

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СИСТЕМАТИКИ И ЕЕ МЕТОДОЛОГИЙ НА ПРИМЕРЕ ТЛЕЙ (НОМОПТЕРА, АРНИДОИДЕА)

В.А. Мамонтова

На основании примеров из литературных данных и собственных исследований автора, исчерпывающе доказано, что систематика обеспечивает основу для любых других исследований в энтомологии. Главным в систематике является ее полное соответствие родословному дереву изучаемой группы, то есть, пройденному группой эволюционному пути развития, от чего зависит и филогенез группы. Для составления системы и определения видов существуют две принятые методологии: «эволюционная систематика», на которую опирается автор настоящей статьи и экономная компьютерная «филогенетическая систематика» Хеннига (Hennig, 1954, 1956) или кладистика. На конкретных примерах показано, что предпочтение зарубежными афидологами кладистики, приводит к отнюдь не достоверным выводам, т.е. не соответствующим изучаемым системам, даже проведение исследований на высокомолекулярном уровне, что не спасает родословное дерево от ошибок и условностей. Таким образом, кладистическая методология в изучении тлей (в связи с их сложной биологией, особенно полиморфизмом) совершенно неприемлема. Допустима только эволюционная систематика, основанная на учении А.Н. Северцова и его школы «Морфологические закономерности эволюции»

Ключевые слова: эволюционная систематика, кладистика, Homoptera, Aphidoidea.

Теоретичне та прикладне значення систематики та її методологій на прикладі попелиць (Homoptera, Aphidoidea).

В.О. Мамонтова

На підставі прикладів з літературних даних та власних досліджень автора, вичерпно доведено, що систематика забезпечує основу для будь яких інших досліджень в энтомології. Головне в систематиці – це її повна відповідність генеалогічному дереву досліджуваної групи, тобто, пройденому нею еволюційному шляху розвитку, від чого залежить і філогенез групи. Для побудови системи та визначення видів існують дві прийняті методології: «еволюційна систематика», на яку спирається автор цієї статті та економічна комп'ютерна «філогенетична систематика» Хенніга (Hennig, 1954, 1956) або кладистика. На конкретних прикладах показано, що надання переваги іноземними афидологами кладистиці, веде до аж ніяк не достовірних висновків, тобто таких, що не відповідають досліджуванім системам, навіть проведення досліджень на високомолекулярному рівні не уберігає генеалогічне дерево від помилок та умовностей. Таким чином, кладистична методологія у вивченні попелиць (в зв'язку з їх складною біологією, особливо поліморфізмом) абсолютно неприйнятна. Припустима лише еволюційна систематика, заснована на вченні О.М. Северцова та його школи «Морфологічні закономірності еволюції».

Ключові слова: еволюційна систематика, кладистика, Homoptera, Aphidoidea

Theoretical and applied significance of systematics, its methodologies in the study of aphids (Homoptera, Aphidoidea).

V.A.Mamontova

The literature data and the author's own research, have exhaustively proved that taxonomy provides a framework for all other studies in entomology. The main thing in the taxonomy is full compliance with the genealogical tree of the study group, i.e., its evolutionary path determining the phylogeny of the group. There are two accepted methods for compiling the system and species determination: «evolutionary taxonomy», which the author of the article is based on and economical computer Hennig's «phylogenetic systematics» (Hennig, 1954, 1956) or cladistics. Specific examples show that the preference to cladistics among foreign aphidologists leads to by no means reliable conclusions, inconsistent with the systems under study. Even carried out at the high molecular level (Normark, 2000), it does not save the family tree from errors and conventions. Thus, cladistic methodology in the study of aphids (due to their complex biology, and polymorphism in particular) is completely unacceptable. Only evolutionary taxonomy, based on A. N. Severtsov's and his school teaching «Morphological Patterns of Evolution» is allowable.

Key words: evolutionary taxonomy, cladistics, Homoptera, Aphidoidea

Теоретическое и прикладное значение систематики исчерпывающе изложено в цитированной ниже краткой аннотации к статье (Danks, 1988) «Систематика в основе энтомологии»: «Систематика как наука об органическом разнообразии, обеспечивает в энтомологии основу для любых других исследований. Такие области, как экологические и эволюционные исследования, зоогеография и т.п. полностью зависят от систематики в отношении надежности своих результатов. Приведен ряд примеров крупных экономических потерь, возникших из-за недостаточного внимания к вопросам систематики. Так, дорогостоящие программы биологической борьбы неоднократно терпели неудачи из-за недостаточно разработанной систематики, применявшихся для неё организмов. В 1956-1958 гг. в ФРГ ошибочно были разведены и выпущены в количестве 4 млн. особей, как паразиты калифорнийской щитовки, наездники *Prospaltella fasciata* Malenotti (вместо близкого вида *P. perniciose* Tower), непригодные для биологической борьбы с ней. Дорогостоящая программа борьбы с малярией в Тринидаде оказалась неэффективной, из-за ошибочного определения важнейшего вида комара-переносчика: в её рамках был сделан упор на осушение болот, тогда как этот вид развивается в скоплениях воды на эпифитных бромелиевых. В настоящее время, в связи с осуществлением широких экологических программ, подобные потери существенно возросли. Так, в рамках дорогостоящего проекта по анализу структуры арктических сообществ в Канаде, не удалось создать адекватные математические и энергетические модели, поскольку исходная систематическая и экологическая информация оказалась во многих случаях неточной» (Канада, Biologisurvey of Canada, (Terrestrial Artropods), National Museum of Natural Sciences, Ottawa, Ontario, Canada K1A0M8).

Аналогичные примеры, но с более благополучным для экономики страны финалом, имеются и в собственных исследованиях автора, связанных с изучением систематики и биологии тлей (Aphidoidea) Украины.

В пятидесятых годах прошлого столетия, в борьбе с засухой на юге Украины, правительство проводило грандиозную эпопею полезащитного лесоразведения. Автор при этом выяснял, какие деревья и кустарники, вводимые в полезащитные полосы, являются первичными хозяевами тлей – вредителей сельскохозяйственных культур (Мамонтова, 1952). При этом, особое внимание обращалось на «В'язові породи як резерватори деяких злакових культур» (Мамонтова, 1956), в связи с их особой значимостью в этом отношении. Поскольку в это время на юге Украины проводились безуспешные попытки выращивания хлопчатника, автору пришлось выяснять причины неудачи (Мамонтова, 1957). Оказалось, что массово вводимые в полезащитные полосы, белая и желтая акации, являются первичным хозяином одного из главных вредителей хлопчатника – тли *Aphis medicaginis* Koch. Ранней весной, крылатые «мигранты» в массе мигрируют с белой, и особенно с желтой акаций, на посадки хлопчатника, где поселяются у точки роста и растения засыхают. В 1959 году в Украине и во всех районах свеклосеяния Советского Союза, вплоть до Северного Кавказа, началось стихийное бедствие: массовое появление на корнях свеклы неизвестного до этого времени на нем вредителя – какого-то вида тли. Автору предложили выяснить, о чем идет речь. Оказалось, что этот вид описан в 1857 году В. Кохом из Германии (Koch, 1857), на корнях маревых, как *Pemphigus fuscicornis* Koch. Тли рода *Pemphigus* Hartig мигрируют из галлов, образуемых ими на тополях, на корни травянистых растений, но на какие – в то время было еще неизвестно. Поэтому пришлось заняться изучением биологии, выяснить – не относится ли корневая свекловичная тля к одному из таких видов. В это время Л.А. Ануфриев и А.Г. Землина (1968, 1971, 1972) упорно настаивали на том, что свекловичной тлей является

Pemphigus lichtensteini Tullgren (в настоящее время – *P. immunis* Buckton), якобы мигрирующий из галлов пирамидальных тополей, именно на корни свеклы*. На этом утверждении основывали рекомендации по прогнозу и защите свеклы от наносимого тлей вреда. Это показалось автору сомнительным, поскольку *Pemphigus immunis* обитает в Украине только на крайнем Юге и в Керчи.

Автору пришлось заняться сначала самостоятельно, затем с сотрудниками Всесоюзного НИИ сахарной свеклы (ВНИИСС), изучением биологии этой тли, причем непосредственно на корнях свеклы (Мамонтова, Гапонова, 1966). Аспирантка автора – Л.П. Дорошина собрала в Керчи пемфигов с травянистой растительности и делала пересадки близких по морфологии видов рода из галлов на местных тополях, на травянистые растения. Оказалось, что ни один из пемфигов с местных тополей на корни свеклы не мигрирует: *P. immunis* мигрируют на серповидный (*Euphorbia falcata*) и другие виды молочая; *P. populi* – на *Melilotus officinalis*, *Trifolium parviflorus*, и возможно, на *Tripleurospermum pannonicum* (Мамонтова, 1975; Дорошина, 1975, Мамонтова, Дорошина, 1976).

Морфологически *Pemphigus fuscicornis* почти не отличается** от американского вида корневой свекловичной тли *P. betae* Doane, мигрирующей с эндемичных тополей Северной Америки (*Populus trichocarpa*, *P. balsamifera* и *P. angustifolia*), отсутствующих в естественной флоре Евразии, на корни различных маревых. Автор, собрав осенью на свекле полоносок *P. fuscicornis*, пересадила их на кору американских тополей *Populus trichocarpa*, высаженных в Киеве на склонах Днепра в Ботаническом саду Академии наук Украины. Полоноски отродили по несколько экземпляров обоеполой морфы, самки спарились с самцами и отложили на коре тополя несколько яиц. Но все личинки основательниц, вышедшие весной из яиц, погибли. Логично было заключить, что каким-то образом, попавшие из Америки в Евразию на корни маревых тли *Pemphigus betae*, за долгий срок обитания в совершенно новых для них климатических условиях, да еще при отсутствии здесь их первичных хозяев – тополей, развиваясь неполноцикло, до такой степени специализировались, что потеряли способность развиваться на первичном хозяине и образовалась новую экологическую форму, в которой полоноски и их потомство являлись биологическим рудиментом. Это вполне согласовалось с трактовкой Н.А. Холодковского (1887) и А.К. Мордвилко (1934, 1935), что «при потере первичного хозяина и редуцировании обоеполых морф может образоваться новый вид».

Дискуссия, поднятая Л.А. Ануфриевым и А.Г. Землиной на XII Международном энтомологическом конгрессе в Москве о том, полноциклым или неполноциклым видом является корневая свекловичная тля, закончилась доказательствами автора о неполноциклом виде (Мамонтова, 1975). Опираясь на это сотрудники ВНИИСС разработали успешные меры борьбы с тлей непосредственно на всходах свеклы (Федоренко, 1988).

Вредоносность корневой свекловичной тли чрезвычайно велика. Она питается на мочковых корешках свеклы. Повреждает корневую систему, что приводит к увяданию корнеплода, а затем к усыханию всего растения. Особенно большой вред тли проявляется при недостатке влаги. Снижается не только урожай свеклы, но и сахаристость корней (в некоторые годы на 3-4%). В семеноводстве особенно сильно повреждается маточная свекла весенних посевов и в несколько меньшей степени – летних. Тля может перезимовывать в кагатах на корнеплодах свеклы, которые при этом загнивают. Вполне возможно, что и в Евразию *Pemphigus betae* Doane занесена была именно на корнеплодах.

* что оказалось ошибочным.

** существуют только вторичные отличия, исключительно биологического характера.

Все перечисленное выше, свидетельствует, насколько важна систематика, и точная диагностика таксонов, особенно до уровня вида. При этом, главным в систематике является её полное соответствие родословному древу изучаемой группы, т.е. пройденному группой эволюционному пути развития. От этого зависят также родственные отношения близких видов, т.е. филогенез группы. Чтобы его анализ не закончился «путешествием в хаос», следует прежде всего четко разобраться в путях эволюции, пройденных группой. Необходимо досконально изучить её биологию, без чего невозможна правильная оценка достоверного филогенетического значения (родства) морфологических признаков с учетом явных конвергенций и параллелизмов. Это осложняется разнообразными биологическими особенностями тлей: партеногенез, гетерогония, гетереция, педогенез с неотенией, миграции, неполноциклость и, особенно, клональный полиморфизм.

Для составления системы и определения видов существуют две принятые методологии – «эволюционная систематика» (по А.П. Расницыну – филистика) и экономная компьютерная «филогенетическая систематика», так называемая кладистика В. Хеннига (Hennig, 1954, 1956). Автор настоящей статьи опирается на «морфобиологическую систематику А.Н. Северцова» (Северцов, 1949) и его школы (И.И. Шмальгаузен, 1968 и др.). Если Чарльз Дарвин установил причину эволюции, выяснил её движущие силы, то А.Н. Северцов (1949) и его ученики объяснили, **как** она осуществляется и какими путями. При переходе в новую адаптивную зону (ароморфоз) – наблюдается полная перестройка организма, а при переходе в новую экологическую нишу (идиоадаптации со специализациями) – ценогенез у позвоночных; педоморфоз у беспозвоночных (например у тлей) и редукция или морфофизиологический регресс. Как установил Г.Х. Шапошников (1976), у тлей специализация иногда сочетается с регрессом (редукцией некоторых органов), что он назвал «паразитологической специализацией». Кроме того, школа А.Н. Северцова показала зависимость этих путей от экологии, а также от тех преадаптаций, с которыми та или иная группа попадает в новую экологическую нишу. Это учение предоставляет биологам, в частности систематикам, великолепную методологию «морфологической» или «эволюционной систематики» для выяснения филогенеза изучаемых ими групп животных, построения естественных систем и правильного определения видов, что так важно для практики, как показано в начале этой статьи. Это не самый легкий путь: чтобы разобраться в эволюции групп, нужны время, знания и главное – опыт, но зато он самый надежный. А по А.Ф. Емельянову иногда помогает еще и интуиция, причем эта «сторона деятельности развитого систематика должна ставиться ему в заслугу, так как процедура такого рода не под силу компьютеру» (Емельянов, 1989). Данное замечание вполне уместно в связи с существованием в систематике более легкой методологии – компьютерной кладистики или «филогенетической систематики» В. Хеннига (Hennig, 1954, 1956), которую предпочитают многие зарубежные энтомологи (да и некоторые отечественные специалисты), и, как далее показано на конкретных примерах, приводящую к отнюдь не достоверным выводам.

Например, сторонник кладизма Дж. Соренсен (Sorensen, 1990) обрушился с критикой на систему ляхнид (Мамонтова, 1972, 1980 а, б), в которой, вопреки почти общепринятому среди зарубежных афидологов, сближению родов *Cinara* Curt., *Eulachnus* del Guerc. и *Schizolachnus* Mordv. последний был сближен с родом *Cinara* (рис. 1), а род *Eulachnus* выделен в самостоятельную трибу, а в последних монографиях В.А. Мамонтовой (2008, 2012) – даже в самостоятельное подсемейство ляхнид – *Eulachninae* (рис. 2, 3).

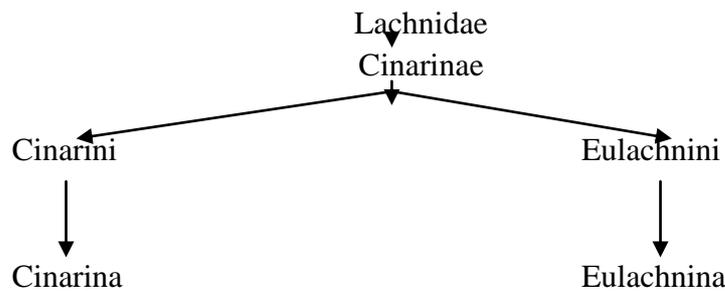


Рис. 1. Система спорных групп Lachnidae по В.А. Мамонтовой (1972)
 Fig. 1. System of disputed groups of Lachnidae by V.A. Mamontova (1972)

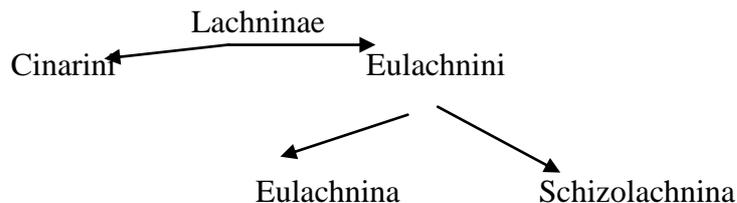


Рис. 2. Система спорных групп Lachnidae по Джону Соренсену (1990)
 Fig. 2 System of disputed groups of Lachnidae by John Sorensen (1990)

Джон Соренсен, с помощью кладограммы, вернул систему к исходному объединению родов *Schizolachnus* и *Eulachnus* в качестве двух подтриб в трибе Eulachnini. Его система представлена на рис. 2 (опущенная на ранг ниже, по сравнению с системой на рис. 3). На самом деле между родами *Schizolachnus* и *Eulachnus* нет ничего общего ни в морфологии, ни в поведении, ни в пройденном ими эволюционном пути (что всего важнее). Даже удивительно: обитая на хвое почти рядом, у них образовалось очень мало конвергенций, кроме укороченного хоботка, энзимэлектрофорезного анализа и жилкования переднего крыла. И даже укороченные последние членики хоботка различны: у *Schizolachnus* с дополнительными волосками; у *Eulachnus* уже без них; отчлененный членик хоботка у *Schizolachnus* суживается постепенно, по бокам без выпуклостей как у *Cinara*; у *Eulachnus* – суживается резко, по бокам с выпуклостями. Голова у *Schizolachnus* с эпикраниальным швом (что примитивно)*; у *Eulachnus* уже без него (продвинуто). Семенники у *Schizolachnus* с 4-мя фолликулами; у *Eulachnus* – всего с 2-мя и они вообще наиболее продвинутые в семействе ляхнид.

* филогенетически очень значимый признак.

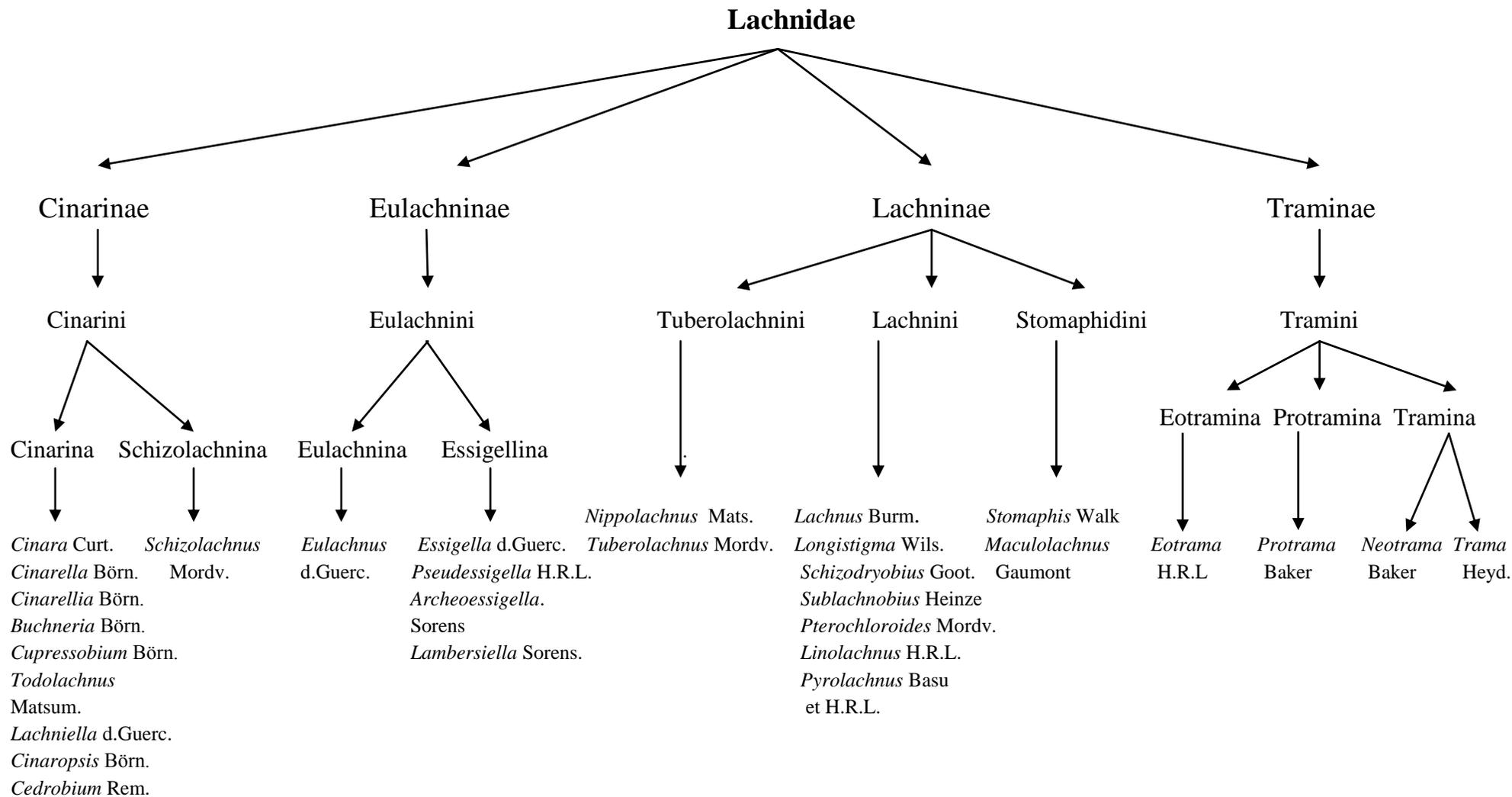


Рис. 3. Классификация ляхнид по В.А.Мамонтовой (2012)
Fig. 3 Classification of Lachnidae aphids by V.A. Mamontova

Волоски у *Schizolachnus*, в отличие от продвинутых волосков *Eulachnus*, длинные, примитивно-щетинковидной формы. Побочные ринарии 6-го членика усиков в отличие от *Eulachnus* размещены не ниже, а сбоку от главной ринарии, плотной группой. Постоянная ринария с хитиновым валиком, а у *Eulachnus* без него.

Попад в новую экологическую нишу, предки рода *Schizolachnus* приобрели совершенно не сходные с родом *Eulachnus* адаптации: густое восковое опушение на теле (в связи с чем живые особи этих двух родов, в отличие от форм на препаратах, совсем не схожи). У них сохранились почти все морфологические структуры личинок последнего возраста цинар, что объясняется неотенией, эволюцией в сторону педогенеза и прекрасно согласуется с постулатом А.Н. Северцова: «Неотения или гетерохронии должны рассматриваться как приспособление к значительным изменениям в условиях существования эволюирующего вида, что не ведет к изменениям в строении и функции органов» (Северцов, 1949, с. 506).

Судя по тому, что все Eulachninae эволюционно очень продвинуты, и вся структура этих тлей подверглась глубокой перестройке (особенно рода *Essigella del Guercio* и близких ему родов, не распространенных в Старом Свете), анцестральная форма Eulachninae переходила не в новую экологическую нишу, как род *Schizolachnus* Mordv., а в новую адаптивную зону. Это можно считать ароморфозом и образованием таксонов высшего ранга. В данном случае, видимо, сформировалось подсемейство. И переход на хвою сосен произошел не с коры сосны (*Pinus*), а, судя по глубине эволюционных преобразований, с вымершего в мезозое хвойного. И произошло это намного раньше перехода на хвою сосен предка *Schizolachnus*, возможно в Юре, когда на Земле появился род *Pinus*.

Так как, при смене места обитания тех или иных объектов, для их дальнейшего эволюционного развития, кроме новых условий существования, очень существенное значение имеют преадаптации, с которыми они приходят на новое место. По-видимому род *Schizolachnus* сформировался, скорее всего, путем такого перехода (как указывалось выше) личинок рода *Cinara*, со всеми характерными для нее морфологическими особенностями, с коры веток сосен на хвою. А предок эуляхнин перешел на хвою с очень примитивным, реликтовым, даже патрестическим (характерным для древнейших предков) первым члеником задней лапки, ничего общего не имеющей с лапкой видов рода *Cinara*, чем Eulachninae резко отличаются и от остальных ляхнид. Благодаря этому они, по сравнению с почти неподвижными *Schizolachnus*, были способны быстро передвигаться по хвое, избегая врагов и прячась на нижней поверхности хвоинок от прямых солнечных лучей. Поскольку тли очень чувствительны к потере влаги через тонкую кутикулу тела, этот признак оказался весьма полезным в новых условиях жизни на хвое, и реликтовая лапка не подверглась конвергенции, а сохранила стабильную примитивность (*Schizolachnus* спасаются от солнечных лучей густым восковым опушением тела).

Таким образом, в эволюционном пути этих двух родов, пройденном на новом месте обитания (на хвое), тоже нет ничего похожего. Предок *Eulachnus* формировался путем паразитологической специализации (ароморфоз и адаптации плюс редукция), а предок рода *Schizolachnus* – путем педогенеза: к размножению перешла личинка последнего возраста (неотения), видимо рода *Cinara* Curtis. Об этом свидетельствует сходство тлей рода *Schizolachnus* с личинками 1-го возраста рода *Cinara*, особенно тех видов, у самцов которых: семенники с 4 фолликулами: небольшое; почти овальной формы тело; недоразвитые трубочки всего с одним рядом волосков. Отсутствуют также вторичные ринарии на усиках и, главное, вторичные субапикальные волоски на шпиге 6-го членика усиков. Как доказал В. Пашек (Pašek, 1953, 1954), такие волоски в роде *Cinara* появляются только у взрослых особей. У ро-

да *Schizolachnus*, в отличие от рода *Eulachnus*, 1-й членик лапки задней ноги – короткий, как у и рода *Cinara*. В связи с этим несомненно, что предок рода *Schizolachnus* перешел на хвою сосны значительно позже, чем предок рода *Eulachnus*, уже после того, как род *Cinara* полностью сформировался на коре ветвей. А также логично можно предположить, что вылупившаяся из яйца на хвое сосны, личинка рода *Cinara* не переместилась на кору ветвей, как это происходит у всех тлей этого рода*, а осталась по той или иной причине на хвое (Мамонтова, 2008).

Итак: в данном случае мы не наблюдаем ничего общего ни в морфологии, ни в направлении эволюционного развития, ни в поведении этих тлей. При этом: род *Schizolachnus* примитивен, а *Eulachninae* – самая продвинутая группа ляхнид. Таким образом, из системы Соренсена следует, что примитивный род *Schizolachnus* происходит от далеко продвинутого *Eulachninae*, а это противоречит закономерностям эволюции и, наконец, с точки зрения просто здравого смысла – абсурдно. Естественно, что даже сами кладисты считают, что «все системы субъективны», как это довелось услышать автору настоящей статьи от одного из них. И это сказано о науке, в которой все выводы должны быть максимально обоснованы и по возможности доказаны!

Иногда абсурдно действует и пресловутое «Правило приоритета». Оно, к сожалению, оправдано только в тех случаях, когда речь идет о правильном наименовании видов и родов. Используемое для таксонов более высокого ранга, оно чаще всего искажает родословное древо, как это продемонстрировало, например, переименование подсемейства *Cinarinae* в *Eulachninae* (Nieto Nafria et al., 1997). Оказалось, что попавшие при этом в данное подсемейство в качестве трибы группа *Cinarini*, гораздо примитивнее своего (вроде бы) анцестора.

Таких досадных построений в системах в последнее время накопилось много. Еще от Л. Дрейфуса (Dreyfus, 1889) тянулась ошибка разделения тлей на *Phylloxeridae* и *Aphididae* (вместо *Adelgidae* и *Aphididae*). Из этого следовало, что древнейшая группа хермесовых (*Adelgidae*), связанная со своим первичным хозяином – елью (*Picea*), мигрируя только на голосеменные хвойные еще с того времени, когда филлоксер (как и их хозяев – покрытосеменных) в природе и в помине не было, якобы происходят от филлоксер. Ошибку исправили А.К. Мордвилко (1948) и Г.Х. Шапошников (1964).

Следующий пример кладизма касается работы А. Чилока «Филогенетическая концепция *Tramini*» (Czylok, 1990). В ней метод «филогенетической систематики» Хеннига (Hennig, 1954, 1956), в противовес методологии А.Н. Северцова, представляется более полезным, поскольку он теоретически обоснован и обладает ясной терминологией (плезиоморфии, апоморфии, синапоморфии и синплезиоморфии и пр.). И тут же, как наибольший недостаток, присущий методу Хеннига, А. Чилок приводит трудность определения: «а что же является апо-, а что плезиоморфностью, или где идет параллельное развитие, а где конвергенция?».

А. Чилок подробно, с четкими рисунками, описывает морфологические, кариологические (по таблицам) и биологические особенности трамин, указывает некоторые особенности группы и, выбрав только примитивный признак, сходный с таковым у *Stomaphidini* (расположение побочных ринарий на шестом членике) (рис. 4, а, с), составляет две кладограммы (по морфологии и кариотипам). Расшифровав их в схемах систематики семейства ляхнид (состоящего у него всего из 2-х подсемейств – *Lachninae* и *Cinarinae*), он поместил трамин как подтрибу *Tramina*, да еще и в самой примитивной трибе семейства ляхнид – *Stomaphidini*

* самки рода *Cinara* яйца откладывают на хвое сосен.

Mordv. В подтрибе Чилока всего 3 рода: *Eotrana* H.R.L., *Protrana* Bak. и *Trana* Heyd. – с двумя подродами – *Neotrana* Bak. и *Trana* Heyd., что также ошибочно (см. ниже).

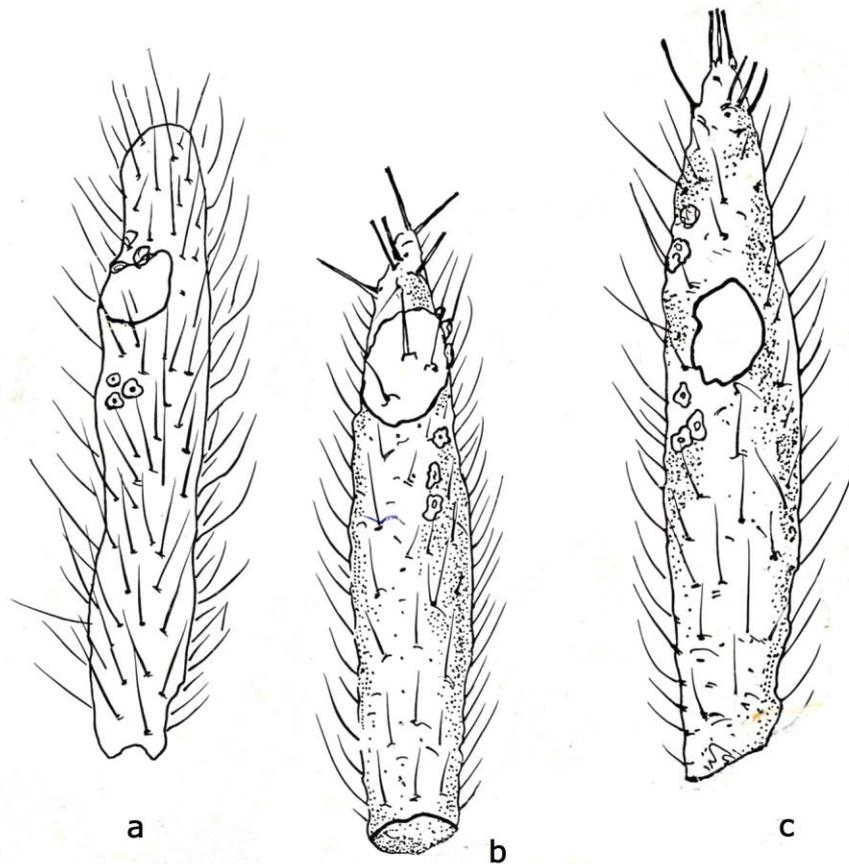


Рис. 4. VI членик усиков: а – *Stomaphis* Walker, б – *Trana* Heyden, в – *Protrana* Baker.

Fig. 4. VI segment of antennae: a – *Stomaphis* Walker, b – *Trana* Heyden, c – *Protrana* Baker.

При анализе эволюционного развития трамин, в соответствии с учением А.Н. Северцова, у автора настоящей статьи не осталось сомнений, что их вполне можно отнести к отдельному подсемейству ляхнид. Они отличаются более значительной, чем остальные ляхниды эволюционной продвинутой в направлении паразитической специализации (сочетание идиоадаптации и редукции) и к почвенному образу жизни на корнях травянистой растительности. Это же относится и к их мирмекофилии – тесному симбиозу с муравьями «до облигатного существования в колониях муравьев (Normark, 2000)», в направлении: от *Eotrana* – *Protrana* – *Neotrana* – *Trana*. Наряду с сохранением некоторых примитивных особенностей (на которые и ссылается А. Чилок), они обладают набором специфических вторичных признаков двух типов. Это далеко продвинутые, узкоприспособленные и редуцированные признаки (что не выходит за рамки гетеробатмии (Тахтаджан, 1966), обычной при мозаичной эволюции любой группы животных в различных условиях существования). К первым относятся: удлинение второго членика лапки задней ноги, еще довольно короткой в роде *Eotrana* и почти равной по длине голени у родов *Neotrana* и *Trana* (рис. 5, f, g).

В результате задняя нога этих родов почти в 3 раза длиннее, чем средняя. Кроме этого, трамины отличаются еще и значительной продвинутой в направлении полиморфизма: только у них в роде *Trana* выделилась морфа настоящей бескрылой девственницы, без эпикраниального шва на голове (рис. 5, а) и других признаков крылатости (например, попе-

речных полос на спине). У всех остальных ляхнид эта морфа еще примитивно крылатообразна.

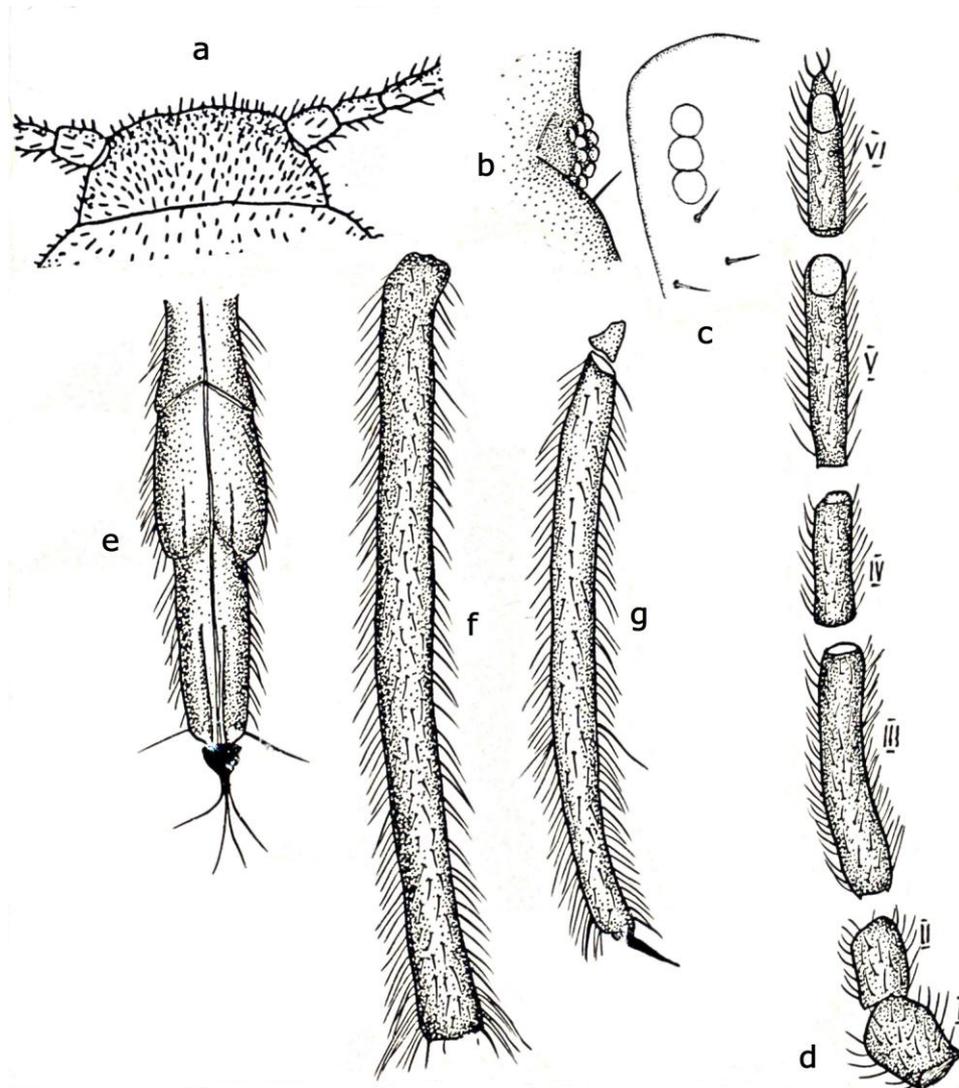


Рис. 5. *Trama troglodytes* Heyden: а – голова, б – глаза крылатообразной бескрылой самки, с – глаза настоящей бескрылой самки (омматидий), d – усик, е – два последних членика хоботка, f – голень задней ноги, g – лапка задней ноги.

Fig. 5. *Trama troglodytes* Heyden: a – head; b – eyes in alatiform apterous female; c – eyes in true apterous female (ommatidium); d – antennae; e – two last segments in the proboscis; f – tibia in the hind leg; g – tarsus in the hind leg.

В результате, задняя нога этих родов почти в 3 раза длиннее, чем средняя. Кроме этого, трамины отличаются еще и значительной продвинутостью в направлении полиморфизма: только у них в роде *Trama* выделилась морфа настоящей бескрылой девственницы, без эпикраниального шва на голове (рис. 5, а) и других признаков крылатости (например, поперечных полос на спине). У всех остальных ляхнид эта морфа еще примитивно крылатообразна.

Кроме того, трамины отличаются мирмекофилией – чрезвычайно тесной связью с муравьями. Некоторые виды и существуют только благодаря тому, что муравьи заботятся о них, переносят бескрылых девственниц и нимф в свои муравейники, где тли и зимуют. Симбиоз вполне компенсирует и органы пассивной защиты. Поскольку трамины существенно отличаются от остальных дендрофильных ляхнид экологически (они живут на корнях пре-

имушественно травянистых растений), то считаются неполноциклыми. Это, однако, следует еще проверить, в связи с тем, что, во-первых, в роде *Eotrama* один из видов – *E. orientalis* Narsikulov, живущая в трещинах коры ствола белой акации (*Robinia pseudoacacia*), найденная в конце марта 1941 года и описанная М.Н. Нарзикуловым (Нарзикулов, 1973) по личинкам 4-го возраста, позже никем не проверялась. Поэтому вполне возможно, что *E. orientalis* является основательницей и вид мигрирует на корни *Cirsium* с белой акации. В связи с тем, что муравьи отгрызают у крылатых трамин крылья, не исключено, что этим они лишают их возможности ремигрировать на первичного хозяина.

Кариотипы в роде *Trama* более примитивные, чем в роду *Protrama* и не совпадают с продвинутой по их морфологическим признакам: у *Protrama* они очень высокие ($2n = 36-60$, видимо, это результат фрагментации), так как у остальных родов – $2n = 9-22$. В том же направлении, что и продвинутой (от *Eotrama* до *Trama*), осуществлялась и редукция (упрощение организации). Трубочки редуцировались до полного их исчезновения у рода *Trama*, как и шпика 6-го членика усиков (рис. 4, b); а в связи с жизнью в почве – и числа фасеток глаз, до нескольких фасеток в роду *Trama*, вплоть до триомматидий у настоящих бескрылых девственниц (рис. 5, b, c). 1-й членик лапок задних ног был вторично укорочен, т.е. почти полностью редуцирован до крохотного конусовидного остатка.

При всем этом, род *Neotrama* оказался более примитивным, чем род *Trama* (у него еще не полностью исчезли трубочки), в связи с чем он не может быть подродом более продвинутого рода *Trama* (у которого они уже исчезли), как это считает А. Чилок и большинство афидологов, кроме Хейе (Heie, 1995). Следует учесть и существенное предупреждение А.К. Мордвилко (1935), что трамины не могут происходить непосредственно от *Stomaphis*, поскольку их крылья значительно примитивнее.

Между тем, огромный комплекс особенностей трамин вполне оправдывает вывод, что они эволюционировали уже до статуса отдельного подсемейства ляхнид, вместо того, чтобы остаться на уровне примитивной трибы *Stomaphidini*, куда их отправил А. Чилок (Czylok, 1990). И совершенно голословно утверждение этого кладиста, о недавней связи ляхнид с хвойными, без всяких объяснений, откуда почерпнуты эти сведения о молодости ляхнид. Все свидетельствует как раз против этого: из миоцена уже известен современный род *Stomaphis* Walker и даже вид *Longistigma caryae* Harris.

И, наконец, самое странное: на каком основании группа среднеазиатских видов трамин, особенно с корней *Tamarix* и *Myricaria*, отнесены А. Чилоком в род *Eotrama*. И на паратипах видов В.П. Невского (1951), и на описанных М.М. Нарзикуловым (1962), и любезно представленных в Институт зоологии НАН Украины М. Нарзикуловым, нет ни одного признака, характерного для рода *Eotrama*. На препаратах – типичные представители рода *Protrama*, и остается только пожалеть, что неправильная интерпретация родового статуса этих видов (*Protrama bazarovi* Narzikulov, *P. lupповae* Narzikulov, *P. tamaricis* Nevsky) перекочевала из книги А. Чилока в «Каталог тлей мира» Г. Ремодьера (Remaudiere & Remaudiere, 1997).

Гораздо интереснее работа кладиста Бенджамина Нормарка «Молекулярная систематика и эволюция тлей семейства ляхнид» (Normark, 2000). В ней даже подтверждаются некоторые выводы автора настоящей статьи, высказанные в полемике с другими афидологами. Во-первых, это родство ляхнид с Aphididae (по Б. Нормарку – сестринская группа); во-вторых – анцестральность связи ляхнид с хвойными породами. Следовательно, семейства Aphididae и Greenideidae могли независимо заселять покрытосеменные растения. Кроме того, подтверждена целесообразность выделения (к сожалению, не воспринимаемой афидологами современности), трибы *Tuberolachnini* Mamontova, к которой Б. Нормарк предложил добавить род

Nippolachnus Matsumura, так как, по его молекулярным исследованиям, он оказался очень близким к роду *Tuberolachnus* Mordv. Это подтверждается морфологически, например, по слитым в продольную полосу побочным ринариям на 6-м членике усиков, а первичные ринарии – без хитинового валика. Ознакомившись с этим родом по сборам Н.Ф. Пашенко в Южном Приморье, род, ранее отнесенный к трибе ляхнины (Мамонтова, 2008), в монографии 2012 года автор перенес в трибу *Tuberolachnini* (Мамонтова, 2012).

Б. Нормарк, проведя довольно обширный молекулярный анализ, составляет в результате три кладограммы: по Fola анализу, по CO² и по комбинированной последовательности анализов. В этих кладограммах все роды ляхнид размещены по трибам, а подсемейств всего два – *Cinarini* и *Lachnini*. Группу трамин он в отдельное подсемейство не выделил, но хотя бы, в отличие от А. Чилока, поместил в отдельную трибу *Tramini*, которую его анализ максимально сблизил с трибой *Tuberolachnini*, что отмечено в двух кладограммах (Normark, 2000). В целом, осталось совершенно неясным, как все роды фигурируют в таксонах более низкого ранга; роды *Eulachnus* и *Cinara* остались в близком родстве, а род *Schizolachus* в анализах вообще не участвовал. Непонятной осталась и вся система ляхнид в целом. Поскольку Б. Нормарк (судя по его работам) является энтомологом широкого профиля (а не узким афидологом), создается впечатление незавершенности от его работы, с ее тремя кладограммами, несмотря на все ее достоинства.

Таким образом, изучение систематики и эволюции, даже на высоком молекулярном уровне, по методам кладистики, не спасает так называемое «родословное древо» от ошибок и условностей в составляемых при этом кладограммах.

В связи с вышеизложенным, кладистический анализ, что очень наглядно продемонстрировали зарубежные афидологи-кладисты (Sorensen, 1990; Czylok, 1990), совершенно неприемлем для изучения эволюции групп тлей и их систематики. Не мешает повторить – чтобы филогенетический анализ не закончился «путешествием в хаос», следует прежде всего хорошо разобраться именно в эволюции развиваемой группы: четко представить себе эволюцию ее морфологических закономерностей, без чего невозможна правильная оценка филогенетического значения признаков, их плезио- и апоморфности, с учетом явных конвергенций и параллелизмов. При этом, необходимо также доскональное знание сложностей биологии изучаемых групп тлей и, особенно, их полиморфизма, который иногда значительно затрудняет даже определение видов. Это связано с тем, что определительные таблицы составляются обычно по самым доступным для сборов летним морфам – бескрылым и крылатым девственницам, а они, например, у вида *Cupressobium mordvilko* Rašek на препаратах, ничем не отличаются от близкого вида *C. juniperi* (de Geer). Причем живые особи различны по наличию или отсутствию опыления, и в связи с этим, матовым или ярко окрашенным, блестящим брюшком. Морфологически отличаются между собой основательницы и амфигонные самки, т.е. ранневесенняя и последняя осенняя генерации. А по данным польских афидологов (Kanturski, Wiczorek, 2014), виды ляхнид *Eulachnus cembrae* Börner и *E. pumillae* Inouye, считавшиеся всеми афидологами и автором настоящей статьи в том числе (Мамонтова, 2011, 2012) синонимами, на самом деле отличаются морфологией своего осеннего обоеполого поколения. Авторы даже составили определительную таблицу по этим поколениям (рис. 6 и 7).

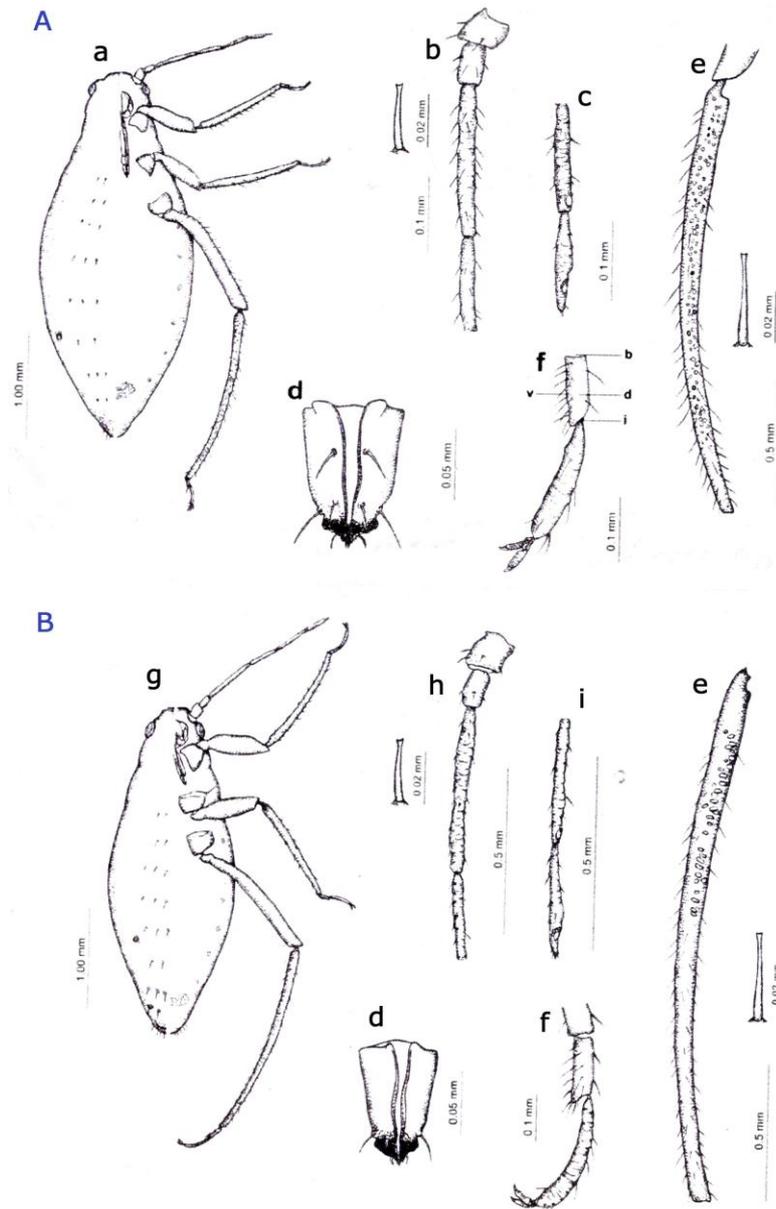


Рис. 6. Яйцекладущие самки: А – *Eulachnus cembrae* Börner, В – *E. pumilae* Inouye: а, г – общий вид; б, h – I-IV-й членики усиков; с, i – V-VI-й членики усиков; е – голень задней ноги; d – последний членик хоботка; f – лапка задней ноги (по Kapturski, Wieczorek, 2014).

Fig. 6. Oviparous females: А – *Eulachnus cembrae* Börner, В – *E. pumilae* Inouye: а, г – whole insect; б, h – I-IV segments antennae; с, i – V-VI segments antennae; е – tibia in the hind leg; d – the last segment in the proboscis; f – tarsus in the hind leg (by Kapturski, Wieczorek, 2014).

Аналогичные результаты получены и в работе Л. Депа и М. Кантурски (Dera, Kanturski, 2014), на сей раз по основательницам *Stomaphis graffii* Cholodkovski и *St. longirostris* (Fabricius). А это чрезвычайно усложняет даже определение видов тлей, особенно из краткосрочных, например экспедиционных сборов, в которых нет обычно первой весенней генерации – основательниц, и последней осенней – обополого поколения.

По данным К. Вижорек (Wieczorek, 2011, 2012), гениталии самцов больше всего варьируют в семействе ляхнид. Так что, вполне можно ожидать подобных сюрпризов и впредь. В связи с этим, не стоит усложнять исследования тлей еще и поисками маловразумительных сестринских групп и распутыванием кладограмм, которые в конечном итоге не дают четкого представления о системе, часто ошибочной и надуманной, поскольку тем самым «... тормо-

зится изучение эволюции, как неперменной цели филогенетического исследования» (Емельянов, 1989).

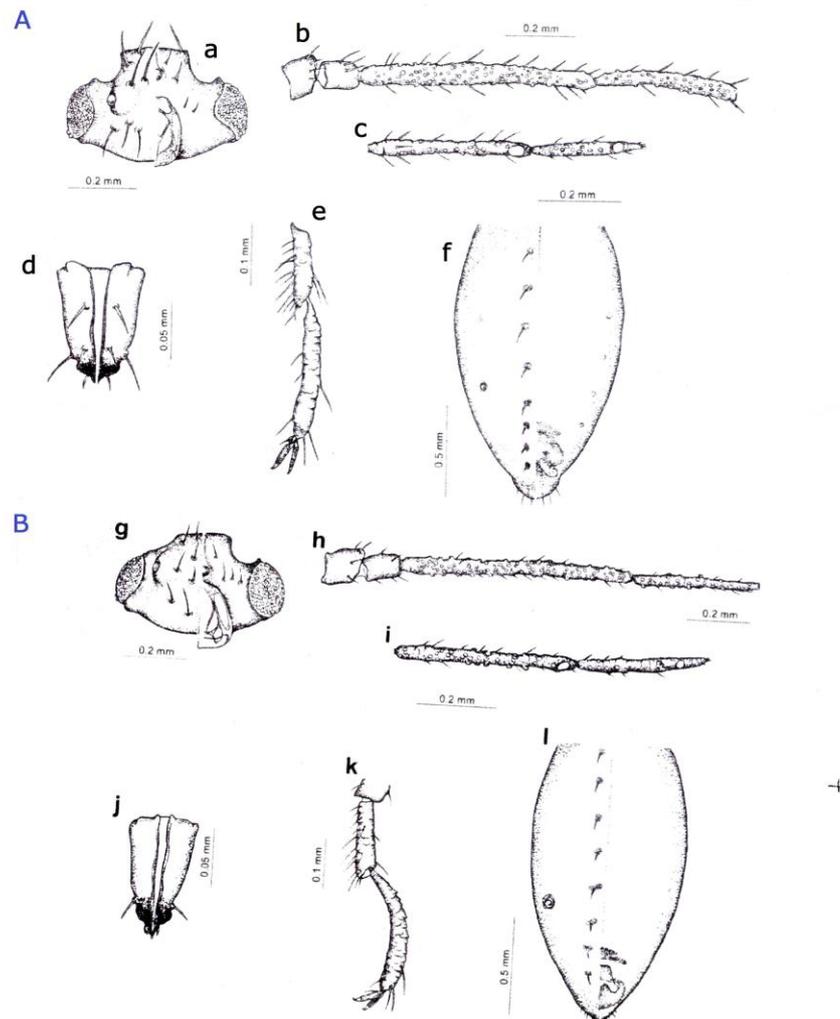


Рис. 7. Самцы: А – *Eulachnus pumilae* Inouye, В – *E. cembrae* Börner: a, g – голова; b, h – I-IV-й членики усиков; c, i – V-VI-й членики усиков; d, j – последний членик хоботка; e, k – лапка задней ноги; f, l – брюшко (по Kapturski, Wieczorek, 2014).

Fig. 7. Males: А – *Eulachnus pumilae* Inouye, В – *E. cembrae* Börner: a, g – head; b, h – I-IV segments antennae; c, i – V-VI segments antennae; d, j – the last segment in the proboscis; e, k – tarsus in the hind leg; f, l – abdomen (by Kapturski, Wieczorek, 2014).

Аналогичные выводы сделаны Г.Х. Шапошниковым (1980) и многими другими авторами. В кладистическом анализе не принимается во внимание вес признака, зависящий в каждой таксономической группе от конкретных условий существования видов и, в связи с этим – такое важнейшее для понимания филогенеза явление, как мозаичная эволюция и ее результат – гетеробатмия (Тахтаджян, 1966). И что не менее важно, филогенетическая систематика В. Хеннига признает обязательное равенство таксономического ранга сестринских групп, т.е. отрицает тот факт, что потомки одного предка могут быть систематически неравноценными. Это и проявляется в системах кладистов, например у А. Чилока в его «Филогенетической концепции Traminii», в которой он эту, уже далеко продвинутую группу, из-за её дальнего родства со Stomaphidini, отнес в качестве подтрибы в примитивную трибу Stomaphidini. Выводы кладистов вполне вписываются в то, что академик А.Н. Северцов

(1949) назвал «псевдонаучными завихрениями», а академик трех академий В.А. Арнольд, выступая против чрезмерной компьютеризации учебного и научного процессов, – «путешествием в хаос» («Наука и жизнь», 2000, № 12, с.1-6).

Упомянутое выше явное разочарование в кладизме, наблюдаемое в последнее время среди опытных систематиков, достаточно убедительно демонстрирует известный российский палеонтолог, академик А.П. Расницын. Если в конце 80-х годов он называет учение В. Хеннига «новым подъемом филогенеза» и «идеальной схемой того, как филогенетическая задача могла быть решена самым прямым и экономным путем» (Расницын, Длусский, 1988, с. 5), то без малого 20 лет спустя, он характеризует компьютерную кладистику несколько иначе, уже без восторгов, и при этом подробно расшифровывает процесс составления кладограммы: «Кладизм – это доминирующая система взглядов на Западе, и у нас дело, кажется, идет к тому же. Так проще. Четкая методика. Меньше места для интуитивных оценочных функций, вроде оценки уровня сходств и различий, нет отдельных задач построения системы и филогенеза. Особенно велики эти преимущества у компьютерного (экономного) кладизма. Экономная кладистика вместо размышлений использует компьютер. Здесь сохраняется единственный этап, на котором еще нужно думать: это выделение группы для анализа, поиск и отбор признаков для расчета кладограммы. Впрочем, кладисты не утруждают себя анализом методологии этой важнейшей части работы. Родство определяется не по связям с анцестральной формой, а по синапоморфиям исследуемых групп, т.е. по общим продвинутым признакам. А дальше просто составляем матрицу, вставляем ее в сложную, но детально описанную и поэтому вполне доступную для пользователя компьютерную программу, запускаем мощный компьютер и ждем окончания расчетов... Если кладограмма не понравилась, можно изменить параметры расчетов, пусть компьютер посчитает еще. В конце концов, он выдаст приемлемый результат, хотя бы минимально согласующийся со здравым смыслом (т.е. априорными ожиданиями)».

А в конце А.П. Расницын добавляет: «... и при этом ни о чем не надо думать» (Расницын, 2002, с. 83-84). Фраза весьма интригующая, которая свидетельствует, во-первых, о том, чего стоит такая кладограмма, а во-вторых, объясняет причину столь большой популярности кладизма за рубежом, да, пожалуй, и у нас, особенно среди молодежи, ведь на кнопку легче нажимать, чем думать. И еще более уничижительно звучит данная А.П. Расницыным характеристика кладизма несколько лет спустя. Перечислив множество недостатков кладизма, как например, признание равномерности эволюции, непрактичность установления ранга таксонов, непригодность ее для анализа самого важного филогенетического материала – палеонтологического, «...поскольку не признает предковых таксонов. Из-за их меньшей, чем современные родичи изученности, их редко можно включить в общую кладограмму на равных основаниях. Предаётся забвению ранжирование таксонов». Далее, указав целый ряд других изъянов кладистики и допущение многих «даже весьма шатких приемов», автор указывает, что «...это прямо сказывается на системе, обрекая ее на обилие слабо обоснованных таксонов и, соответственно, на значительную нестабильность». И в конце статьи он заключает: «Нам представляется, что несомненные достоинства кладистики все же далеко не уравнивают ее не менее очевидные недостатки (Майр, 1971; Пономаренко, Расницын, 1971). А поскольку эти достоинства не представляются недостижимыми и для традиционной систематики (т.е. эволюционной – В.М.), то развитие и совершенствование последней мы считаем более продуктивной областью приложения сил, чем поспешный переход под знамена кладизма. Это не освобождает, конечно, от необходимости освоить все полезное в кладистике,

прежде всего, систему методов реконструкции филогенезов» (Расницын, 2005, с. 333). Вот такой итог.

А поскольку Институт зоологии НАН Украины носит имя первого директора института, ученика А.Н. Северцова – И.И. Шмальгаузена, то естественно желание, чтобы исследования в нём велись в полном соответствии с учением Северцова-Шмальгаузена. Тем более, что в первой половине прошлого века биологическая наука в Советском Союзе уже пережила такую напасть, как Лысенковская «Мичуринская биология». Сейчас, правда из-за рубежа, надвинулась новая – хенниговская компьютерная кладистика с ее «субъективной систематикой». Что совершенно неприемлемо для изучения тлей с их полиморфизмом и прочими сложностями в биологии. Допустима только эволюционная систематика, основанная на учении И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора» (1968) и А.Н. Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1939).

Литература

- Ануфриев Л.А., Землина А.Г.* New data on the biology of *Pemphigus fuscicornis* Koch (Aphidoidea, Pemphigidae) // Докл. XIII Междунар. Энтномол. конгресса. – М., 1968. – С. 13-14.
- Ануфриев Л.А., Землина А.Г.* New findings in the biology of *Pemphigus fuscicornis* (= *lichtensteini* Tullgr.) Koch (Aphidoidea, Pemphigidae) // Труды XIII Междунар. Энтномол. Конгресса, 2-9 авг. 1968 г.– Л.: Наука, 1971. – Т.1. – 470 с.
- Ануфриев Л.А., Землина А.Г.* Корневая свекловичная тля. – М.: Колос, 1972. – 8 с.
- Дорошина Л.П.* К изучению кормовых связей тлей рода *Pemphigus* Hartig (Homoptera, Aphidoidea) // Вестник зоологии. – 1975. – № 6. – С. 77-79.
- Дорошина Л.П.* Вторичные хозяева *Pemphigus populi* Couch. и *P. vesicarius* Pass. (Homoptera, Aphidoidea) // Докл. АН УРСР. – Сер. Б., 1976. – № 4. – С. 359-361.
- Дорошина Л.П.* Жизненные циклы корневой свекловичной тли и близких к ней видов. – Киев: «Наукова думка», 1981. – 124 с.
- Емельянов А.Ф.* Филогения, классификация и система. Принципы и методы зоологической систематики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. – Т. 206. – С. 152-168.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
- Мамонтова В.А.* Деревья и кустарники, являющиеся первичными хозяевами тлей – вредителей сельскохозяйственных культур // В Кн.: «Защита лесонасаждений от вредителей и болезней». – Киев: АН Изд УССР, 1952. – С. 97-102.
- Мамонтова В.О.* В'язові породи як резерватори деяких злакових попелиць. // Тр. Інституту зоології. –Київ: Вид. АН УРСР, 1956. – Т.13. – С.32-34.
- Мамонтова В.О.* Про роль білої та жовтої акацій в резервації люцернової попелиці – *Aphis medicaginis* Koch. // Збірник праць Зоол. Музею. – 1957. – № 28. – С. 91-99.
- Мамонтова В.О.* Попелиці ляхніди. – Київ: Наук. думка, 1972. – 229 с. (Фауна України; Т.20. Вип.7).
- Мамонтова В.А.* Подотряд тли – Aphidinea. Вредители сельско-хозяйственных культур и лесных насаждений. – Киев: Урожай, 1973. – Т.1. – С. 14-304.
- Мамонтова В.А.* Корневая свекловичная тля // Защита растений. – 1975. – №10. – С. 33-35.
- Мамонтова В.А.* Эволюция, филогенез и система тлей семейства ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщение I. // Вестник зоологии. 1980. – № 1. – С. 3-12.
- Мамонтова В.А.* Эволюция, филогенез и система тлей семейства ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщение II. // Вестник зоологии. – 1980. – № 3. – С. 25-35.
- Мамонтова В.А.* Эволюция, филогенез, система тлей семейства ляхнид (Homoptera, Aphidoidea, Lachnidae). – Киев: Наук. Думка, 2008. – 208 с.
- Мамонтова В.А.* Таблицы для определения тлей семейства ляхнид (Homoptera, Aphidoidea, Lachnidae) // Укр. Энтномол. журнал. – 2011. – № 2(3). – С. 3-19.
- Мамонтова В.А.* Тли семейства ляхнид (Homoptera, Aphidoidea, Lachnidae) фауны Восточной Европы и сопредельных территорий. – Киев: Наук. думка, 2012. – 390 с.

- Мамонтова В.О., Гапонова А. Ф. Коренева бурякова попелиця (*Pemphigus fuscivornis* Kich.) на Україні // Захист рослин. – 1966. – № 3. – С. 33-35.
- Мамонтова В.А., Дорошина Л.П. О видовой принадлежности корневой свекловичной тли // Сахарная свекла. – 1975. – № 12. – С. 36.
- Мамонтова В.А., Дорошина Л.П. О видовой принадлежности корневой свекловичной тли (Homoptera, Aphidoidea) // Вестник зоологии. – 1976. – №4. – С.85-87.
- [Мордвилко А.К.] *Mordvilko A.K.* On the evolution of Aphids // Arch. Naturg. – 1934. – 1. – P. 1-60.
- [Мордвилко А.К.] *Mordvilko A.K.* Die Blattlaus mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Enstegung // Erg. Fortschr. Zool. – 1935. – 8, N 1-3. S. – 36-328.
- Мордвилко А.К. Подотряд Aphidodea – тли, или растительные вши. /В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. – ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. – С. 191-203.
- Нарзикулов М.Н. Фауна Таджикской ССР, IX, 1; Тли Таджикистана и сопредельных республик Средней Азии // Тр. АН ТаджССР. – 1962. – Т. 25. – С. 108-135.
- Нарзикулов М.Н. Тли рода *Trama* Heyden, 1837 (Homoptera, Aphidinea, Lachnidae) фауны Палеарктики // Энтотомол. обозрение. – 1973. – ЛП, 1. – С. 108-115.
- Невский В.П. К познанию фауны тлей (Homoptera, Aphidoidea) Южного Казахстана // Тр. Всесоюз. Энтотомол. общ-ва. – 1951. – XLIII. – С. 43.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журнал. – 1971. Т.50. – №1. – С. 5-14.
- Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рус. энтотомол. о-ва. – СПб., 2002. – 73. – 107 с.
- Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – С. 320-333.
- Расницын А.П., Длусский Г.М. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. – М.: Наука, 1988. – С. 5-15.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т.5. – 610 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
- Федоренко В.П. Энтомокомплекс на цукрових буряках. – Київ: Аграрна наука, 1998. – 463 с.
- Холодковский Н.А. Этюды по вопросам общей зоологии. III. Наследственность // Русское богатство. – 1887. – № 3.
- Шапошников Г.Х. Подотряд Aphidinea – Тли. / В кн.: «Определитель насекомых Европейской части СССР». М.-Л.: Наука, 1964. – С. 489-526.
- Шапошников Г.Х. Паразитическая специализация и филогения тлей // Проблемы зоологии. – Л.: Наук, 1976. – С. 87-89.
- Шапошников Г.Х. Эволюция морфологических структур тлей (Homoptera, Aphidinea) и образ жизни их современных и мезозойских представителей // Энтотомол. обозрение. – 1980. – 59, вып.1. – С. 39-59.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
- Czylok A. Phylogenetic concept of Tramiini (Homoptera, Lachnidae). –Universitet Šlaski, Katowice, 1990. № 1130. P. 1-64.
- Danks H.V. Systematics in support of Entomology // Annual Review Entomology, 1988. Vol. 33. P.271-294.
- Depa L., Kanturski M. Description of hitherto unknown fundatrices of *Stomaphis graffii* and *S. longirostris* (Hemiptera, Aphididae, Lachninae) // Dtsch. Entomol. Z. 2014. 61(1). P. 31-36.
- Dreyfus L. Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Foncs. // Zool. Anz. 1889. 12. P. 65-73.
- Heie O.E. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoskandia and Denmark. VI. Family Aphididae: Part 3. Of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae, and family Lachnidae // Fauna entomol. Scand. 1995. 31. P. 1-217.
- Hennig W. Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien // Beitr. Entomol. 1954. 4. P. 245-388.
- Hennig W. Systematik und Phylogenise. Ber. // 100-Jahrfeier D.E.G. Berlin, 1956 (1957). S. 50-71.
- Kanturski M., Wiczorek K.. Systematic position of *Eulachnus cembrae* Börner with description of hiterto unknown sexual morphs of *E. pumilae* Inouye (Hemiptera, Aphididaem Lachninae) // Dtsch. Entomol Z. 61(2). 2014. P. 123-132.
- Koch W. Die Pflanzenläuse. Aphiden // Nurnberg. 1857. S. 229-246. 334 s.
- Nieto Nafria Mier Durante & Remaudiere. Les noms des taxa du groupe-Famille chez les Aphididae (Hemiptera) // Rev. Franc. Entomol. (N.S.). 1997. 19(3/4). P. 85-90.

- Normark B.B.* Molecular Systematics and Evolution of the Aphid Family Lachnidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2000. 14 (1). P. 131-140.
- Pašek V.* *Cinara doncasteri* sp.nov. a dva dalsi zajimavi zastupci celadi Lachnidae // Roc. Cs. Spolec Entomol. 1953. 50. P. 222-231.
- Pašek V.* Vošky našich lesných drevín (Homoptera – Aphidoidea). – SAV Bratislava, 1955. 324 str.
- Remaudière G., Remaudière M.* Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae). – Paris: Inst. Nat. Recherche Agronom. 1997. 472 p.
- Simpson G.G.* Tempo and Mode in Evolution. Columbia University press. 1947. N.Y. 237 p.
- Sorensen J.T.* Taxonomic partitioning in discrete-state phylogenies: relationships of the aphid subtribes Eulachnina and Schizolachnina (Homoptera: Aphididae: Lachninae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1990. 83. P. 394-408.
- Wieczorek K. et al.* Comparative morphology of the male genitalia of Aphididae (Insecta, Hemiptera). Part 1. // Zoomorphology (2011). 130. P. 289-303.
- Wieczorek K. et al.* Comparative morphology of the male genitalia of Aphididae (Insecta, Hemiptera). Part 2. // Zoomorphology (2012). 131. P. 303-324.