 21,8% и 23,6%).

Итак, наиболее кладистически ценными оказываются признаки крыльев, переднеспинки и ног, а признаки желез, головы и груди показывают параллельное становление и позволяют соотнести клады, выделяемые другими группами признаков. Тем самым, проанализировав вклад различных систем органов и частей тела в различные виды изменчивости можно выделить морфологические части, признаки которых преимущественно указывают на кладистическую историю группы, последовательность возникновения таксонов, и части, указывающие на параллельное развитие, что позволяет соотнести между собой разошедшиеся филогенетические линии. Однако такое деление требует многих оговорок, поскольку разные части тела представлены в анализе разным числом признаков, надо учитывать относительный вклад каждой части в общую параллельную изменчивость и т.д.

### 4.3. Свойства таксономической системы семейства *Cryptophagidae*

Для того, чтобы описать свойства таксономической системы, введем несколько понятий. Для начала нам потребуется некоторая мера таксономического разнообразия, для чего введем простой индекс **таксономического разнообразия**. Таксономическое разнообразие ( $R$ ) численно равно числу подтаксонов в таксоне (нижеследующего ранга, а не всех подтаксонов таксона). Близким понятием является **объем** таксона ( $V$ ), численно равный числу видов в рассматриваемом таксоне. Таксономическое разнообразие всегда совпадает с объемом при рассмотрении родов, а также для монотипических таксонов. В литературе можно найти большое количество сходных (обычно более сложных) индексов, однако нам здесь удобнее применить по возможности простую меру.

При изучении разнообразия на материале

*Cryptophagidae* обнаруживается закономерность, связывающая ход кладогенеза и число подтаксонов в таксоне. На графиках, изображенных на рис. 30 А, Б показано число родов в трибах и видов в родах в зависимости от места на кладограмме.

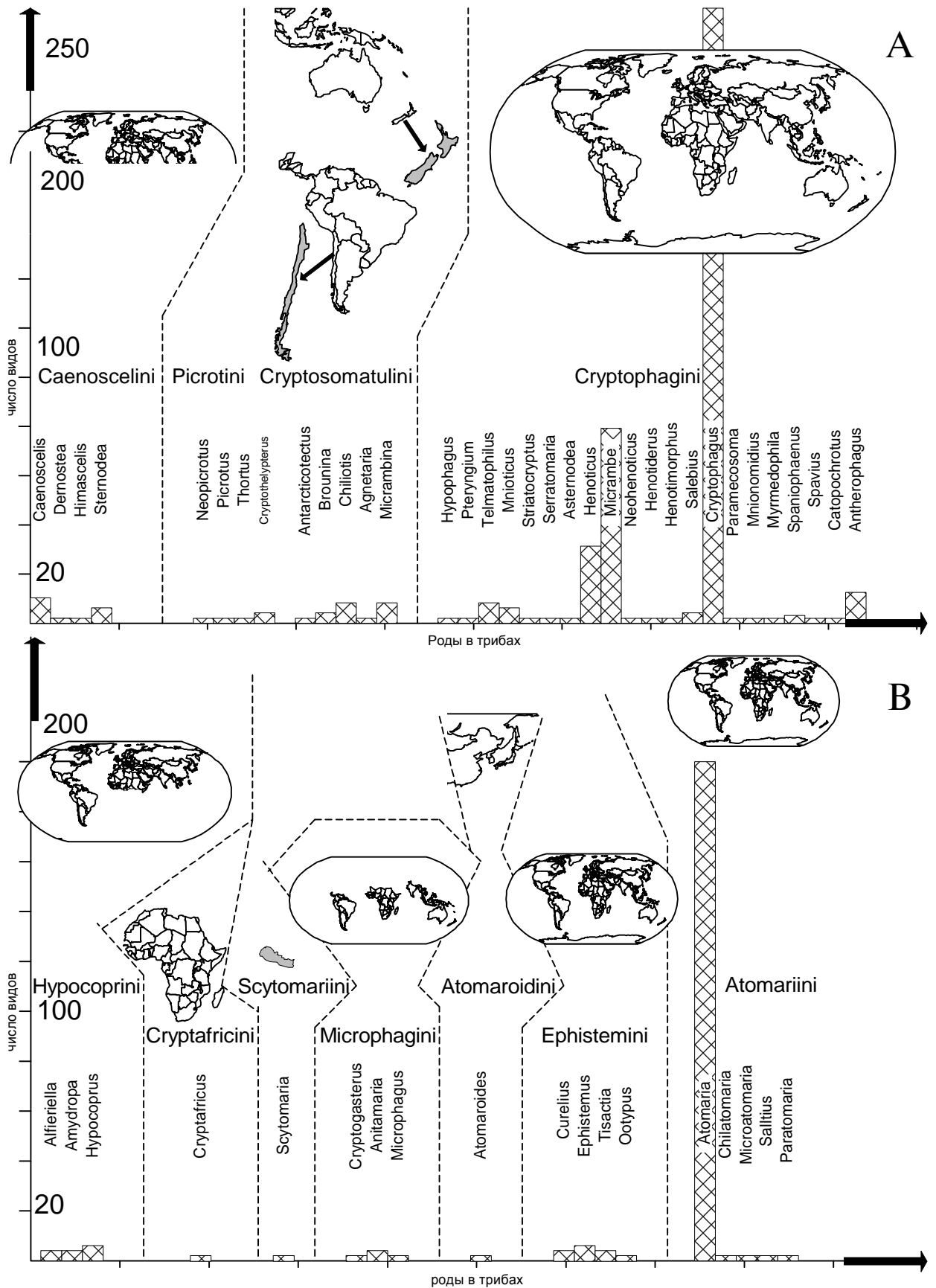
Следующее необходимое понятие — **хиатус**. Для объективирования этого понятия примем, что индекс хиатуса ( $H$ ) численно равен количеству синапоморфий, определяющих данный таксон (гл. II). Это достаточно близко к тому смыслу, которое придает числу синапоморфий Павлинов (1989) при построении эволюционной кладистики.

Понятия о индексах разнообразия и хиатуса используются при вычислении еще одного важного показателя таксономической системы — **компактности**. В простейшем случае компактность ( $C$ ) можно подсчитать как долю элементов, по которым данный объект отличается от объектов своей группы по каким-либо параметрам. Поэтому можно ввести показатели таксономической ( $C_i$ ) и мерономической ( $C_m$ ) компактности:

$$C_i = \frac{R-r}{R} \quad C_m = \frac{H-h}{H},$$

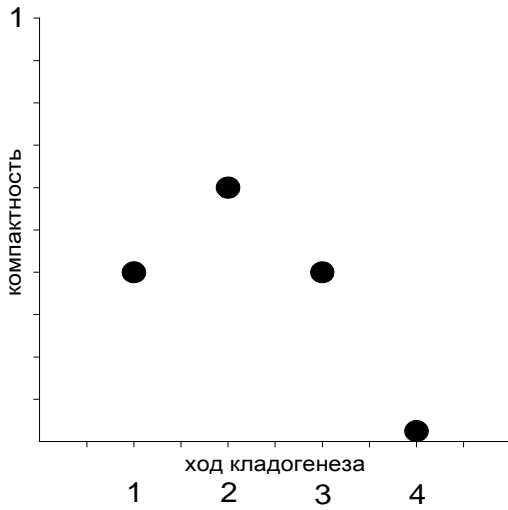
где  $R$  — разнообразие (число подтаксонов в надтаксоне),  $r$  — число таксонов, по которым отмечены отклонения (например, от списка синапоморфий клады, или, если находится вне рамок кладистики, от списка диагностических признаков);  $H$  — хиатус (=число синапоморфий в исследуемом таксоне),  $h$  — число синапоморфий, по которым имеются отклонения. Для примера подсчитаем мерономическую компактность для трибы *Caenoscelini*. Эта триба выделяется по 13 синапоморфиям (табл. 3; рис. 15): 11–1, 13–1, 16–1, 17–1, 22–1, 31–1, 42–1, 77–1, 84–2, 96–2, 102–1, 117–1, 118–0, т.е. эти состояния признаков характерны для всей трибы в целом. Но по состоянию признака 17–1 наблюдается полиморфизм у *Himascelis*, по 31–1 — исключение для *Caenoscelis* (у этого рода наблюдается состояние 31–0) и полиморфизм для *Himascelis*, по 42–1 — полиморфизм для *Caenoscelis*, по 77–1 — исключение (состояние 77–0) у *Dernostea*, по 102–1 — полиморфизм у *Caenoscelis*, по 118–0 — исключение (118–1) у *Dernostea*. По остальным состояниям признаков исключений из характерного для трибы набора синапоморфий нет. Всего набирается (с учетом полиморфизмов) 7 исключений из характерного для трибы набора синапоморфий. Индекс мерономической компактности равен  $13-7/13=0,46$  (ср. табл. 10).

Однако такие показатели не учитывают ту долю разнообразия, на которой изучается ком-



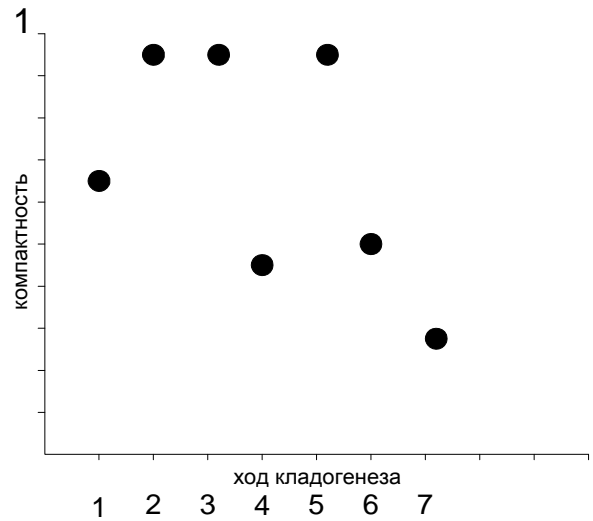
**Рис. 30.** Динамика изменения объема триб и родов по ходу кладогенеза. Сверху изображены регионы, в которых распространены роды соответствующих триб. А — подсемейства Суртофагинае; В — подсемейства Атомариинае. Стрелка на оси «х» указывает направление кладогенеза.

**Fig. 30.** Dynamics of changing volume of tribes and genera in cladogenesis. On the top, the regions are shown where the genera of the relative tribes are spread. А — subfamilies of Cryptophaginae; В — subfamilies of Atomariinae. The arrow on the «x» axis shows the direction of cladogenesis.



**Рис. 31.** Динамика компактности триб по ходу кладогенеза подсемейства Cryptophaginae. 1 — Caenoscelini, 2 — Picrotini, 3 — Cryptosomatulini, 4 — Cryptophagini.

**Fig. 31.** Dynamics of compactness of tribes in cladogenesis in the subfamily Cryptophaginae. 1 — Caenoscelini, 2 — Picrotini, 3 — Cryptosomatulini, 4 — Cryptophagini.



**Рис. 32.** Динамика компактности триб по ходу кладогенеза подсемейства Atomariinae. 1 — Hypocoprini, 2 — Cryptafricini, 3 — Scytomariini, 4 — Microphagini, 5 — Atomaroidini, 6 — Ephistemini, 7 — Atomariini.

**Fig. 32.** Dynamics of compactness of tribes in cladogenesis in the subfamily Atomariinae. 1 — Hypocoprini, 2 — Cryptafricini, 3 — Scytomariini, 4 — Microphagini, 5 — Atomaroidini, 6 — Ephistemini, 7 — Atomariini.

пактность. Поэтому можно ввести несколько более сложные формулы, например:

$$C_h = \frac{(T-R) \cdot (H-h)}{T \cdot H},$$

где  $H$  — хиатус (=число синапоморфий в исследуемом таксоне),  $T$  — число терминальных групп в надтаксоне,  $R$  — разнообразие (число подтаксонов в изучаемом таксоне),  $h$  — число синапоморфий, по которым имеются уклонения. Т.е. показатель  $h$  высчитывается по таблице данных (табл. 3) в соответствии с кладограммой (рис. 14): это число синапоморфий, по которым данный таксон отличается от членов клады, в которую он входит. Для расчета компактности можно использовать не только синапоморфии, но вообще все изучаемые признаки таксона, получив полный показатель компактности:

$$C = \frac{(A-a)(T-R)}{AT},$$

где  $A$  — общее число признаков (в табл. 3 — 113),  $a$  — число признаков, по которым данный подтаксон уклоняется от большинства членов таксона,  $T$  — число терминальных групп в надтаксоне,  $R$  — число подтаксонов в изучаемом таксоне. Тем самым компактность обратно пропорциональна доле уклонений от остальных членов собственного таксона. В приведенных выше примерах показателя компактности учитывается доля исследуемых таксонов от общего количества таксонов. Весьма сходным индексом компактности будет следующий:

$$\frac{\sum_1^t (H-h_n)}{Ht},$$

где  $t$  — число терминальных групп в исследуемом таксоне,  $H$  — общее число синапоморфий в исследуемом таксоне,  $n$  — номер исследуемого терминального таксона,  $h_n$  — число синапоморфий, по которым таксон номер “ $n$ ” отличается от прочих членов собственной клады. Все эти показатели в нашем случае дают сходные результаты относительной компактности разных клад (рис. 31; 32).

Таксономическая компактность показывает отношение ядра таксона к периферии. В самом деле, в таксономической системе можно выделить ядро и периферию (Мейен, Шрейдер, 1976; Чайковский, 1990; Любарский, 1996), причем их соотношение указывает на тип рассматриваемой системы (Любарский, 1996). К таксономическому ядру относятся таксоны, входящие в тесно связанную между собой группу элементов разнообразия, т.е. “хорошие” таксоны, те, которые четко относятся к собственному надтаксону, не являются исключениями из нее по основным определяющим надтаксон синапоморфиям. Мощные системы параллелизмов, указывающих на сходство с другими трибами, не разрывают единства таксонов ядра. Такие таксоны устойчиво выделяются на большинстве конкретных деревьев при построении кладограмм. Периферические таксоны, напротив, “плохие”, часто дающие исключения по основным определяющим надтаксон параметрам.

**Табл. 9.** Свойства таксономической системы подсемейств Cryptophagidae.  
**Table 9.** The properties of the taxonomic system of the subfamilies of Cryptophagidae.

Показатель	число родов	разнообразие	число ядер	объем	хиатус
Cryptophaginae	35	3	6	475	11
Atomariinae	16	6	3	233	19

**Табл. 10.** Свойства таксономической системы триб Cryptophagidae. Распространение приведено без детализации.  
**Table 10.** The properties of the taxonomic system of the tribes of Cryptophagidae. The geographical distribution is given very briefly.

Показатель	разнообразие	объем	хиатус	компактность	компактность	распространение
	R	V	H	$C_m = H-h/H$	$C_h$	
Caenoscelini	4	22	13	0.46	0.4	преимущ. северополушарное
Cryptosomatulini	10	38	4	0.59	0.5	Австралийская и Неотропика
Cryptophagini	21	415	7	0.17	0.07	всемирное
Hypocoprini	3	7	16	0.8	0.64	преимущ. северополушарное
Cryptafricini	1	1	12	1	0.94	Палеотропическая (Африка)
Scytomariini	1	1	10	1	0.94	центральноазиатское
Microphagini	3	5	11	0.55	0.45	преимущ. южнополушарное
Atomaroidini	1	1	11	1	0.94	восточнопалеарктическое
Atomariini	9	228	9	0.53	0.39	всемирное

Ход кладогенеза

рам, т.е. элементы, выпадающие из рассматриваемого разнообразия. Понятно, что такая качественная трактовка элементов ядра и периферии может приводить к ошибкам в отнесении таксонов к той или иной группе. Поэтому и вводятся показатели компактности, благодаря которым можно объективировать рассматриваемые показатели.

Опираясь на введенные выше понятия, можно охарактеризовать клады в связи с их местом в кладограмме, черты сходства в эволюции двух подсемейств Cryptophagidae. В обобщенном виде эти черты представлены на рис. 30 А, Б. Ось абсцисс представляет собой проекцию кладограммы, так что по ней отложены роды каждого подсемейства от тех, которые лежат в основании кладограммы до ее вершины. По оси ординат отложено число видов в каждом роде. Выше на каждом рисунке изображены схематические карты распространения для каждой трибы. На табл. 9 и 10 приведены основные таксономические свойства для подсемейств и триб.

Сходство (симметрия) между подсемействами проявляется по нескольким показателям. Так, в каждом подсемействе имеется одна корневая триба, в которой много примитивных признаков и которая имеет черты, общие для обоих подсемейств (что подчеркивается множественными параллелизмами между корневыми участками кладограммы — рис. 24). Среди Cryptophaginae это триба Caenoscelini. Представителей этой трибы по некоторым признакам долгое время включали в подсемейство Atomariinae. Однако впоследствии выяснилось, что признаки, дающие такое объединение, мало диагно-

стичны, были найдены другие признаки, более четко маркирующие подсемейства, и триба Caenoscelini перешла в состав Cryptophagini. И все же надо отметить, что у Caenoscelini нет структур на боковом крае переднеспинки, которые часто встречаются среди Cryptophaginae, это наиболее мелкие представители подсемейства, часто бескрылые, внешне схожие с Atomariinae. Схожая ситуация с первой трибой Atomariinae — Hypocoprini. Это самые мелкие представители подсемейства, не несущие многих его характерных признаков и часто бескрылые.

Далее в обоих подсемействах располагаются срединные трибы, несущие более характерные для каждого подсемейства черты. Это Cryptafricini, Scytomariini, Microphagini среди Atomariinae и Cryptosomatulini среди Cryptophaginae; венчают развитие подсемейств вершинные трибы Atomariini (и Atomaroidini) и Cryptophagini.

Срединные трибы (Cryptosomatulini, а среди Atomariinae — Cryptafricini, Scytomariini, Microphagini) имеют сравнительно небольшое число выделяющих их признаков (небольшой хиатус), роды в этих трибах настолько сильно отличаются друг от друга, что расстояние между ними в признаковом пространстве значительно больше, чем между родами внутри других триб. В результате именно в средней части кладограммы каждого подсемейства находятся роды, определение ранга которых представляет определенные трудности. Часто именно на этом участке кладограммы приходится выделять монотипичные таксоны (в частности, монотипичные трибы).

Сходство проявляется по числу видов в родах и трибах. В обоих подсемействах во всех трибах, лежащих ближе к корню кладограммы, имеется лишь небольшое число родов, каждый из которых представлен лишь очень немногими видами. Далее в каждом подсемействе число родов в трибах очень медленно нарастает, но число видов по-прежнему очень невелико. И только в последней, самой продвинутой трибе каждого подсемейства (*Atomariini*, *Cryptophagini*) число родов заметно увеличивается и, главное, появляются многовидовые роды (*Atomaria*, *Cryptophagus*). В этих родах содержится наибольшее (для собственного подсемейства) количество видов.

Еще один признак сходства — распространение соответствующих триб. В каждом подсемействе прикорневая триба распространена целиком или преимущественно в северном полушарии. Средняя триба распространена в южном полушарии. Наконец, высшие трибы распространены всесветно. Подробнее об этом феномене — в следующем разделе.

Далее, на рис. 31 и 32 изображена динамика показателей компактности для различных триб, расположенных по ходу кладогенеза. Здесь также видно сходство в динамике этого показателя в обоих подсемействах. Компактность отражает относительную скорость изменения устойчивости (преемственности, целостности) группы, а также ее разнообразие в морфологическом плане, т.е. обобщенно — на уровне биоморф. К середине это морфологическое разнообразие растет, а затем несколько падает в вершинных кладах. Ту же картину можно наблюдать на рис. 28 и 29, где показано изменение среднего количества полиморфизмов на трибу по ходу кладогенеза. Тем самым выявляется на первый взгляд неочевидный факт, что компактность и показатель полиморфизма изменяются параллельно и являются взаимно зависимыми показателями, так как оба отражают динамику относительной устойчивости организации анализируемых таксонов. Это, в свою очередь, означает, что по степени полиморфизма можно делать заключения о компактности групп и наоборот (если по каким-либо причинам один из этих показателей является более доступным и легко обнаруживаемым).

Большое число симметричных свойств подсемейств требует объяснения. Похоже, что эти сходства указывают на какие-то общие черты филогенеза в обоих подсемействах. Однако кладистический анализ не дает достаточно оснований для суждения по этому вопросу. Чтобы глубже изучить закономерности филогенеза в каждом из подсемейств, необходимо воспользоваться другим методом.

Так, судя по количеству подтаксонов в таксоне (т.е. разнообразию таксона), можно предположить, что именно в вершинных кладах (*Cryptophagini*, *Atomariini*) достигается наиболее адаптивная в пределах семейства организация. Таксоны вершинных клад охватывают множество экониш и можно предположить, что таксоны, принадлежащие к вершинным кладам, играют наибольшую в пределах семейства роль в экосистемах. Это предположение подтверждается и относительным обилием таксонов из различных клад.

Корневые трибы обоих подсемейств (*Caenoscellini*, *Hypocorini*) обладают рядом общих свойств. Их характеризует значительный хиатус, отделяющий их от других триб (табл. 10). Эти трибы хорошо выделяются из разнообразия таксонов семейства. Эти трибы обладают средним по величине показателем компактности, у них мала периферия и сильно развито таксономическое ядро (причем в трибе развито всего одно ядро). На языке традиционной систематической парадигмы это означает, что в этих кладах отсутствуют (или почти отсутствуют) таксоны, промежуточные по своим признакам, представляющие переход к другим трибам или сильно выделяющиеся из состава трибы. Конечно, параллелизмы затрагивают и представителей этих триб, но такие связи никогда не становятся настолько сильными, чтобы заставить усомниться в принадлежности таксона к такой кладе. Обе трибы характеризуются малым числом родов, в которых содержится небольшое количество видов, т.е. показатели объема и таксономического разнообразия у них малы (рис. 29; табл. 8).

Подобным образом можно охарактеризовать и другие клады. Так, вершинные трибы (*Cryptophagini*, *Atomariini*) умеренно четко отграничены от остальных, имеют средние для рассматриваемого разнообразия показатели компактности, причем иногда у них наблюдается несколько ядер. В трибе *Cryptophagini* выделяется по меньшей мере три ядра (устойчивые группы сходных форм, группирующиеся вокруг групп *Serratomaria*—*Striatocryptus*, *Spaniophoenus*—*Spavius*, *Cryptophagus* (подробнее см. гл. II). В трибе *Atomariini* выделяется два ядра, одно — в подтрибе *Atomariini*, другое — в подтрибе *Ephistemini*. Показатели разнообразия и объема у них велики, наибольшие в семействе. Отношение ядра и периферии меньше, чем у корневых триб, т.е. периферия вполне развита, но ядро (ядра) все же хорошо прослеживается. Эти трибы, как и корневые, имеют очень широкое распространение, практически во всех зоогеографических регионах.

Средние трибы обоих подсемейств, лежащие между корневыми и вершинными трибами,

характеризуются следующими свойствами: они плохо отграничены от других триб (мал хиатус), содержат среднее число родов и видов (средние между корневыми и вершинными трибами показатели объема и разнообразия), показатель компактности у них от среднего до самого высокого в подсемействе. Таксономическое ядро четко не выделяется, а периферия, напротив, очень велика. Распространены эти средние трибы обоих подсемейств преимущественно в южном полушарии. Именно к этому участку кладогенеза относятся многие недавно описанные роды, именно к этому участку кладограммы относятся намеченные к описанию таксоны (по указанию Leschen, 1996): *C. tasmanicus*, *C. gibbipennis*, Genus\_2.

Помимо общих черт, наблюдающихся в развитии обоих подсемейств, у них имеются и индивидуальные особенности, проявляющиеся в чертах таксономической структуры (табл. 9, 10). Atomariinae более прогрессивны в отношении к рассматриваемой обобщенной граде. В этом подсемействе больше подтаксонов высокого уровня, т.е. триб (тем самым больше разнообразие подсемейства). Напротив, среди Cryptophaginae больше родов и видов, т.е. показатели разнообразия и объема у триб подсемейства Cryptophaginae выше. Структура кладистического ветвления Cryptophaginae ближе к симметрично-дихотомическому типу, а у Atomariinae — ближе к гребенчатому типу кладограммы. В целом у таксонов Atomariinae больше доля таксономического ядра и меньше — периферии. В среднем таксоны уровня триб среди Atomariinae более четкие, лучше диагностируемые, т.е. их разнообразие “лучше” организовано, более упорядочено. При этом среди Atomariinae выше доля монотипических таксонов. Хиатус средних триб Cryptophaginae промежуточный между корневыми и вершинными, а у Atomariinae хиатус закономерно падает к вершине.

#### 4.4. От исторической зоогеографии к экологической истории

На рис. 30 А, Б в обоих подсемействах прослеживается закономерное изменение распространения таксонов (триб) по ходу кладогенеза. В целом схему зоогеографических изменений можно описать следующим образом: корневая кладя распространена преимущественно в северном полушарии, клады, расположенные в срединных участках кладогенеза, распространены в разных районах южного полушария, достаточно фрагментарно, многие в Австралийском регионе и Южной Америке. Наконец, представители вершинных клад имеют всесветное

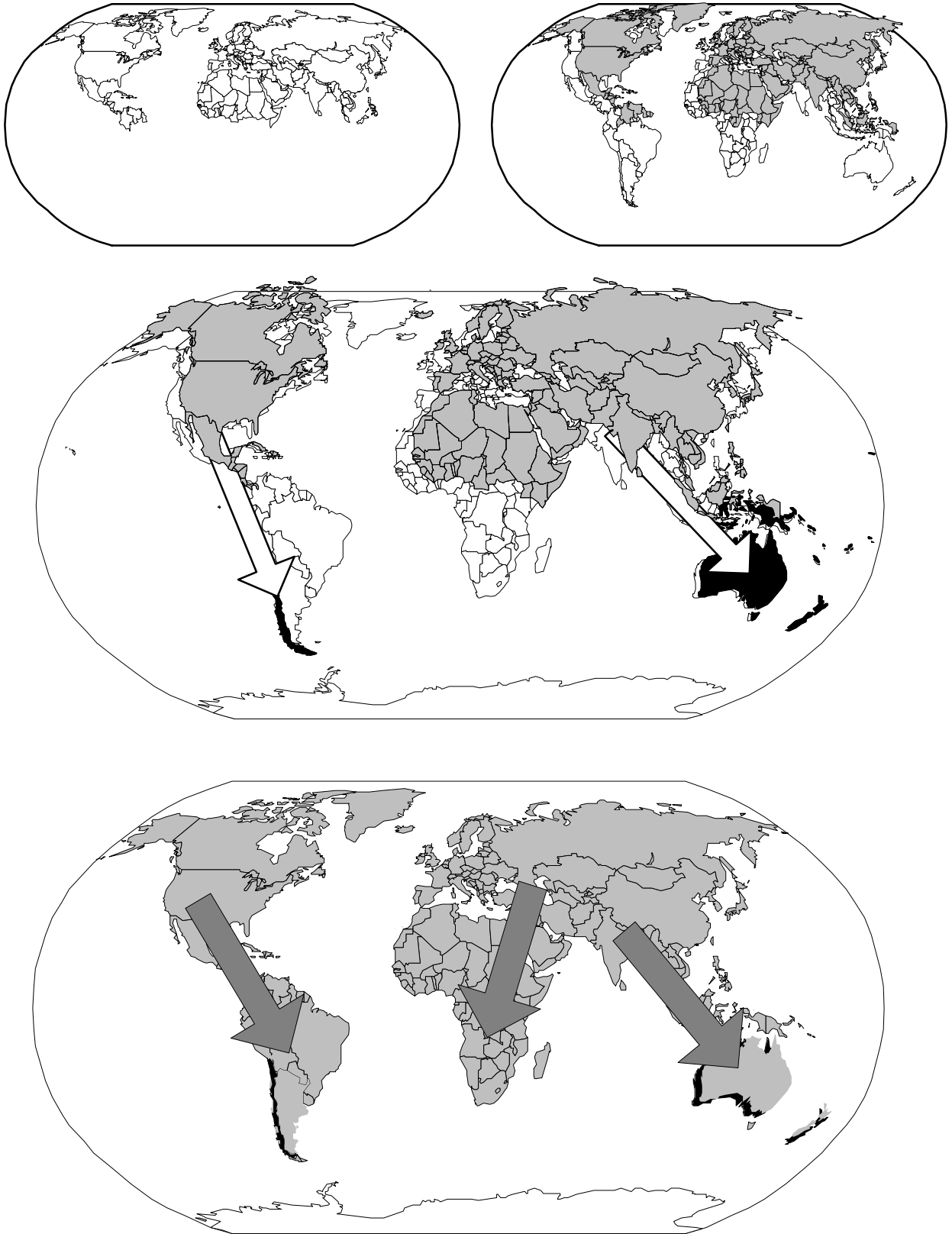
распространение. Такая закономерность требует объяснения.

Можно предположить, что в корневых кладах находятся пациенты (пользуясь терминологией Л. Раменского), относящиеся к зоогеографическому комплексу, который предшествовал современному. Это ценофобы, обитающие в “трещинах” современного сообщества, из которых их весьма затруднительно вытеснить, поскольку специалисты не могут организовать в этих трещинах достаточное конкурентное давление («трещины», или лакуны, слишком малы, чтобы «прокормить» специалиста-виолента). Не конкурируя с современными специалистами, эти остатки старого сообщества способны существовать с ними “бок о бок”.

Срединные клады состоят из виолентов старой формации, оттесненных ныне в реликтовые местообитания. Это ценофилы, которые ценофилами новой волны путем конкурентного вытеснения изгнаны из прежних областей обитания и сохранились в зоогеографических убежищах (реликтовых местообитаниях, рефугиумах).

Вершинные клады представлены ценофилами, виолентами новой формации, которые после кризиса сообщества образовали прочные блоки с другими членами сообщества, увеличивая степень своей ценофилии, специализировались и смогли вытеснить конкурентов (специалистов старой формации). В результате “новые виоленты” захватили все зоогеографические регионы и огромное количество местообитаний. Схематически разные этапы распространения корневых, срединных и вершинных клад можно изобразить так, как это сделано на рис. 33.

Такое объяснение наличного распространения групп на современном уровне знаний может быть лишь гипотезой. Эта гипотеза опирается на теорию филоценогенеза (Жерихин, 1978, 1979, 1980, 1987, 1997; Каландадзе, Раутиан, 1992, 1993; Раутиан, Жерихин, 1997). Схема филоценогенеза (сопряженной эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия) приведена в работе Каландадзе и Раутиана (1992) и воспроизведена в работе Любарского (1996). Как уже не раз отмечалось ранее (например, еще в работах Арнольди, Арнольди (1963) и Левушкина (1974), а также в более современных работах (Жерихин, 1997)), таксоцены не представляют собой реальных экологических единств и потому использование представлений о них в эволюционных сценариях лишено биологического смысла. Однако среди жуков многие семейства представляют собой жизненную форму определенного иерархического ранга (Шарова, 1981) и в этом смысле являются экологически означенным объектом. Из



**Рис. 33.** Схема смены фаунистических формаций сем. *Cryptophagidae*. На верхней паре картинок видно, что на первый фаунистический слой (обозначен белым) накладывается новый слой (высшие трибы обоих подсемейств, т.е. *Cryptophagini* и *Atomariini*), обозначенный серым тоном. Далее показано, как виоленты старого слоя оттесняются (белые стрелки) в “убежища реликтов” в южном полушарии (обозначены черным). На нижней картинке показано, как новый фаунистический слой, состоящий из виолентов новой формации, расселяется (серые стрелки), частично накладываясь на области, в которые ранее были оттеснены виоленты старой формации. Данная схема объясняет наблюдаемое (рис. 30 А, Б) распространение различных триб *Cryptophagidae*.



общих соображений ясно, что члены одного таксона в группе близких сообществ могут составлять экологически осмысленные единицы, например, гильдии. Cryptophagidae, мицетофаги мелкого размерного класса, обладают определенным экологическим единством (Любарский, 1996) и составляют гильдию (за сравнительно немногими исключениями, как то: переход фитофагии, к палинофагии и т.д.).

Высказанная выше гипотеза о схеме экологической эволюции семейства фальсифицируется путем детального изучения экологии соответствующих таксонов. Помимо возможностей фальсификации, существует большое количество фактов, эту гипотезу подтверждающих.

В корневых и срединных кладах находятся почти все роды с разорванным ареалом (*Sternodea*, *Amydropa* — корневые клады обоих подсемейств, *Chiliotis*, *Micrambina*, *Brounina* — срединная клада Cryptophaginae, *Anitamaria* — срединная клада Atomariinae). Такой ареал свидетельствует о древности соответствующих групп. При этом такой тип ареала не может быть объяснен высокой мобильностью этих групп и способностью преодолевать естественные границы: в корневых и срединных трибах сосредоточено большинство бескрылых родов, в частности, *Sternodea* и *Amydropa* бескрылы.

Срединные клады преимущественно распространены в классических убежищах реликтов — Австралии и Южной Америке. Экология и питание изучены очень слабо, однако для некоторых членов срединных клад известны данные, свидетельствующие об «экзотических» пищевых предпочтениях. Например, *Cryptothelypteris* питается спорами папоротников, т.е. занимает уникальную пищевую нишу в пределах семейства. То есть очевидна специализация представителей этих триб, что показывает их принадлежность к виолентам-специалистам старой формации, т.е. ценофилам.

Вершинные клады показывают максимальную в пределах семейства диверсификацию, что само по себе говорит о картине роста специализации и дроблении экониш. При этом представители вершинных клад связаны консортивными связями с множеством видов-гнездостроителей. Как указывалось выше, Cryptophagidae являются третьей по численности группой жуков, встречающейся в норах грызунов в Пале-

арктике, при этом более многочисленные группы относятся к хищникам (Carabidae, Staphylinidae), т.е. Cryptophagidae являются наиболее обильными норными мицетофагами. Это обилие почти целиком представлено родами, относящимися к вершинным трибам — Cryptophagini и Atomariini. Связи с видами-гнездостроителями могут быть неспецифическими (таковы связи с позвоночными животными — одни и те же виды указанных триб встречаются в гнездах птиц и норах грызунов). Тот же в основных чертах набор видов Cryptophagidae составляет синантропный комплекс. Но несмотря на молодость (относительную) вершинных клад, среди них успели выработаться и устойчивые связи с определенными видами гнездостроителей, в основном насекомыми. Таковы устойчивые связи *Antherophagus* со шмелями, *Spavius* и *Myrmedophila* с муравьями-формицинами, *Catopochrotus* с термитами, многих видов *Cryptophagus* с пчелами и т.д. (подробнее об экологии семейства см.: Любарский, 1996).

Представители вершинных клад представляют собой гильдию мицетофагов-нидиколюв и вовлечены в многообразные конкурентные отношения с другими мицетофагами (Любарский, 1996). Очевидна тесная связь представителей вершинных триб с сообществом: сравнительно специализированное питание, консортивные связи по местообитанию и т.д. Все это указывает на явную ценофильность этих групп, связанную при этом с возрастанием специализации (именно в этих кладах находятся многовидовые роды) и позволяет их отнести к категории виолентов. При этом подобных данных о тесных связях с другими членами сообщества для членов корневых клад нет, несмотря на относительно одинаковую степень изученности.

Выше обсуждалось распространение Cryptophagidae на уровне триб. Однако легко показать, что ситуация автомодельна и те же закономерности можно обнаружить и на более низких таксономических уровнях. Например, даже при современном уровне изученности можно утверждать, что максимальное разнообразие крупных родов из вершинных триб — *Cryptophagus*, *Atomaria* — имеется в Голарктике, и даже уже — в Палеарктике. Этот регион может считаться центром распространения для видов соответствующих родов. В Палеотропике, Неотропике, Австралийском

**Fig. 33.** The diagram of shifting faunistic formations of Cryptophagidae. In the two top pictures it is shown that a previous faunistic layer (denoted by white) is superposed by a new one (higher tribes of both subfamilies, i.e. Cryptophagini and Atomariini) denoted by grey. The next picture illustrates violants of the previous layer ousted (white arrows) to the «relict asylums» in the southern hemisphere (denoted by black). The bottom picture shows the new faunistic layer composed of the violants of the new formation spreading (grey arrows), partly overlaying areas where the violants of the previous formation had been pressed to. This diagram explains the observed distribution of the tribes of Cryptophagidae (shown in Fig. 30 A, B).

доминионе представителей этих родов мало, многие из них — завозные. Поскольку многие *Cryptophagini* являются обитателями запасов зерна, интродукция видов интенсивно шла последние десятилетия. Так был завезен в Европу американский *Saleblius*. Роды *Micrambe* и *Henoticus* как бы замещают *Cryptophagus* в тех областях где видов рода *Cryptophagus* относительно мало. Эти роды имеют в основном Палеотропическое распространение, максимальное разнообразие *Henoticus* в Африке, их довольно много в Ориентальной области, где сравнительно мало видов *Cryptophagus*. *Mnioticus* распространен в Эфиопской области. То есть повторяется ситуация, которая выше была описана для уровня триб: наиболее обильные видами вершинные роды имеют всесветное распространение, а многие более близкие к корню кладограммы и в этом смысле более «ранние» роды отесняются в более южные регионы — Эфиопскую и Ориентальную область, Неотропику. При этом для родов *Mnioticus*, *Micrambe* и *Henoticus* известно существенно меньше связей с сообществом, чем для рода *Cryptophagus*. Т.е. и на родовом уровне «побеждают» наиболее ценофильные группы (хотя, конечно, о «ценофильности» и «ценофобности» здесь можно говорить исключительно в относительном смысле, т.е. что одна группа, по-видимому, ценофильнее другой).

На видовом уровне (как ни сложно его анализировать) мы видим ту же картину. Небольшой четко очерченный комплекс синантропных видов интенсивно распространяется по многим зоогеографическим регионам, и в первую очередь распространение этих видов заставляет признать многие ареалы родов всесветными. При этом в некоторых случаях можно установить центр происхождения группы видов, к которой относится данный широко распространенный вид (обычно синантроп). Для вида *Atomaria lewisi* Rtt. я уже подробно описывал эту ситуацию (Любарский, 1996). Родственные виды обнаружены на востоке Палеарктики, откуда в последние десятилетия и распространилась *A.lewisi*. Другой схожий случай — *Cryptophagus hexagonalis* Tourn. Многие близкие к нему виды обитают в центральном Китае, а *C.hexagonalis* отмечен по всей Палеарктике, заходит и в С. Америку. Эти примеры (число которых легко умножить) показывают, что картина современного распространения триб и предположения о той динамике аралов, которая привела к этой картине, подтверждаются и более детальными (зато и более фрагментарными) данными о распространении отдельных родов и видов.

Тем самым вся эволюция семейства может быть описана как последовательный процесс специализации путем ценофилизации. Можно различить два фаунистических слоя. Представи-

телями старого слоя являются старые пациенты и старые виоленты. Старые пациенты сейчас представляют собой, скорее всего, ценофобов, потребляющих в современных сообществах спорадически появляющуюся пищу, на потреблении которой по каким-либо причинам не могут специализироваться современные специалисты-ценофилы (например, спорадичность ее появления мешает специализации). Эти пациенты почти не взаимодействуют с сообществом и находятся “вне конкуренции”, обладая при этом относительно небольшой численностью. Другой компонент старого фаунистического слоя — “старые виоленты”. Это специалисты, обладающие определенным комплексом ценологических связей, которые, однако, были побеждены в конкурентной борьбе более специализированными и в большей степени интегрированными в сообщество представителями молодых клад собственного семейства. Старые виоленты под давлением конкуренции были вынуждены отступить в “убежище реликтов” — в южное полушарие, причем некоторые из них отмечены лишь на сравнительно изолированных островах (Хуан-Фернандес, Новая Зеландия). Большое разнообразие экосистем в этих регионах, а также их относительная изолированность позволили старым виолентам уцелеть.

Всемирное распространение получили новые виоленты, представители следующего фаунистического комплекса. Их победа в конкурентной борьбе неоспорима: широчайшее распространение, высокое разнообразие на видовом и родовом уровнях, высокое обилие. Очевидна и их более тесная, чем у других клад, связь с сообществом. Т.е. новые виоленты победили, специализируясь в направлении ценофилизации, увеличивая свое сродство с сообществом и зависимость от него. Можно полагать, что это привело группу к расцвету, но это же качество, старательно вырабатываемое “специалистами новой волны”, будет препятствовать выживанию в случае биоценологического кризиса.

Выдвигаемой гипотезой о экологических закономерностях эволюции семейства *Cryptophagidae* объясняются наблюдаемые многочисленные параллелизмы в свойствах подсемейств, обсуждавшиеся ранее (разделы 4.2 и 4.3, рис. 28; 29; 30–32). Поскольку подсемейства *Cryptophagidae* разошлись на первых же этапах кладогенеза, по сути здесь обнаруживается параллельное развитие двух таксонов “семейственного” ранга, обладающих значительным сходством организации и, как следствие этого, независимо приобретающие многие общие черты, что, в свою очередь, определяет общность эволюционного сценария и эволюционной судьбы рассматриваемых групп.

## 4.5. Положение в филогенетическом цикле

Можно сравнить картину, которая наблюдается на графиках компактности (рис. 31; 32) и графиках среднего показателя полиморфизма (рис. 28; 29), со схемой основных фаз полного филогенетического цикла (Раутиан, 1988) (рис. 34). Эта схема составлена по результатам работ многих палеонтологов, которые отмечали закономерности хода филогенеза самых разных таксонов. В результате сложилась концепция филогенетического цикла, последовательности фаз филогенеза, которые в своей эволюции проходят любой таксон.

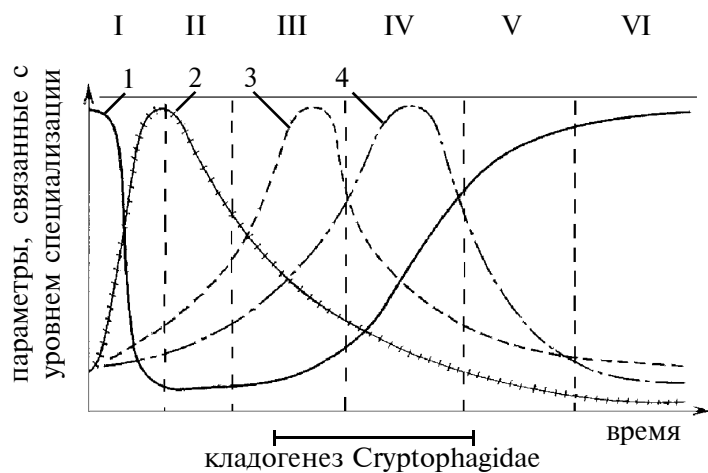
В целом параллельное развитие обоих подсемейств *Cryptophagidae* можно описать следующим образом: базальная клада (*Caenoscelini*, *Nurosoragini*) находится на среднем уровне компактности; далее следуют клады, характеризующиеся наивысшими в семействе показателями компактности, затем в вершинных кладах (*Cryptophagini*, *Ephistemini*, *Atomariini*) идет спад до низкого (самого низкого в каждом подсемействе) уровня компактности.

Показатель компактности, рассчитанный по числу исключений среди апоморфий таксона из апоморфий клады, к которой принадлежит данный таксон, характеризует скорость изменения преемственности в данной кладе. Относительное количество полиморфизмов в разных трибах (рис. 28; 29) также, независимо от показателя компактности, может служить для оценки уровня преемственности. Результаты обоих этих показателей совпадают, указывая на положение кладогенеза семейства в середине филогенетического цикла (эти показатели соответствуют величине, которая на рис. 34 называется скоростью специализации (преемственности, целостности и т.д.). Согласно схеме, составленной А.С. Раутианом, эти показатели соответствуют: для базальных клад — фазе филогеронтии, для срединных клад — середине палеоморфной фазы, для вершинных клад — концу палеоморфной фазы и, возможно, заходят в следующую, мезоморфную фазу. В терминологии В.О. Ковалевского, Г.Ф. Осборна и некоторых других авторов изучаемый в данной работе кладогенез протекает примерно с середины фазы адаптивной радиации до середины фазы прогрессивной специализации. В терминологии И.И. Шмальгаузена — с середины стадии алломорфоза до середины стадии телеморфоза. Проверить это расположение по фазам филогенетического цикла можно, совместив ход кладогенеза *Cryptophagidae* с филогенетическим циклом еще по одному показателю.

Таким показателем может послужить темп диверсификации. Прямо измерить этот показатель можно, только изучив палеонтологическую историю группы организмов, чего в случае *Cryptophagidae* проделать не удастся. Однако на рецентном материале можно использовать другой показатель. О темпе диверсификации можно судить по числу подтаксонов в данной кладе. В обоих подсемействах индекс разнообразия, т.е. число подтаксонов (видов в родах, родов в трибах) растет от базальных к вершинным кладам (рис. 37; 38). По-видимому, так же растет и темп диверсификации. Этот показатель (индекс разнообразия) дает возможность подтвердить место кладогенеза *Cryptophagidae* в схеме полного филогенетического цикла (рис. 44; 46).

Число триб по мере приближения к концу изучаемого кладогенеза не возрастает, скорее, несколько уменьшается. А число родов в трибах и видов в родах в вершинных кладах резко растет. Этот факт отражает следующие процессы. При совмещении показателей компактности и полиморфизма с кривой 4 на рис. 34 использовались показатели для триб. Кривая 3 (скорость диверсификации) на середине IV фазы уже прошла свой максимум и начинает падать. Именно таково положение с числом триб на разных участках кладогенеза *Cryptophagidae*. Относительно соответствующих показателей для родов и тем более видов ситуация будет принципиально такая же, только соответствующие кривые будут смещены вправо по сравнению для кривых более высокого таксономического уровня (триб). То есть сначала достигается максимальная скорость диверсификации на высшем таксономическом уровне, затем эта скорость начинает падать, но вместе с тем растет скорость диверсификации на более низком таксономическом уровне. Именно поэтому разнообразие *Cryptophagidae* на родовом и видовом уровнях продолжает расти.

В самых общих чертах причину смещения кривых на схеме филогенетического цикла в зависимости от высоты таксономического ранга можно сформулировать следующим образом. Падение скорости роста устойчивости в вершинных кладах (рис. 28; 29; 31; 32) объясняется тем, что на данном этапе филогенеза устойчивость должна быть достаточно велика, чтобы происходило наследование свойств, однако не слишком высока, чтобы не закрыть для организации саму возможность изменений. Группа, наращивая свою специализацию, не находит принципиально новых решений стоящих перед ней задач, не выходит на принципиально новый уровень организации. Специализация ее заключается в нахождении новых, все более частных решений:



**Рис. 34.** Полная схема филогенетического цикла (по: Раутиан, 1988, с изменениями). Показатели развития: 1 — степень специализации; 2 — темп дестабилизации; 3 — скорость диверсификации (дивергентной эволюции); 4 — скорость специализации (филетической эволюции). Фазы цикла: I — дестабилизация; II — филоэмбриония; III — филогеронтия; IV — палеоморфная фаза; V — типостаз; VI — типоплиз. В названиях фаз цикла использованы термины различных авторов, ссылки на которых и полный список названий фаз можно найти в упомянутой работе А.С. Раутиана.

**Fig. 34.** The complete diagram of a phylogenetic cycle (after Rautian, 1988, modified). The coefficients of development: 1 — specialisation degree; 2 — destabilisation tempo; 3 — diversification (divergent evolution) velocity; 4 — specialisation (phyletic evolution) velocity. The phases of the cycle: I — destabilisation; II — phylembryony; III — phylogeronty; IV — palaeomorphous phase; V — typostasis; VI — typolysis. The phase names follow different authors, for references and the complete list of phase names see the above-mentioned work by A.S. Rautian.

идет диверсификация на низких таксономических уровнях с освоением новых локальных экониш. Уровень задач специализации, решаемых организацией, и определяет ранг группы — достаточно ясно, что коренные морфологические преобразования, связанные с переходом на принципиально новый уровень организации, заставляют придать группе более высокий ранг, нежели морфологические изменения, связанные с решением мелких задач локальной оптимизации некоторых адаптивных параметров.

Итак, весь известный кладогенез *Cryptophagidae* протекает примерно от середины фазы III на рис. 34 до середины фазы IV. Начало кладогенеза семейства связано с выходом из дестабилизации предковой устойчивой организации (возможно, это стадия образования *Clavicornia* или даже *Suscujoidea* в целом) и характеризуется адаптивной радиацией, а завершается изучаемый кладогенез на середине фазы прогрессивной специализации, что характеризуется падением скорости роста преэмергентности и непрерывным ростом темпа диверсификации (числа подтаксонов) на родовом и видовом уровнях.

Тем самым семейство *Cryptophagidae* находится в середине филогенетического цикла. Лишь недавно (в филогенетическом смысле) начал стабилизироваться морфологический тип группы, на основе которого затем происходит интенсивная адаптивная радиация. При этом в палеонтологической истории семейства известно с верхнего мела. Довольно значительный абсолютный возраст группы и “молодость” ее, оцениваемая по положению в филогенетическом цикле, иллюстрирует, по-видимому, общую закономерность темпов эволюции насекомых, которые изменяются относительно медленно по сравнению с позвоночными. Возможно, это связано с мозаичным типом онтогене-

тического развития, в отличие от регуляторного типа, присущего позвоночным.

Определение места *Cryptophagidae* на схеме полного филогенетического цикла позволяет предсказать изменение некоторых показателей этой группы в будущем. В случае продолжения филогенеза группу ждет дальнейшее снижение показателей компактности (преэмергентности, устойчивости, направленности развития системы), а также снижение темпов диверсификации (показателя разнообразия) уже и на родовом уровне, т.е. эволюция будет идти “медленнее”. При этом непосредственно на ближайшем этапе филогенеза группу ожидает значительный рост специализации, которая, в случае продолжения филогенеза, затем выйдет на “плато”.

Другой интересный результат помещения кладогенеза *Cryptophagidae* на схему филогенетического цикла состоит в том, что натурно данные нам современные таксоны, оказывается, способны достаточно полно представлять свойства разных фаз филогенетического цикла. Имеется в виду то обстоятельство, что представители корневых и вершинных клад *Cryptophagidae*, существуя в настоящее время, несут в своей таксономической структуре черты, свойственные времени их образования на общем стволе семейства. Именно это обстоятельство позволило перейти от свойственных только палеонтологическим исследованиям показателей, которые обычно использовались для построения филогенетического цикла группы (темпы вымирания и новообразования подтаксонов) к показателям, которые могут быть установлены только на рецентном материале и не зависят от изученности палеонтологии группы. Эти показатели позволяют на рецентном материале установить характерные черты кладогенеза, выявить его этапы и найти место данного кладогенеза на общей схеме филогенетического цикла.

## Заключение

Описанный в гл. II новый метод филогенетического анализа — градистический анализ — позволяет получить новые сведения о филогенезе изучаемых таксонов на основе столь же формализованной методики, как и принятая в кладистическом анализе. Метод состоит в выявлении распределений состояний признаков, не объяснимом с точки зрения наследования свойств и тем самым не находящим отражения в кладограмме. Такие распределения (градистические распределения, выделенные на основе гомоплазий) обобщаются в системы параллелизмов (грады) на основании сравнения и гомологизации конкретных распределений по их свойствам — типу (цис- и тран-распределения), а также четкости. Полученные грады наносятся на кладограмму, показывая связи удаленных друг от друга клад. Другие свойства — сила, мощность — позволяют оценивать достоверность град и их важность при оценке взаимных отношений клад.

Кладограмма как таковая является средством упорядочивания временных отношений между таксонами в собственном времени развивающейся системы (что и делает ее методом анализа генеалогии). Собственное время системы измеряется числом значимых для этой системы событий, изменений, которые влияют на существенные параметры системы. Сложность сквозного “датирования”, т.е. соотнесения событий между собой в рамках единого филогенеза (и его специально формализованными методами выделенного аспекта — кладогенеза) состоит в том, что после расхождения ветвей кладограммы события, происходящие в этих ветвях, оказываются несовместимыми друг с другом. С помощью основной презумпции типохронологии — презумпции одновременности (одностадиальности) параллелизмов — производится изменение геометрической формы системы клад таким образом, что становятся очевидными темпоральные отношения удаленных клад (т.е. расположение клад в собственном времени развивающейся системы). В результате становится возможным обоснованно вычислять относительные скорости эволюции разных клад (таксонов) и делать утверждения о их взаимной прогрессивности или регрессивности.

Каждая града, представляя собой пучок согласованных градистических распределений состояний признаков, указывает на корреляцию соответствующих признаков между собой. Это позволяет развернуть функционально-морфологическую работу по выявлению соответствующих функциональных аппаратов, оценить вклад каждого такого аппарата в развитие организа-

ции таксона и внести эти факторы в эволюционный сценарий исследуемой группы организмов.

В данной работе продолжено изучение функциональных аппаратов *Cryptophagidae*, начатое ранее (Любарский, 1991, 1996). В частности, удалось дополнить состав мерона бульдозерных структур некоторыми очень важными в таксономическом отношении чертами. Выявлены многочисленные корреляции признаков, которые ранее полагались не связанными друг с другом.

В результате изучения и сопоставления данных о экологических предпочтениях членов различных таксонов, а также закономерностей их распространения, разработана гипотеза об истории экологических (преимущественно конкурентных) взаимоотношений таксонов разных клад. Выявлены два этапа смены фаун семейства в мировом масштабе, что и объясняет современное географическое распространение таксонов. Основной линией эволюции семейства следует признать специализацию путем ценофилизации, т.е. рост конкурентоспособности (адаптивности, степени специализации) путем увеличения таксономической группой количества и силы консортивных связей в обществе, ассимиляции членов таксона в гильдию и выработка устойчивых отношений с другими экологически означенными блоками общества.

Работе по изучению эволюционного сценария группы и взаимоотношению эволюции различных таксонов помогают выявленные в гл. IV так называемые собственные свойства таксономической системы группы. Это объем, разнообразие, хиатус, компактность, полиморфность. Охарактеризовав через соответствующие показатели различные подтаксоны, выстроенные в порядке их кладогенеза, мы получаем возможность описания эволюционного сценария, вплоть до предсказаний динамики различных показателей, описывающих ход филогенеза. Этот результат достигнут за счет указания места филогенеза семейства на обобщенной схеме филогенетического цикла, что оказалось возможным только после замены палеонтологических исходных данных (темпов вымирания и новообразования таксонов), которые были использованы при выдвижении модели филогенетического цикла, на избранные показатели собственных свойств таксономической системы, что и позволило применить в целом неонтологические данные к модели филогенетического цикла.

## Литература

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В., 1963.** О биоценозе как об одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. *Зоологический журнал*, 42, 2: 161–183.
- Жерихин В.В., 1978.** Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). *Москва: Наука*. С. 198. (Труды ПИН АН СССР, Т. 165).
- Жерихин В.В., 1979.** Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании. *Экологическое прогнозирование*. Москва: Наука: 113–132.
- Жерихин В.В., 1980.** Насекомые в экосистемах суши. *Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). Историческое развитие класса насекомых*. Москва: Наука: 189–224 (Труды ПИН АН СССР, Т. 175).
- Жерихин В.В., 1987.** Биоценотическая регуляция эволюции. *Палеонтологический журнал*, 1: 3–12.
- Жерихин В.В., 1997.** Основные закономерности филогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. ... доктора биол. наук. Москва. 80 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С., 1992.** Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия. *Юрцев Б.А. (ред.). Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Материалы конференции БИН РАН и ЗИН РАН. 14–15 февраля и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (Санкт-Петербург): Изд. ЗИН: 65–80.*
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С., 1993.** Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и его биоты. *Розанов А.Ю. (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы*. Москва: МАИК Наука: 73–91.
- Левушкин С.И., 1974.** К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе. *Журнал общей биологии*, 35, 5: 692–709.
- Линней К., 1989.** Философия ботаники. Москва: Наука. 451 с.
- Любарский Г.Ю., 1989.** Новые таксоны жуков-скрытноядов (Coleoptera, Cryptophagidae) фауны СССР. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, 94, 5: 49–62.
- Любарский Г.Ю., 1991.** Объективация категории таксономического ранга. *Журнал общей биологии*, 52, 5: 613–626.
- Любарский Г.Ю., 1992.** Функциональная морфология бульдозерных структур и разнообразие жизненных форм семейства Cryptophagidae (Coleoptera, Clavicornia). *Russian Entomological Journal*, 1, 1: 3–16.
- Любарский Г.Ю., 1992.** О таксономическом статусе родов *Myrmedophila* Bousquet, 1989 и *Catopochrotides* Kies. et Rchdt., 1936 (Coleoptera: Cryptophagidae). *Энтомологическое обозрение*, 71, 3: 595–598.
- Любарский Г.Ю., 1994.** Эволюция, биостилистика и функциональная морфология семейства Cryptophagidae (Coleoptera, Clavicornia). *Журнал общей биологии*, 55, 6: 684–699.
- Любарский Г.Ю., 1996.** Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. Москва: КМК Scientific Press. 434 с.
- Любарский Г.Ю., 1997.** Филогенетика: образ результата и ранжирование в хронологии. *Журнал общей биологии*, 58, 6: 21–45.
- Майр Э., 1971.** Принципы зоологической систематики. Москва: Мир. 592 с.
- Медведев С.И., Высоцкая С.О., 1969.** Жуки (Coleoptera) из гнезд мелких млекопитающих Закарпатской области. *Энтомологическое обозрение*, 48, 4: 787–801.
- Мейен С.В., 1974.** Введение в теорию стратиграфии. Москва: Геологический институт АН СССР. 186 с. (рукопись депонирована в ВИНТИ №1741–74 Деп.).
- Мейен С.В., 1978.** О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии. *Известия АН СССР. Серия геологии*, 11: 79–91.
- Мейен С.В., 1982а.** Геоисторическая периодизация и хронологическая шкала. *Развитие учения о времени в геологии*, Киев: Наукова думка: 19–30.
- Мейен С.В., 1982б.** Проблема геохронологических границ. *Развитие учения о времени в геологии*. Киев: Наукова думка: 209–219.
- Мейен С.В., 1984.** Принципы исторических реконструкций в биологии. *Системность и эволюция*. Москва: Наука: 7–31.
- Павлинов И.Я., 1987.** Принцип неопределенности в кладистической систематике. *Журнал общей биологии*, 48, 5: 589–601.
- Павлинов И.Я., 1989.** Филогенетические схемы и классификация ископаемых Equidae (Mammalia): сравнение разных подходов. *Журнал общей биологии*, 50, 3: 342–352.
- Павлинов И.Я., Потапова Е.Г., Яхонтов Е.Л., 1993.** Количественный анализ влияния начальных условий на результаты филогенетических реконструкций. *Журнал общей биологии*, 56, 2: 149–166.
- Расницын А.П., Длусский Г.М., 1988.** Принципы и методы реконструкции филогенезов. *Пономаренко А.Г. (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых*. Москва: Наука: 5–15.
- Раутиан А.С., 1988.** Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. *В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология*. Москва: Недра, 2: 76–118.
- Раутиан А.С., Жерихин В.В., 1997.** Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого. *Журнал общей биологии*, 58, 4: 20–47.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., 1974.** Филогенетика и принципы построения естественной системы. *Труды Зоологического института АН СССР*, 53: 30–46.
- Шарова И.Х., 1981.** Жизненные формы жукелиц. Москва: Наука. 359 с.
- Bousquet Y., 1989.** A review of the North American genera of Cryptophaginae (Coleoptera: Cryptophagidae). *The Coleopterists Bulletin*, 43, 1: 1–17.
- Brundin L.A., 1972.** Evolution, causal biology, and classification. *Zoologica Scripta*, 1: 107–120.
- Brundin L.A., 1976.** Neocomian chironomid and Podonominae — Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. *Zoologica Scripta*, 5: 139–160.
- Casey T.L., 1900.** A review of the American Corylophidae, Cryptophagidae, Tritomidae and Dermestidae, with other studies. *Journal of the New York Entomological Society*, 8: 51–172.
- Cracraft J., 1974.** Phylogenetic models and classification. *Systematic Zoology*, 23, 1: 71–90.
- Crowson R.A., 1955.** The natural classification of the families of Coleoptera. London: Nathaniel Lloyd & Co, 187 pp.
- Crowson R.A., 1960.** The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology*, 5: 111–134.
- Crowson R.A., 1980.** On amphipolar distribution patterns in some cool climate groups of Coleoptera. *Entomologia Generalis*, 6: 281–292.
- Crowson R.A., 1981.** The biology of Coleoptera. New York: Academic Press, xii+802 pp.
- Eskov K.Y., Zonshtein S.L., 1990.** A new classification for the order Araneida (Arachnida: Chelicerata). *XI International Congress of Arachnology, Turku, Finland, 7–12 Aug. 1989. Acta Zoologica Fennica*, 190: 129–137.
- Falcoz L., 1929.** Tableaux analytiques des Coléoptères de la faune Franco-Rhénane (France, Hollande, Belgique, Région rhénane, Valais). Famille XXXIII. Cryptophagidae. *Toulouse*, 197 pp.
- Farris J.S., 1986.** On the boundaries of phylogenetic systematics. *Cladistics*, 2, 1: 14–28.
- Fitch W.M., 1971.** Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.

- Illies J., 1960.** Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Ordnung Plecoptera. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 384–394.
- Lawrence J.F., 1982.** Coleoptera. *S.P. Parker (ed.). Synopsis and classification of living organisms. New York: McGraw-Hill*, 2: 482–553.
- Lawrence J.F., 1991.** Order Coleoptera (general discussion, family key, many family treatments). *F.W. Stehr (ed.). Immature insects. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing Co.*, 2: 144–658.
- Lawrence J.F., Britton E.B., 1991.** Coleoptera (Beetles). *CSIRO division of entomology (ed.). The insects of Australia: a textbook for students and research workers. Ithaca, New York: Cornell University Press*, 2: 543–683.
- Lawrence J.F., Britton E.B., 1994.** Australian beetles. *Carlton, Victoria: Melbourne University Press*, 192 pp.
- Lawrence J.F., Newton A.F. Jr., 1982.** Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 261–290.
- Lawrence J.F., Newton A.F. Jr., 1995.** Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, references and data on family-group names). *J. Pakaluk, S.A. Slipinski (eds.). Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN*, 779–1006.
- Leschen R.A., 1996.** Phylogeny and revision of the genera of Cryptophagidae (Coleoptera: Cucujoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, 55, 15: 549–634.
- Lyubarsky G., 1998.** *Scytomaria*, a new genus of Cryptophagidae from Nepal. *Stuttgarter Beitrage fur Naturkunde. (Ser. A)*, 572–578.
- Mickevich M.F., 1982.** Transformation series analysis. *Systematic Zoology*, 31: 461–478.
- Nakane T., Hisamatsu S., 1963.** Two new genera and three new species of clavicorn Coleoptera from Japan. *Fragmenta Coleopterologica*, 12: 48–50.
- Nelson G.J., 1974.** Classification as an expression of phylogenetic relationship. *Systematic Zoology*, 22, 4: 344–359.
- Nelson G.J., 1978.** The perils of perfection: a reply to D.H. Colless. *Systematic Zoology*, 27, 1: 124.
- Panchen A.L., 1982.** The use of parsimony in testing phylogenetic hypothesis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 74, 3: 305–328.
- Patterson C., 1978.** Verifiability in systematics. *Systematic Zoology*, 27, 2: 218–222.
- Rasnitsyn A.P., 1996.** Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*, 66, 1: 3–41.
- Remane A., 1955.** Morphologie als Homologienforschung // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 1954, 18. Supplementband, Zoologischer Anzeiger*, 159–183.
- Saether O.A., 1970.** Nearctic and palaearctic *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae). *Bulletin of Fishery Research Board Canada*, 134: 1–57.
- Saether O.A., 1977.** Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. *Bulletin of Fishery Research Board Canada*, 197: 1–210.
- Saether O.A., 1979.** Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. *Zoologica Scripta*, 8: 305–312.
- Saether O.A., 1986.** The myth of objectivity — post-henningian deviations. *Cladistics*, 2, 1: 1–14.
- Sasaji H., 1984.** Contribution to the taxonomy of the superfamily Cucujoidea (Coleoptera) of Japan and her adjacent districts, II. *The Memoirs of the Faculty of Education, Fukui University, Series II (Natural Science)*, 34: 21–63.
- Sen Gupta T., 1978.** A new genus of Atomariinae (Coleoptera: Cryptophagidae) with descriptions of two new species from India. *Oriental Insects*, 12: 275–279.
- Sen Gupta T., Pal T.K., 1980.** Ergebnisse der Bhutan-Expedition 1972 des Naturhistorisches Museums in Basel. Coleoptera: fam. Cryptophagidae, Genus *Himascelis*. *Entomologica Basiliensia*, 5: 42–44.
- Sen Gupta T., Crowson R.A., 1967.** The systematic position of *Eicolycus* Sahlberg (Coleoptera, Languriidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Ser. B*, 36, 5–6: 87–93.
- Sen Gupta T., Crowson R.A., 1971.** A review of classification of the family Languriidae (Coleoptera, Clavicornia) and the place of Languriidae in the natural system of Clavicornia. *Memoirs of the Zoological Survey of India*, 15, 2: 1–42.
- Sneath P.H.A., Sokal R.P., 1973.** Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. *San Francisco: W.H. Freeman & Co.* 573 p.
- Swofford D.L., 1991.** PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.0. Program and documentation. *Illinois Natural History Survey, Champaign*, 182 pp.
- Swofford D.L., 1993.** Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP), version 3.1.1. *Illinois Natural History Survey, Champaign*. 192 pp.
- Tatarinov L.P., 1985.** The present state of the problem of the ancestry of mammals. *Acta zoologica Fennica*, 170: 145–147.
- Wiley E.O., 1979.** An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, 28, 3: 308–337.
- Wiley E.O., 1981.** Phylogenetics. The theory and practice of Phylogenetic Systematics. *Chichester, New York*, 439 p.

## РЕЗЮМЕ

В книге разработан новый метод филогенетики, заключающийся в объективированном построении град (систем параллелизмов) на основании гомоплазий. Системы параллелизмов позволяют соотнести удаленные ветви кладограммы для относительного датирования всех участков кладограммы с помощью процедур типохронологии.

Метод состоит в выявлении распределений состояний конкретных признаков и анализе этих распределений. Одни распределения - названные филетическими - легко объясняются с помощью гипотезы о наследовании свойств. Другие распределения, названные градистическими, затруднительно объяснить с помощью такой гипотезы. Градистические распределения обобщаются в системы параллелизмов (грады) на основании сравнения и гомологизации конкретных распределений признаков. Для сравнения распределений использованы свойства - тип распределения (цис- и транс-распределения), а также четкости. Транс-распределения - те, в которых сходные состояния признаков имеются в удаленных участках кладограммы. Цис-распределения - такие, в которых сходные состояния признаков имеются в смежных участках кладограммы. Четкость распределения отражает степень соответствия его своему типу. Например, возможно нечеткое транс-распределение, связывающее удаленные друг от друга ветви, но не самые удаленные на данной кладограмме. Полученные обобщенные грады наносятся на кладограмму, показывая связь удаленных друг от друга клад. Другие выделенные свойства распределений признаков — сила, мощность — позволяют оценивать достоверность град и их важность при оценке взаимных отношений клад.

Сформулирована презумпция одновременности грады. С помощью этой презумпции выявлены темпоральные отношения клад. Далее вычисляются относительные скорости эволюции разных клад (таксонов) и делаются утверждения о их взаимной прогрессивности или регрессивности. Тем самым гомоплазии, от которых кладистический анализ стремился избавиться, в данном методе филогенетического анализа являются материалом для упорядочения отношений разошедшихся ветвей кладограммы.

Указанные теоретические задачи и методики разработаны на оригинальном фактическом материале. Работа выполнена на примере анализа модельной группы - жесткокрылых семейства *Cryptophagidae* (Coleoptera, Cucujoidea). Проведено изучение признаков родов мировой фауны, построена кладограмма и выявлены конкретные и обобщенные грады.

Каждая обобщенная града, представляя собой систему согласованных градистических рас-

пределений состояний признаков, указывает на корреляцию соответствующих признаков между собой. Тем самым данный метод позволяет объективировать выделение соответствующих морфо-функциональных аппаратов, оценить вклад каждого такого аппарата в развитие организации таксона и внести эти факторы в эволюционный сценарий исследуемой группы организмов. Для модельного семейства выделены функционально-морфологические аппараты и обсуждается их роль в системе и эволюции семейства.

В результате изучения и сопоставления данных о экологических характеристиках различных таксонов модельного семейства, а также закономерностей их распространения, разработана гипотеза об истории экологических (преимущественно конкурентных) взаимоотношений таксонов разных клад. Построение этой гипотезы позволило объяснить современное географическое распространение таксонов. Основной линией эволюции семейства *Cryptophagidae* следует признать специализацию путем ценофилизации, т.е. рост конкурентоспособности (адаптивности, степени специализации) путем увеличения таксономической группой количества и силы консортивных связей в сообществе, ассимиляции членов таксона в гильдию и выработка устойчивых отношений с другими экологически означенными блоками сообщества.

Построение эволюционного сценария группы производится на основе выделенных для этой цели собственных свойств таксономической системы: объема, разнообразия, хиатуса, компактности, полиморфности. Построен эволюционный сценарий модельной группы, проанализирована динамика различных показателей, описывающих ход филогенеза.

В книге разработана таксономия и филогенетика *Cryptophagidae* (Coleoptera: Cucujoidea). Дан обзор родов мировой фауны, построена кладограмма родов семейства с учетом самых современных данных. Приводится ключ родов *Cryptophagidae* мировой фауны. В результате кладистического анализа и ранжирования полученных таксонов были внесены изменения в существовавшую систему жуков изучаемого семейства. Разработана новая система триб и надтриб, показана парафилетичность одной трибы (*Cryptafricini*) и необходимость разделения ее на две самостоятельных трибы (*Cryptafricini*, *Microphagini*), установлено несколько новых триб (*Scytomariini*, *Microphagini*, *Atomaroidini*), один род (*Hypophagus*) перенесен в другое подсемейство (*Cryptophaginae*) и выделен в монотипическую подтрибу (*Hypophagina*).



## SUMMARY

A new method of phylogenetics called «anagenetics» is developed and described using data on the beetle family Cryptophagidae (Coleoptera, Cucujoidea). The method deals with explicative analysis of grades using evaluation of homoplastic events occurring in different clades. Two kinds of distributions of character states are recognized for these purposes. One type called phyletic is constituted of characters whose distributions are easily explained by the hypothesis of historical inheritance from the immediate ancestors. Other distributions called gradistic could not be explained that way. Gradistic distributions are generalised in the systems of parallelisms (grades) on the basis of comparison of distributions of different particular characters. It is proposed to describe the latter by respective properties, viz. distribution type (cis- and trans-distributions) and accuracy. In cis-distributions, similar character states belong to joining clades, while trans-distributions are those in which similar character states belong to separated clades. Distribution distinctness allows to refer a particular distribution to a certain type. For instance, it is possible for non-accurate trans-distribution to connect separated, but not maximally separated, clades in the given cladogram. The generalised grades are plotted on the cladogram to indicate relations among distinct clades. Some other properties of character distributions, strength and capacity, make it possible to assess significance of particular grades and their importance for the evaluation of relations among clades.

A presumption of simultaneity is suggested to analyze temporal relations among clades within the given cladogram. On this basis, relative tempos of evolution of different clades are calculated and some conclusions about their progressivity are forwarded. Thus, the method of anagenetic analysis makes it possible to use homoplasies, which cladistics refuses to take into consideration, in adjusting relations among diverged clades.

Both cladistic and subsequent gradistic analyses of cryptophagids were undertaken in the framework of the above approach. It is shown that each generalised grade serves as indicator of correlations between particular characters. By this, one can recognise objectively particular morpho-functional apparatuses construed from these characters, in order to assess the impact of each of such apparatuses on evolution of taxon organisation, and to include these correlations into evolutionary scenario of the taxon studied. This scenario is derived from all own properties of the taxon: number of its subtaxa, its taxic diversity, hiatus, compactness, and polymorphness.

Particular morpho-functional apparatuses of the cryptophagids are characterised and their role in evolution and taxonomy of this family is discussed. A hypothesis of the history of ecological (basically competition) interactions of cryptophagid taxa belonging to different clades is elaborated to explain known data on their ecology, morphology and geographical distribution. The principal evolutionary pathway of cryptophagids is supposed to be specialisation toward becoming more cenophilic, that is, more competitively capable by increasing amount and intensity of consortive connections in the community, by assimilation of taxon members in a guild, and by elaborating stable relations with other ecological subunits of the same community.

A taxonomic revision of the family Cryptophagidae is provided. Keys for all genera are given. New arrangement at tribal/subtribal level is suggested to reflect new findings in cladistic and gradistic relations among genera and higher taxa. Paraphyletic status of Cryptafricini is shown, Microphagini should be ranked as a separate tribe. Two new tribes are established, which are Scytomariini (established for the recently described genus *Scytomaria*) and Atomaroidini. The genus *Hypophagus* is transferred from Atomariinae to Cryptophaginae s.str., and a monotypic subtribe Hypophagina is erected for it.

## СОДЕРЖАНИЕ.

<b>Введение</b> .....	4
<b>Глава I. Морфологическое описание</b> .....	10
1.1. Описание признаков .....	12
1.2. Полиморфность признаков и их значение для диагностики .....	27
<b>Глава II. Кладистический анализ</b> .....	29
2.1. Обсуждение кладистической системы Cryptophagidae .....	29
2.1.1. Устойчивые группы родов в кладограмме .....	29
2.1.2. Свойства кладограммы и ее устойчивость .....	35
2.2. Ключ родов Cryptophagidae .....	38
<b>Глава III. Градистический анализ</b> .....	45
3.1. Принципы градистического анализа распределения признаков и типохронология .....	45
3.2. Свойства градистических распределений .....	49
3.3. Описание градистических распределений .....	51
3.4. Типификация градистических распределений .....	56
3.5. Наложение град на кладограмму .....	57
3.6. Морфологический смысл выявленных град .....	62
3.7. Анализ полиморфизмов .....	65
<b>Глава IV. Система семейства</b> .....	69
4.1. Установление рангов .....	69
4.2. Свойства морфологической системы семейства Cryptophagidae .....	72
4.3. Свойства таксономической системы семейства Cryptophagidae .....	74
4.4. От исторической зоогеографии к экологической истории .....	79
4.5. Положение в филогенетическом цикле .....	83
<b>Заключение</b> .....	85
<b>Литература</b> .....	86
<b>Резюме</b> .....	88

## CONTENTS

<b>Introduction</b> .....	4
<b>Chapter I. Morphological description</b> .....	10
1.1. Description of characters .....	12
1.2. Polymorphism of characters and their significance for diagnostics .....	27
<b>Chapter II. Cladistic analysis</b> .....	29
2.1. Discussion of the cladistic system of Cryptophagidae .....	29
2.1.1. Stable groupings of genera in the cladogram .....	29
2.1.2. The properties of the cladogram and its stability .....	35
2.2. A key to the genera of Cryptophagidae .....	38
<b>Chapter III. Gradistic analysis</b> .....	45
3.1. The principles of the gradistic analysis of character distribution and the typochronology .....	45
3.2. The properties of gradistic distributions .....	49
3.3. Description of gradistic distributions .....	51
3.4. Typifying the gradistic distributions .....	56
3.5. Superposition of grades and cladograms .....	57
3.6. Morphological significance of the grades revealed .....	62
3.7. Analysis of polymorphisms .....	65
<b>Chapter IV. The system of a family</b> .....	69
4.1. Rank establishing .....	69
4.2. The properties of the morphological system of Cryptophagidae .....	72
4.3. The properties of the taxonomical system of Cryptophagidae .....	74
4.4. From historical zoogeography to ecological history .....	79
4.5. The position of the family in phylogenetic cycle .....	83
<b>Conclusion</b> .....	85
<b>Literature</b> .....	86
<b>Summary</b> .....	89

## **ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ИЗДАНИЯ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ «ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ»**

1 «Зоологические исследования» (ЗИ) — продолжающееся издание, выпускаемое Зоологическим музеем МГУ им. М.В.Ломоносова.

2 ЗИ публикует научные материалы, подготавливаемые на основании изучения коллекционных фондов Зоологического музея МГУ в виде монографий: музейное дело (каталоги, справочники, руководства), оригинальные исследования, определители, проблемные и обзорные статьи по систематике, фаунистике, морфологии. Объем публикации — от 3 до 10 п.л., включая иллюстрации и подписи к ним, список литературы, указатель, резюме.

3 Язык публикаций — русский (с резюме на английском языке) или английский (с резюме на русском языке). Диагнозы новых таксонов, подписи к рисункам, заголовки таблиц, оглавление — двуязычные (на русском и английском языках). Для материалов, исходящих от русскоязычных авторов и предназначенных к опубликованию на английском языке, необходимо представлять тексты на русском и английском языках.

4 Главному редактору ЗИ (или его заместителю) подается предварительная заявка на публикацию, в которой указываются: титульное название, автор(ы), полный объем, степень готовности на момент подачи заявки и срок окончательной готовности, источник финансирования. Готовые материалы, в случае подтверждения их соответствия требованиям ЗИ, представляются в электронной форме и в форме распечатки текста и рисунков. По согласованию с редколлегией готовые к опубликованию материалы могут быть представлены в форме оригинал-макета.

5 Стандарт для текста: файл(ы) в формате DOC; на распечатке — длина строки 65 зн., на странице 30 строк через 1,5 интервала, левые поля не менее 35 мм; таблицы, рисунки, подписи к ним, резюме — каждая единица на отдельной странице; сноски (со сквозной нумерацией по всему тексту) — также на отдельной странице. Вся рукопись имеет сквозную нумерацию страниц, все перечисленные приложения помещаются после основного текста и списка цитированной литературы. Все выделения фрагментов текста (полужирный, курсив) даются в файле. Простым курсивом обязательно выделяются названия таксонов видовой и родовой номенклатурных групп.

6 Графические иллюстрации — штриховые или полутонные черно-белые рисунки в электронной форме, готовой для непосредственного воспроизводства. Формат файлов графических изображений — PCX, TIF. Наибольший размер рисунка — бумажный формат А4 с учетом обрезки и полей.

7 Стандарт для приведения литературных ссылок в тексте: ссылки приводятся в круглых скобках; публикации перечисляются в порядке возрастания года выхода, отделяются друг от друга точкой с запятой; при наличии более двух авторов указывается только первый из них + «и др.» («et al.»); ссылка дается на том языке, на котором публикация приведена в списке литературы.

8 Стандарт для списка литературы: заголовок — «Литература» («Reference»); публикации приводятся на языке оригинала публикации (в случае неевропейского языка — на языке резюме); сначала приводятся публикации на кириллице, затем на латинице, в пределах каждого блока публикации располагаются в алфавитном порядке. Если выпуск издается на английском языке, русскоязычная литература приводится на этом же языке: сначала дается английский перевод русского названия, затем (в квадратных скобках) его английская транслитерация. Год выпуска ставится после авторов. Сокращения журналов и городов стандартные. Для статей указываются первая и последняя страницы, для книг — количество страниц. Ссылки на программные продукты даются как на книги.

9 Редактора (и при необходимости рецензента) издания назначает редколлегия ЗИ.

10 Выпуски ЗИ издаются за счет средств музея и/или авторов выпусков.

11 Музей сохраняет за собой авторское право на все выпуски ЗИ.

12 Авторам бесплатно предоставляются 10 экз. выпуска ЗИ.

**ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ №1**

**ISSN 1025-532X**

**Г.Ю. Любарский**

**Филогенетика жуков семейства Curgrophagidae (Coleoptera: Cucujoidea):  
градистический анализ**

Подписано в печать 12.05.98. Формат 60 X 90/8.  
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.  
Уч.-изд. л. 11,5. Тираж 300. Заказ № 1168.

**Издательство Московского Государственного Университета**

ЛР №040414 от 18.04.97  
103009 Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.

Отпечатано в типографии «Полтекс»  
Москва, Кривоколенный пер., 12.