

Голарктическая мозаика биологического разнообразия и некоторые вопросы теории “Триад”

А.А. Ластухин

Эколого-биологический центр “Караш”, Чувашское отделение РЭО.
Дискуссия (I-mail) с участием Василенко С.В. (Бин СО АН РФ г. Новосибирск).

Выписка из монографии

<<Исходя из анализа ареалов и трофических связей, мы можем полагать, что экологическим ядром формирования для каждого из этих видов являются следующие регионы: *L. reali* – лесостепи Евразии (люцерны). *L. morsei* – смешанные леса Сибири (горошки). *L. sinapis* – смешанные леса Европы (чины). Вследствие такого предположения не исключено, что изначально в доледниковую эпоху на территории Евразии обитали предки *Leptidea spp.*, которые в ледниковую эпоху были разбиты на две макропопуляции в восточный и западный рефугиумы, где сформировались *L. morsei* и *L. sinapis* соответственно, а *L. reali* остался на юге как доледниковый реликт.

В пользу этого говорит габитус крыльев *L. reali*, который имеет явно промежуточный характер между двумя другими видами: форма и окраска апекса переднего крыла, испода крыльев (рис. 5 - самцы первого поколения, вид сверху и снизу. Отличия видов слабо, но видны и по внешнему краю переднего крыла: **выпуклый, прямой, вогнутый** и по интенсивности окраски апикального пятна). При этом *Leptidea amurensis* Menetries, 1859 остался более ранним реликтом восточного рефугиума, а *Leptidea duponcheli* Staudinger, 1871 южного, адаптированного к термофильным степям.

Существование всех трёх видов-двойников (Maug, 1942) (скорее **видов-тройников**, для таёжного, дубравного и степного представителей фаун, которые встречаются односторонне) в Чувашии - аргумент в пользу теории “триад”, изложенной нами для формообразования птиц и бабочек (Ластухин, 2006а). Эта теория универсальна для всех широкораспространённых видов флоры и фауны исходя из законов номогенеза (Берг, 1926), работает и объясняет ряд сложных таксономических тенденций. К сожалению, в современной литературе преобладает простой в понимании (не критикуемый), но часто работающий на практике географический (Tuzov, 1993), а не экологический (Scott, 2000) критерий в дифференциации низших таксонов фауны. Экологический же критерий в вопросах охраны биологического разнообразия более тонкий, деликатный и объективный инструмент для выявления основных лимитирующих факторов в каждой популяции отдельно, а не для всего ареала в целом.

Не нужно путать “триады” с “триморфизмом” Дарвина: “...Известны также случаи диморфизма и триморфизма у животных и растений. Так, например, м-р Уоллес, обративший в последнее время внимание на эту тему, указал, что самки некоторых видов бабочек Малайского архипелага регулярно появляются в двух или даже трех резко различающихся формах, не связанных промежуточными разновидностями” (Дарвин, 1872), (из Ластухин, 2007).

ОТЗЫВ

Дорогой Альберт Аркадьевич,

Спасибо за сборник, он мне понравился. В нём есть кое-какие интересные моменты, над которыми надо серьёзно подумать.

Кстати, система семейств, родов и пр. принятая в работе содержит довольно много неточностей и даже ошибок.

Ниже я привожу свои замечания.

- 1) Например, нет *Chlorissa etruscaria*, есть *Faiogramma etruscaria*. Это совсем другой род! Также как и *Cleta filasearia* относится к р. *Chrysoctenis*!
- 2) Что касается предложенной системы «триад», то она весьма спорная, особенно о видах-тройниках. Надо посмотреть Вашу работу (2006). Разговор надо вести либо о комплексе близких, не отличимых морфологически (пока) видов (они обычно развиваются в сходных экологических условиях, но встречаются симпатрично), либо о различных экологических видовых комплексах, виды которых внешне могут быть похожи, но морфологически отличаются хорошо.
- 3) Первый раз слышу, что у чешуекрылых изолирующими факторами являются запахи и звуки. Это полный нонсенс!!! Группа *Timandra comae-griseata* различаются между собой как биотопически, так и кормовыми растениями гусениц.
- 4) Кстати, как удается различать *Thera variata-britannica*? Мне известно только одно различие - строение усиков. Весь материал из Европы и Европ. части России, что я смотрел, относиться к *T. variata*. Очень бы хотелось посмотреть на второй вид живьем. Кстати, интересно, почему у вас не встречается *T. cognata* (Thunberg, 1792). Я его обнаружил в Калужской обл.
- 5) *Anticlea*? *Earophila badiata*! (два разных рода)
- 6) *Vaptria tibiale*. Действительно на фото из Приморья изображен другой вид – *V. higoobi* Inoue, который по горам юга Сибири проникает вплоть до Алтая. Причем в Сибири они летают часто совместно, и там он представлен подвидом *V.h. pseudotibiale* Vsl.
- 7) *Kemtrognophos ambiguata-sheljuzhkoii*. Кто определял материал? Сейчас все это рассматривается как один вид.
- 8) *Agriopsis*? *Erannis (!) defoliaria*.

В конце этого года должен выйти каталог чешуекрылых России, где я принимал участие. Там можно найти ответы на ряд вопросов.

Кстати, для решения некоторых проблем можно связаться со мной и по E-mail – svasilenko@online.nsk.su

С уважением,
Сергей Василенко

8.08 2007

Mail- 1.

А (Альберт): Спасибо за неравнодушный, творческий и оперативный отзыв на мою монографию по редким бабочкам Чувашии. Это был нелёгкий и многолетний труд, который завершился изданием и даже с цветными приложениями! Это редкий для России и для Чувашии, в особенности, пример. Чего он стоил! Пожелаю и другим субъектам России таких же достижений. Не беда, что есть неточности (упомянуто около 480 видов), не ошибается тот, кто ничего не делает. Ошибки можно исправить, важно создать хребет, от которого отталкиваться. К примеру, если взять каталог Ю.П. Коршунова (1972), то его роль, судя с сегодняшних достижений систематики, как раз и в этом. Без него темпы изучения шли бы гораздо медленнее... Совсем свежий пример - Монография З.Ф. Ключко "Совки Украины" (2006). На что специалист "тёртый", 50 лет совок изучает, а 4 технические ошибки в определительные таблицы проскочили. Уж и на "старуху" проруха бывает. Что, теперь смеяться над ней? НЕТ, НЕТ и НЕТ! Это **лучшая** на сегодня книга по теме.

Теперь о Ваших замечаниях (ошибках и неточностях).

1 - О систематике на уровне родов.

За этим не угонишься, если не являешься узко профессиональным специалистом. Разве те так? (А объём всего отряда бабочек – поди, уследи, (потому я и сделал ссылку на **европейских авторов** (Markku Savela, 2006) системы)). Хорошо что, на видовом уровне названия остались неизменными (в моём случае), а в иных эпизодах и они распадаются и меняются.

В нашем случае цель - охрана бабочек Чувашии достижима и на данном уровне надвидовой систематики. Кроме того, не все являются сторонниками нововведений в систематике, и эти вопросы являются дискуссионными. В этом случае главный судья только время...

Благодарю за информацию, и я учту её в последующем, надеюсь, что она окончательная и не устареет за какое-то время. Всё течёт, всё меняется.

2 - О системе триад.

Общая схема выглядит так (**A-D** (над-под) виды):

Табл. 1. Голарктическая мозаика (триадная) биологического разнообразия.

Реликты	Евразия			Сев. Америка
	Западные	Южные	Восточные	Южные
Поздние- <i>Вюрмские</i>	A	B	C	D
Ранние- <i>Рисские</i>	A1	B1	C1	D1
<i>Более ранние</i>	A2	B2	C2	D2

Любая идея (табл.1) переживает три стадии: 1- этого не может быть; 2- в этом что-то есть; 3 - это знает и пьяный ёжик в дремучем лесу. Я понял, что Ваша оценка относится к первому этапу. Я уважаю любое мнение, в том числе, и противоположное. Главное для меня чтобы идеи возникали, а там их эволюция сделает свой выбор на жизнеспособность. К примеру, Ламаркизм и Номогенез не умирают, несмотря на все попытки их похоронить.

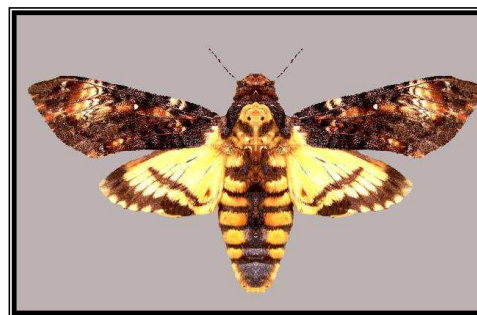


Рис.1.

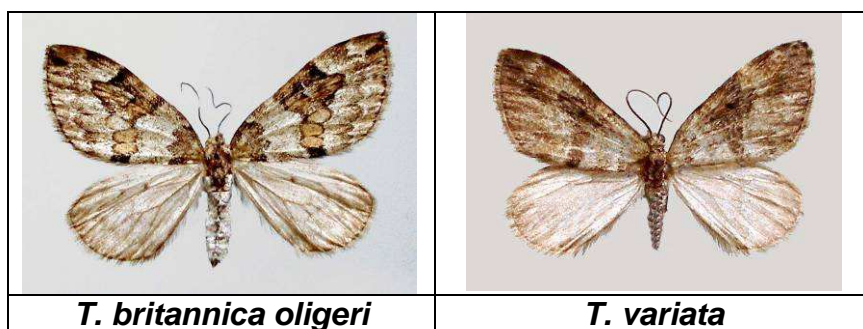
3 - Я не в первый раз слышу,

Что “изолирующими факторами у бабочек являются запахи” (опыты над листовёртками (РЖ, 1980 -1990 гг); репницы и бруквенницы, Ниоба и Адиппа, кольчатый и молочайный коконопряды и мн. др. сходные внешне виды отличаются запахами). А звуки издают ночные животные и бабочки в том числе (совки, например). Это им помогает ориентироваться и находить друг друга (диапазон и частоты, вероятно, связаны с частотой взмахов крыльев и прочими - скрипучими оснащениями (хоботок, лапки, стерниты с тергитами и т.п.)). Недаром у них огромные слуховые аппараты. Недавно только и про механизм “писка” мёртвой головы (рис. 1) узнали.

4 - *T. variata* -*T. britannica*

хорошо отличаются (рис. 2) и я Вам свою статью по ним высылал (в том числе и про усы (Ластухин, 2002)). Типовой материал хранится в ЗИНе. Паратипы у меня. Что касается *Thera cognata*, то она не найдена не только в Чувашии, но и в Среднем Поволжье в целом. Возможно, это и странно, но пока факт.

Рис. 2.



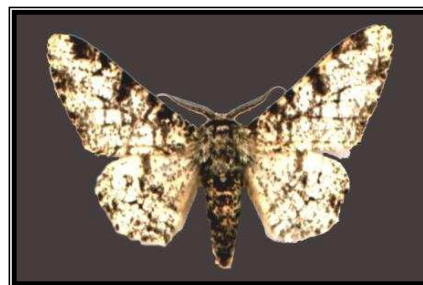
5 - Благодарю за информацию о *Vaptria hiroobi Inoue* (какой год?).

Mail- 2.

С (Сергей): Теперь о системе "триад". Да, существуют лесные, лесостепные, степные и т. д. виды, это и "ежу понятно". Я не только систематик, но и биолог (изучаю циклы развития видов), по этой причине экологические проблемы видов мне понятны. Нельзя здесь все грести "под одну гребенку".

Рис. 3.

Например, Вы знаете классический пример с окраской у *Biston betularius* L. (рис. 3) Я не говорю о загрязнении среды. В лесной зоне, на стволе берез много лишайников и бабочки здесь серые с обильным темным опылением на крыльях. Других нет - птицы их просто склюют! На юге лесостепной и севере степной зоны все бабочки белые, без темного опыления, т.к. на стволах берез лишайника нет!



Тоже относится и к *K. ambiquata*! В лесной зоне он действительно темно-серый, а в лесостепной и на севере степной - светло-серый или белый. Но вид то один! *K. sheljuzhko* описан по экз. из степной зоны только и всего. Тут даже хорошее знание биологии не поможет.

Многие пластичные виды меняют свою биологию в зависимости от региона или экологической зоны. По этому поводу написано очень много работ. И вот тут то на помощь экологам и биологам приходят систематики. Но, говорить о видах "двойниках-тройниках" могут только специалисты по группам, и то только с привлечением доказательств исторического развития не только этого региона, но и сопредельных в течение 100-300 тыс. лет!

Например, я могу точно доказать почему ранее считавшийся широко распространенным *Xanthorhoe spadicearia* развалился на 5 видов, которые встречаются симпатрично от Европы до Камчатки, а также показать их морфологические различия между собой. Ну а что касается *K. ambiguata*, то в настоящее время его проблема выглядит так - *K. ambiguata* - Европа, Сибирь (до Читы), *K. remmi* - северная часть Сибири от Урала до Камчатки, *K. sp.* - Забайкалье. Это не только мое мнение, но и Е. Беляева (БПИ), а он один из ведущих в мире специалистов по *Ennominae*, к этому подсемейству эти виды и относятся.

Что касается Ламаркизма и Номогенеза, то тут мне по душе мнение А.П. Расницына. Вы читали его работу "Принципы филогенетики, систематики и номенклатуры"?

- *Vaptria hiroobi* Inoue, 1954.

Mail- 3.

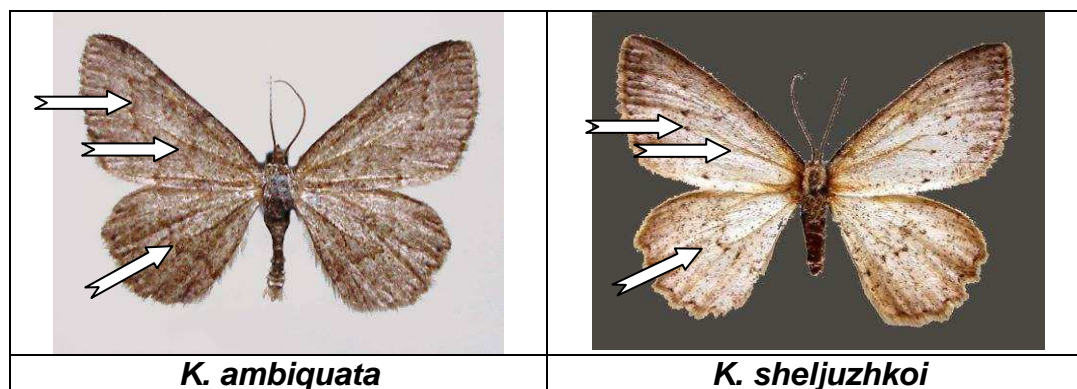
А: - Что касается *Dysstroma truncata*, этот надвид также имеет трёх (рис.6) представителей, имеющих шансы встретиться одновременно в Чувашии, поэтому я Вам и послал её фотографию.

С: Например, Вы знаете классический пример с окраской *Biston betularius L.*

А: - Да, знаю, но это действительно "Парадная лошадь дарвинизма", по выражению Чайковского, ничего не объясняет.

С: Тоже относится и к *K. ambiguata*! лесной зоне он действительно темно-серый, а в лесостепной и на севере степной - светло-серый или белый. Но вид то один! *K. sheljuzhkoii* описан по экз. из степной зоны только и всего. Тут даже хорошее знание биологии не поможет.

Рис. 4.



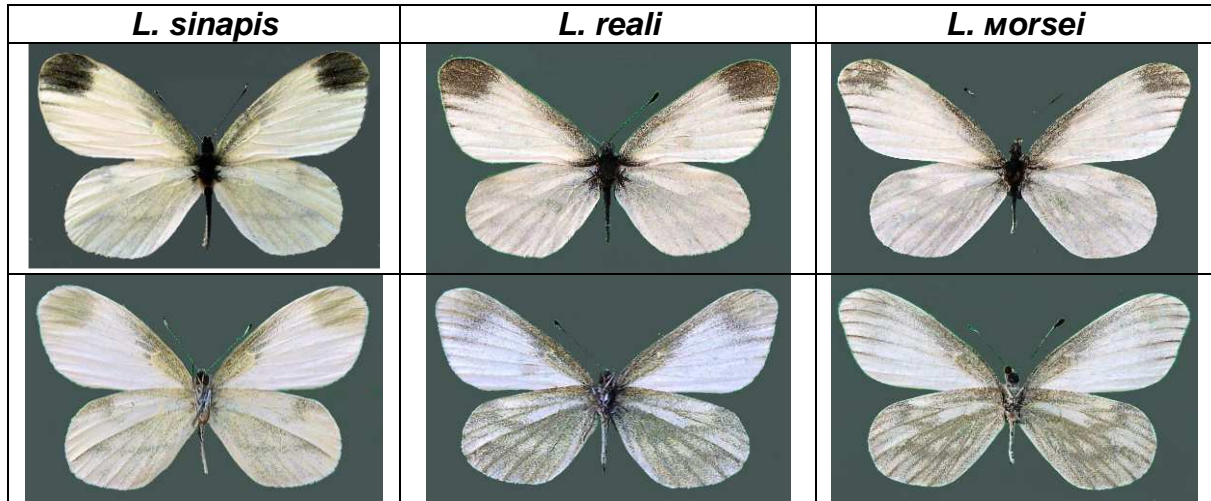
А: - Да, а если они репродуктивно изолированы, питаются разными видами растений (таёжные - степные), разделены сроками лёта (весна-лето (юг-север))! Кроме того, я ловил их в 180 км! друг от друга и это уже не позволяет говорить только об экологической форме изменчивости. Кроме того, на задних кыльях постдискальные полосы у *K. ambiguata* находятся заметно маргинальнее во внешней половине крыла, а у *K. sheljuzhkoii* наоборот - находятся заметно медиально соприкасаясь даже дискального пятна крыла. Соотношения расстояний от корня з.к. до постдискальной полосы и от неё до внешнего края з.к. у них примерно как 2:1 у *K. ambiguata* и 1:1 у *K. sheljuzhkoii* (рис. 4). Осветление общего фона у последнего вида не связано с отбором синицами, и даже с экологическим правилом осветления внешности на юге ареала и потемнения на севере, связанного с инсоляцией, т.к. эти бабочки ведут исключительно ночной образ жизни и только в тёплый период года. Последнее не касается *Biston betularius L.* Вот он то, как раз по этому правилу и потемнел на севере ареала, т.к. летает весной при недостатке тепла, даже при снеге в лесах. Кроме того, *Biston betularius* – тоже надвид и

развалится на 5 видов, которые встречаются симпатрично от Европы до Камчатки и Северной Америки, ровно по тем же причинам, что и *Xanthorhoe spadicearia*.

Так же и Вы знаете, что в старых учебниках по дарвинизму приводили примеры с одуванчиками, которые в горах или пустынях мелкие, а в лесах крупные, но все один вид. Так вот, одуванчиков в Европе, согласно новым представлениям, более 300 видов...

Рис. 5.

Беляночки (*Leptidea spp.*)



С: Многие пластичные виды меняют свою биологию в зависимости от региона или экологической зоны. По этому поводу написано очень много работ. И вот тут то на помощь экологам и биологам приходят систематики. Но, говорить о видах "двойниках-тройниках" могут только специалисты по группам, и то только с привлечением доказательств исторического развития на только этого региона, но и сопредельных в течение 100-300 тыс. лет!

А: - Я понял, что Вы меня к таковым не относите, хотя я и привел в монографии пример с беляночками *Leptidea spp.* (рис. 5). Привожу ещё пример с самками и самцами *Artogeia spp.*: 1-4 – *A. napi*; 5-8 – *A. psudorapae*; 9-12 – *A. bryoniae* (Цв. Табл. 1).

С: Например, я могу точно доказать, почему ранее считавшийся широко распространенным *Xanthorhoe spadicearia* развалился на 5 видов,

А: и беляночки тоже "развалились" на 5 видов!

С: которые встречаются симпатрично от Европы до Камчатки.

А: и беляночки тоже встречаются симпатрично от Европы до Камчатки,

С: а также показать их морфологические различия между собой.

А: и беляночки тоже имеют морфологические различия между собой.

С: Ну а что касается *K. ambiguata*, то в настоящее время его проблема выглядит так - *K. ambiguata* - Европа, Сибирь (до Читы), *K. remmi* - северная часть Сибири от Урала до Камчатки, *K. sp.* Забайкалье.

А: Я уважаю любое мнение, особенно имеющее какие-то обоснования. Так вот, согласно предложенной мной теории триад (что касается *K. ambiguata*), его проблема выглядит так: *K. ambiguata* - дубравный (западный элемент), *K. remmi* таёжный (восточный элемент), а *K. sheljuzhkoii* степной (южный, реликтовый аборигенный) - согласитесь, всё сходится!! Поэтому я не удивлюсь, если с Вашей помощью найду в Чувашии и таёжного (*K. remmi*) представителя.

Вот и *Baptia spp.* такой же пример даёт. Только ещё один (элемент *Baptia sp.* мне не известен (Рис. 10)), а теория триад его существование предсказывает. Я Вам фото послал экз. из Европы, но ответа по его названию не получил.

С: Это не только мое мнение, но и Е. Беляева (БПИ), а он один из ведущих в мире специалистов по *Ennominae*, к этому подсемейству эти виды и относятся.

А: Согласен, но ссылка на авторитеты, является последним из аргументов. Написано - не сотвори себе кумира!

С: Что касается Ламаркизма и Номогенеза, то тут мне по душе мнение А.П. Расницина. Вы читали его работу "Принципы филогенетики, систематики и номенклатуры"?

А: - Нет, не читал (или читал, да забыл), мне сейчас более понятен Чайковский (2003) и его взгляды на эволюцию, могу переслать, если не читали.

Mail- 4.

С: Я все понимаю, но когда человек не зная систематики других групп, пытается строить на них свои построения, он только дискредитирует свою теорию. На беляночках Вы может и сможете доказать свою теорию, я не знаю их систематики и эволюции группы. Но в пяденицах это выглядит как притянутые "за уши" факты. По этой причине я не буду более обсуждать теорию "триад".

Я посмотрел фото *Dysstroma spp.* Здесь три хороших вида из 3 видовых групп (рис. 6). Что касается *Baptria*, то это *B. tibiale spp. fennica Lankiala, 1937.*

K. ambiguata - sheljuzhkoii. Самое большее, на что тут можно рассчитывать, это подвид. Вы же не стали описывать новый вид *Thera!*

Должен Вам заметить, что у многих видов жизненные циклы в разных климатических и географических зонах сильно меняются!!! Я сам наблюдал это у пядениц неоднократно. Этими проблемами занимается очень много специалистов. Обидно если Вы этого не знаете.

Проблему *K. ambiguata - sheljuzhkoii*, что это разные виды можно доказать только на большом серийном материале не только имаго, но и преимагинальных стадий. А пока у Вас этого нет, это только гипотеза и больше ничего. Достаньте этот материал и тогда об этом можно говорить более серьезно.

Mail- 5.

С: Я все понимаю, но когда человек не зная систематики других групп, пытается строить на них свои построения, он только дискредитирует свою теорию.

А: Согласен, что это так. Однако, я свою теорию не за один день "придумал", и не на одних бабочках или птицах (особенно некоторых детально мной изученных групп).

Относительно выражения "не зная систематики других групп", то отмечу, что **теории для того и создаются, чтобы получить "ключи" к пониманию общих закономерностей через частные наблюдения "не зная систематики других групп".** Опровержение или доказательства этих ключей и есть суть науки.

Здесь я должен поблагодарить Вас за равнодушное отношение, действительно, это дорогого стоит. Не переживайте за мою, как Вам показалось, настырность, видимо таков мой путь. Каждый несёт свой крест. В. Высоцкий даже песню классную сочинил про "Свою колею".

Я же со своей стороны, так же сделал всё от меня зависящее, чтобы показать Вам свое видение вопроса... Ваши возражения, ещё более меня укрепили в своей правоте. Благодарю.

С: На беляночках Вы, может и сможете доказать свою теорию, я не знаю их систематики и эволюции группы.

А: Не помню, высылал ли я Вам или В.В. Дубатолову свою статью: Ластухин А.А. Краткие заметки по становлению степного рода *Pontia* Fabricius, 1807 и

пространственной дифференциации структуры популяции рапсовой белянки (*Pontia edusa* (Fabricius, 1777); Lepidoptera: Pieridae), (Ластухин, 2002). Где проглядывались первые намётки теории триад, и систематика конкретного рода рассмотрена во многих аспектах. Отзывы на неё были, скромно говоря, приятные (не считаю этичным приводить здесь фамилии известных лепидоптерологов ...).

С: Но в пяденицах это выглядит как притянутые "за уши" факты.

А: Извините, но конкретно за уши *K. sheljuzhkoii* я не тянул, а поставил его в свободную ячейку, согласующейся со своей теорией триад, и как мне кажется, ему там и место. В качестве предположения, можно предсказать для этой группы еще два вида: самого восточного и самого южного из их представителей.

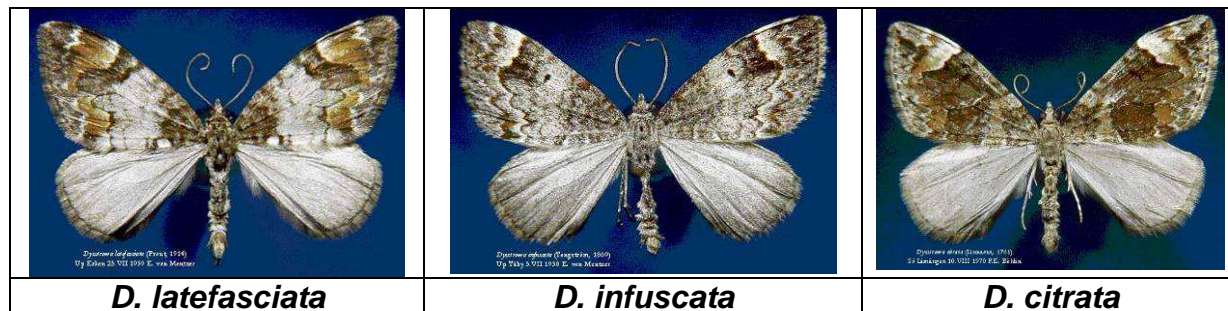
С: По этой причине я не буду более обсуждать теорию "триад".

А: Жаль, дискуссия с Вами была интересна и поучительна.

С: Я посмотрел фото *Dysstroma* spp. Здесь три хороших вида из 3 видовых групп.

А: - Интересно как это согласуется с теорией триад? Первый вид (назовём его так условно, не зная биологии этой группы) - западный неморальный; второй вид - восточный бореальный и третий, "южный - северный" (меридиональный - реликтовый) не важно, т.к. это понятие относительное (рис. 6). Разве это не так?

Рис. 6.



С: Что касается *Baptria*, то это *B. tibiale* spp. *fennica* Lankiala, 1937.

А: Классно! Мне показалось, что это отдельный вид, более близкий к восточному (судя по некоторым фенетическим маркерам - белые полосы). *Baptria hiroobi* Inoue, 1954. Я, не зная систематики этой группы, назвал бы его *Baptria fennica* Lankiala, 1937 st. nova (рис. 10) и, как следствие, восточные *Baptria fennica hiroobi* (Inoue, 1954) = *Baptria hiroobi* Inoue, 1954 syn.n. Проверить бы! Вы случайно не проверяли?

С: *K. ambiquata* - *sheljuzhkoii*. Самое большее, на что тут можно рассчитывать, это подвид. Вы же не стали описывать новый вид *Thera*!

А: Вот Вы и засомневались, (а это главное качество естествоиспытателя). Вид-подвид дело скользкое и взаимопроникающее... *Thera britannica* западный ранний неморальный палеаркт, поэтому это только его восточный подвид, а не вид. Теория предсказывает существование его двойника в маньчжурской фауне (аналогично ареалу голубой сороки).

С: Должен Вам заметить, что у многих видов жизненные циклы в разных климатических и географических зонах сильно меняются!!! Я сам наблюдал это у пядениц неоднократно.

А: Я тоже. Не только на пяденицах. Это общая закономерность - одно из положений **Номогенеза** и **Параллелизмов Вавилова**... То, о чём Вы говорите "что у многих видов жизненные циклы в разных климатических и географических зонах сильно меняются!!!" – и положено в основу теории триад. Противоречий здесь нет. И то, что "Я сам наблюдал это у пядениц неоднократно" – на нашу мельницу факты.

С: Этими проблемами занимается очень много специалистов. Обидно если Вы этого не знаете.

А: Я это хорошо знаю, так что всё в порядке. Более того, это все лежит на поверхности. Наше с Вами противоречие кроется в том, что Вы придерживаетесь **Дарвинизма**, а я **Номогенеза** - вот и всего - то! Не стоит из-за этого копыя ломать.

С: Проблему ***K. ambiquata - sheljuzhkoii***, что это разные виды, можно доказать только на большом серийном материале.

А: "На большом серийном материале!" я это уже "где-то слышал" - Вам (музейным работникам) и карты в руки. В ответ на это на выражение у меня есть поучительная статья: Ластухин А. А. Что придётся ликвидировать ещё не одному поколению орнитологов // Экологический вестник Чувашской Республики. Вып. 55, 2006. С. 21-48.

С: Не только имаго, но и преимагинальных стадий. А пока у Вас этого нет, это только гипотеза и больше ничего. Достаньте этот материал и тогда об этом можно говорить более серьезно.

А: Это не так то просто сделать! но стремиться есть к чему и не обязательно на этих видах, хотя и на нём тоже неплохо получить любой результат. Предлагаю с Вашей помощью объявить 2008 год годом ***K. ambiquata - sheljuzhkoii*** и подключить к нему своих коллег.

Mail- 6.

С: Вашу статью - "Краткие заметки по становлению степного рода ***Pontia*** Fabricius, 1807 и пространственной дифференциации структуры популяции рапсовой белянки (***Pontia edusa*** (Fabricius, 1777); Lepidoptera: Pieridae) я не видел.

По поводу ***Dysstroma*** spp. Чтобы не строить не верных положений на их счет я высылаю Вам характеристику их ареалов (по Viidalepp, 1996 + дополнения)

188. ***D. truncata*** (Hufnagel, 1767). — Europe, Turkey.

— ssp. centumnotata (Tengstrom, 1869). Kola Peninsula, Karelia, Baltic states, Byelorussia, Ukraine, Crimea, European Russia, Urals, W. Siberia.

— ssp. transbaicalensis Heydemann, 1929. Middle & E. Siberia, Buryatia, Yakutia. — Mongolia, Japan.

189. ***D. infuscata*** (Tengstrom, 1869). Kola Peninsula, Karelia, Estonia, N. European Russia, N. Urals, N., C. & E. Siberia, Amur basin, Kamchatka, Sakhalin. — Fennoscandia, Mongolia, N. Japan.

191. ***D. citrata*** (Linne, 1758) (=immanata Haworth, 1809). Mongolia, N. China, Corea.

— ssp. citrata (L.). Kola Peninsula, Karelia, Baltic states, Byelorussia, Ukraine, European Russia, Caucasus, Transcaucasus: Georgia, Armenia, Aserbaijan; S. Siberia, Transbaicalia, Amur basin, Primorye. — Europe.

— ssp. nyiwonis (Matsumura, 1925). Sakhalin.

— ssp. kamtshadalarium Bel. et Vasil. - Камч., Командорские о-ва, С. Куп.

192. ***D. latefasciata*** (Staudinger, 1889). Karelia, Estonia, Latvia, N. European Russia, Urals, Siberia, Transbaicalia, Amur basin, Primorye: Sikhote Alin Mts., Sakhalin. — Fennoscandia, Mongolia.

Кстати, все виды этого рода трофически связаны с растениями р. ***Vaccinium*** L. В качестве дополнительных растений могут выступать кипрей, вероника, клевер. Исключение составляет только ***D. truncata***. Вот он широкий полифаг. Его гусениц встречали даже на березе и иве. Как теперь будут выглядеть Ваши построения?

Тоже касается ***B. tibiale***

340. ***B. tibiale*** (Esper, 1791).

— ssp. *tibiale* (Esp.). Baltic states, Ukraine (Carpathians), European Russia, Urals, Kasakhstan, N. Tian Shan, SW. Siberia. — С. Europe.

— ssp. *fennica* Lankiala, 1937. Karelia. — Finland.

— ssp. *eversmanniaria* Herrich-Schaffer, 1856. S. Siberia, Buryatia, Transbaicalia, Yakutia, Amur basin, Sakhalin. — Mongolia, Japan, Corea.

B. hiroobi Inoue, 1954. Primorye, S. Kuriles. — Japan.

- ssp. *transsibirica* Vasilenko, 1993 - горы юга Сибири

K.ambiquata* - *sheljuzhkoii. Тут я уже сказал, пока не будет четких доказательств это подвид. Для этого надо исследовать типы, и большое количество топотипов, поскольку гениталии пядениц очень сильно вариабельны. По этой причине довольствуйтесь пока этим.

1275. ***K. ambiquata*** (Duponchel, 1830). — Europe, Mongolia.

— ssp. *pullularia* (Herrich-Schaffer, 1856). Baltic states, Ukraine, European Russia.

— ssp. *sheljuzhkoii* (Schawerda, 1924). E. European Russia, S. Urals, N. Kasakhstan.

- ssp. *ophthalmicata* (Lederer, 1853). Altai, Sayan Mts., Touva, Dahuria, Yakutiya.

Кстати, а что такое дарвинизм в Вашем понимании? Все же почитайте

Расницына.

Mail-7.

С: По поводу ***Dysstroma spp.*** Чтобы не строить не верных положений на их счет я высылаю Вам характеристику их ареалов (по Viidalepp, 1996 + дополнения). Как теперь будут выглядеть Ваши построения?

А: Благодарю за довольно полную и интересную информацию и, самое главное, за хороший естественный вопрос! Почему я написал довольно полную, а не исчерпывающую? Потому, что согласно теории триад видов должно бы быть не **4**, а **5!** Какой то подвид тянет на вид, скорее всего. Построения выглядят (примерно, судя по ареалам) так: 188. ***D. truncata*** (Hufnagel, 1767) - западныйный хвойно-широколиственный (аналогично ***L. sinapis***). 189. ***D. infuscata*** (Tengstrom, 1869) - таёжный хвойный (восточный поздний, аналогично ***L. morsei***). 191. ***D. citrata*** (Linne, 1758) - "южный" подтаёжный (реликтовый доледниковый, аналогично ***L. reali***). 192. ***D. latefasciata*** (Staudinger, 1889) (странно, что подвидов не найдено) - таёжный хвойно-широколиственный (восточный ранний реликт, аналогично ***L. amurensis***). Ещё не хватает пятого вида (?-190) южных термофильных степей (аналог ***L. duponcheli***), но клюквы в степях южных не растут! Впрочем, на других видах (клеверах) возможно и найдётся вид-двойник ***D. truncata***. Нужно поискать осенью в горных степных распадках. Возможен и такой вариант: ***D. centrumnotata*** (Tengstrom, 1869) bona sp. = ***D. truncata centrumnotata*** (Tengstrom, 1869), а ***D. truncata*** (Hufnagel, 1767) искомый элемент южной фауны, добравшийся и на север.

Относительно богато описанных подвидов, скажу, что они делу не помеха. Спрединг постгляциальных ареалов тому объяснение и они так же вписываются в теорию триад, но менее продвинутые в плане репродуктивной изоляции. Идет плановое (периодическое) их (ареалов) наслоение согласно геоклиматическим циклам и катаклизмам. Там, где они перекрылись, есть или нет интерградация и, в зависимости от этого, это ещё подвиды или уже виды, а на противоположных краях широких ареалов – часто полувиды (*semispecies*). **Ледниковые периоды, исходя из теории триад – основной фактор микроэволюции в Голарктике.**

Для современной флоры и фауны в умеренной Палеарктике существуют три группы (тирады) (над, под) видов: южные, западные и восточные, которые в свою очередь, распадаются на ранние (Рисские) и поздние (Вюрмские) реликты. При этом,

некоторые из них дошли до большого уровня изоляции, а некоторые и вовсе исчезли (табл.1). Три последних ледниковых периода и повлияли на формирование Голарктической мозаики биологического разнообразия. В этом и сущность платформы теории триад. Приведу примеры.

Для рода *Leptidae spp.* этот номогенетический процесс выглядит так: Табл. 2.

Реликт	Западный	Южный	Восточный
Поздний	<i>L. sinapis</i>	<i>L. reali</i>	<i>L. morsei</i>
Ранний	Исчез (Потоп+Сахара)	<i>L. duponcheli</i>	<i>L. amurensis</i>

Для *Smerinthus Latreille, [1802]* естественная история выглядит так: Табл. 3.

Реликты	Западные	Южные	Восточные	Сев. Америка
Поздние Вюрмские	<i>S. o. ocellata</i> Linnaeus, 1758 Цв.табл. 3, рис 1.	* <i>S. (ocellata) sp.</i> Теория триад предсказывает существование вида-двойника Цв.табл. 3, рис 2.	<i>S. caecus</i> Ménétriés, 1857. Цв.табл. 3, рис 3.	<i>S. cerisyi</i> Wm. Kirby, 1837. Цв.табл. 3, рис 4.
Ранние Рисские	<i>S. atlanticus</i> Austaut, 1890. Цв.табл. 3, рис 5.	<i>S. cinerascens</i> Stauding., 1879. Цв.табл. 3, рис 6.	<i>S. planus</i> Walker, 1856. Цв.табл. 3, рис 7.	<i>S. jamaicensis</i> (Drury, 1773). Цв.табл. 3, рис 8.
Более ранние	**Исчез (Потоп+Сахара) Цв.табл. 3, рис 9.	<i>S. kindermanni</i> Lederer, 1853. Цв.табл. 3, рис 10.	<i>S. szechuanus</i> Clark, 1938. Цв.табл. 3, рис 11.	<i>S. saliceti</i> Boisduval, 1875. Цв.табл. 3, рис 12.

*В настоящее время для *Smerinthus ocellatus* (Linnaeus, 1758) известны следующие инфравидовые формы и абберации:

Smerinthus ocellata cinerascens Staudinger, 1879; : 316, TL: Naryn

Smerinthus ocellata ab. rosea Bartel, 1900; *Palae. Großschm.* 2: 176

Smerinthus ocellata ab. albescens Tutt, 1902; *Nat. Hist. Brit. Lepid.* 3: 426

Smerinthus ocellata ab. caeca Tutt, 1902; *Nat. Hist. Brit. Lepid.* 3: 427

Smerinthus ocellata ab. pallida Tutt, 1902; *Nat. Hist. Brit. Lepid.* 3: 427, TL: Bexley woods, England

Smerinthus ocellata f. grisescens Closs, ?1915; ?*Int. Ent. Z.* 9: 1

Smerinthus ocellata f. dilutata Closs, 1917; *Int. Ent. Z.* 11 (9): 82, TL: Berlin, Germany

Smerinthus ocellata f. ocellata Closs, 1917; *Int. Ent. Z.* 11 (9): 82, TL: Brelin-Friedenau, ?*grisea* Closs, 1917

Smerinthus ocellata ab. ollivryi Oberthür, 1920; *Etud. Lépid. Comp.*, 17: 7, pl. 503, f.

Smerinthus ocellata f. flavescens Neumann, 1930; *Int. Ent. Z.* 24 (22): 248, TL: Straußberg near Berlin, Germany

Smerinthus ocellata ab. kainiti Knop, 1937; *Ent. Z.* 51 (26): 263

Smerinthus ocellata ab. reducta Schnaider, 1950; *Polisk. Pismo. Ent.* 19: 245, TL: Poland, Brzuchowice

Smerinthus ocellata ab. monochromica Cockayne, 1953; *Ent. Rec.* 65 (2): 34, TL: Worcester, England

Smerinthus ocellata f. brunnescens Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 73 (317), TL: Amsterdam, Holland

Smerinthus ocellata f. rufescens Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 73 (317), TL: Noordwijk, Holland

Smerinthus ocellata f. biocellata Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 74 (318), TL: Breda, Holland

Smerinthus ocellata f. caerulocellata Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 74

(318), TL: Putten, Holland

Smerinthus ocellata f. deroseata Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 74 (318), TL: Wammel, Holland

Smerinthus ocellata f. uniformis Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 74 (318), TL: Appeldoorn, Holland

Smerinthus ocellata f. viridiocellata Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 74 (318), TL: Amsterdam, Holland

Smerinthus ocellata f. parvocellata Lempke, 1959; *Tijdschr. Ent.* 102 (Suppl. 6): 75 (319), TL: Amsterdam, Holland.

(Pinhey, 1962; Pittaway A.R. & Kitching I.J. Pittaway, A.R. (1993); Pittaway, A.R. (1995)).

Рис. 7.

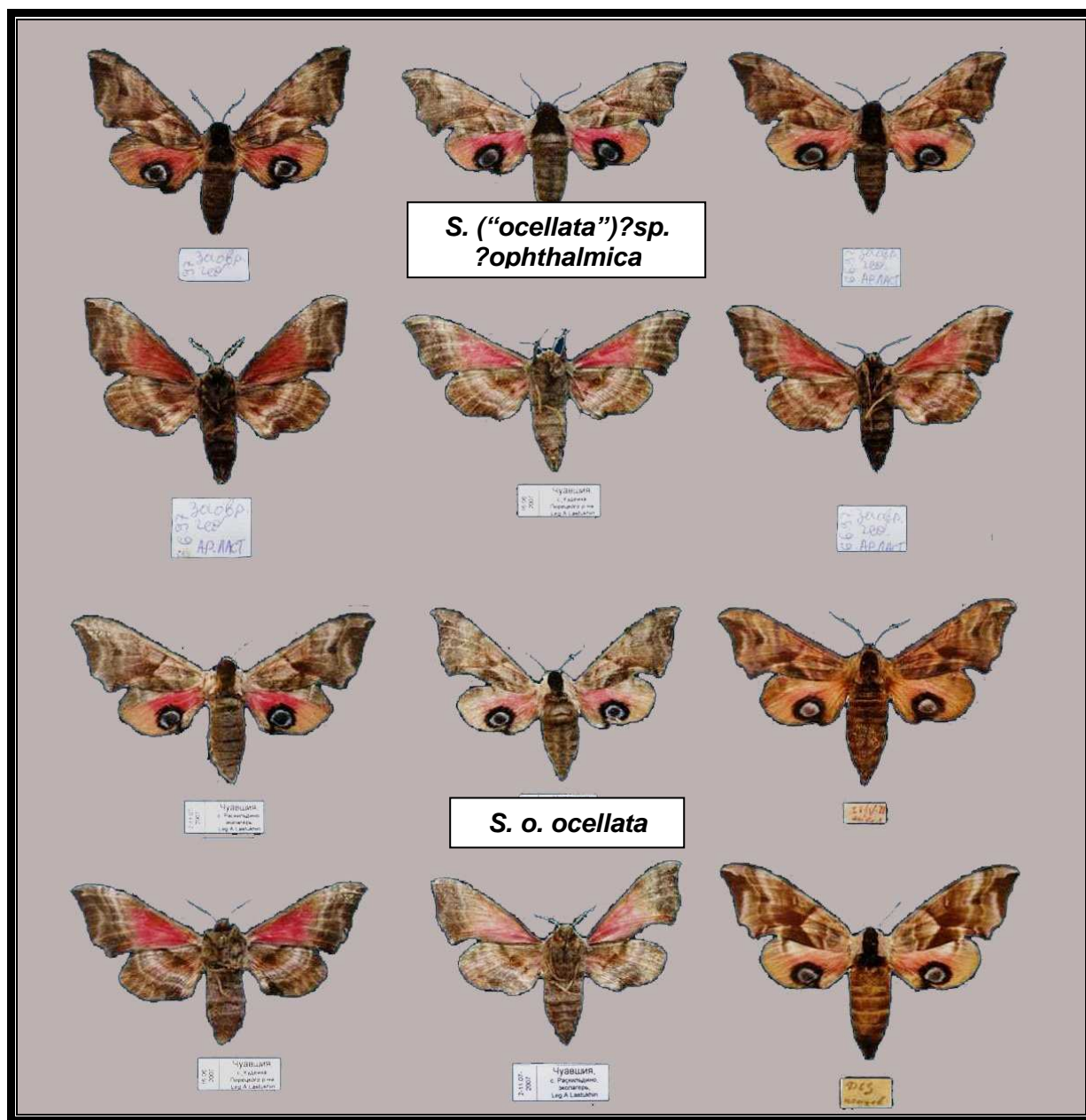


Рис. 8.

Какой из них является искомым поздним южным реликтом выяснить весьма не просто. Например, у меня есть на этот счёт некоторые соображения, которые иллюстрирует следующая подборка бабочек из Чувашии



(рис. 7). Отличия в более тёмной спинке и биотопах обитания: верхние 6 бабочек (рис. 7) широколиственно - дубравные, а нижние (рис. 7) из смешанного мелколистного леса. Верхние 3 бабочки (вид сверху и снизу) возможно искомым элемент - поздний южный реликт, весьма схожий с американским *Smerinthus ophthalmica* Boisduval, 1855; Bull. Soc. ent. Fr. 3: 32, TL: California = *cerisyi* auct, nec. Wm. Kirby, 1837 (рис. 8). Аналогичную по происхождению этим бражникам такую же пару видов - двойников образуют совки: европейский *Plusia festucae* (Linnaeus, 1758) и американский вид *P. putnami* Grote, 1873.

******- Исчезновение более ранних и ранних западных реликтов в природе связано, вероятно, с затоплением долины Средиземного моря и образованием пустыни Сахары по геоклиматическим причинам, объединенной с колебанием уровня Мирового океана в зависимости опять же от ледниковых периодов. Все великие пустыни мира в холодные и влажные периоды истории земли процветают и являются так же прекрасными рефугиумами и центрами видообразования из-за экстремальных условий среды и связанной с этим фактором высокой адаптационной активностью популяций (Ластухин, 1998).

Ранее (Ластухин, 2002) мной показаны филогенетические связи американских и евразийских видов рода *Pontia* Fabricius, 1807 и там получилась совершенно аналогичная картина! Более того, эти исследования и помогли мне выйти на след теории триад. Один только пример: центральноазиатский эндемик - *Pontia (Synchloe) glauconome* и его двойник - американский *Pontia (Synchloe) protodice* имеют совершенно схожий ареал, как и у аналогичной по происхождению пары – симпатрических бражников: центральноазиатского эндемика - *Amorpha philerema* Djakonov, 1923 и у американского *Amorpha juglandis* (J.E. Smith, 1797)! Это говорит о номогенетическом процессе характерном для всех широко распространенных элементов фауны и флоры.

Рис 9.

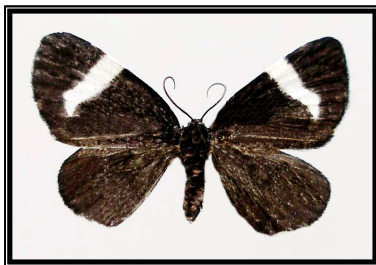


Рис 10.

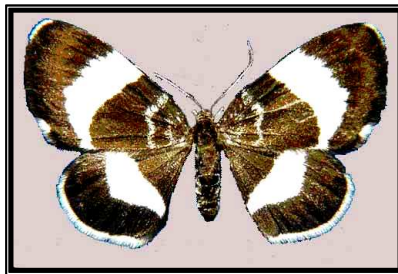
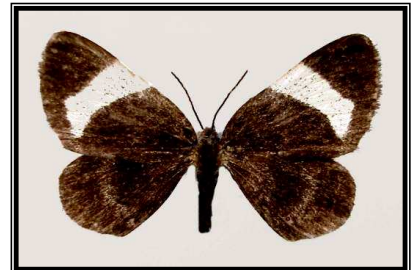


Рис 11.



Тоже, в общем, касается истории *B. tibiale* и этого рода - (но список Ваш не окончательный!?), расставить их по аналогичным ячейкам и Вам не сложно. *B. tibiale* (Esper, 1791) - Западныйный хвойно-широколиственный (аналогично *L. sinapis*). *B. eversmanniaria* Herrich-Schaffer, 1856 и западная раса его? *B. eversmanniaria fennica* Lankiala, 1937 (рис. 10) - Таёжный хвойный (восточный поздний, аналогично *L. morsei*). *B. sp!*? из Чувашии, например (рис. 9) - "Южный" подтаёжный (реликтовый доледниковый, аналогично *L. reali*). *B. hiroobi* Inoue, 1954 (рис. 11) - Таёжный хвойно-широколиственный (восточный ранний реликт, аналогично *L. amurensis*). Ещё не хватает пятого вида южных термофильных степей (аналог *L. duponcheli*), но вороняжки там вероятно не встречаются. Или можно поискать в реликтовых дубравах азиатских или кавказских гор.

С: *K. ambiquata - sheljuzhkoii*. Тут я уже сказал, пока не будет четких доказательств это подвид. Для этого надо исследовать типы, и большое количество топотипов, поскольку гениталии пядениц очень сильно вариабельны. По этой причине довольствуйтесь пока этим.

K. ambigua (Duponchel, 1830). — Europe, Mongolia.

— ssp. *pullularia* (Herrich-Schaffer, 1856). Baltic states, Ukraine, European Russia.

— ssp. *sheljuzhkoii* (Schawerda, 1924). E. European Russia, S. Urals, N.

Kasakhstan.

- ssp. *ophthalmicata* (Lederer, 1853). Altai, Sayan Mts., Touva, Dahuria, Yakutiya.

A: Первых два, включая номинативный подвид, **непонятно распространены**. Европа-Монголия, где границы? Теория предсказывает, что в Монголии другой, особый вид, а ***K. ambigua*** и ***K. pullularia*** (Herrich-Schaffer, 1856) st. nova. разные виды. Тогда все пять будут в комплекте! Возможны варианты, с учётом тех тонкостей, о которых мне пока не ведомо.

C: Кстати, а что такое дарвинизм в Вашем понимании?

A: В моем понимании такой как и у всех: эволюция на основе естественного отбора и не более того.

C: Все же почитайте Расницына.

A: Непременно, как найду. Об эволюциях известно то, что пишут об этом все, кому не лень. Здесь главное и актуальное - можешь не писать - не пиши! Больше пользы натуру изучать.

Mail-8.

C: Вы зря не обратили внимание на приаттаченный файл. Это и есть статья Расницына. И, по мнению многих специалистов, это наиболее объективный подход к современным проблемам эволюции и систематики.

По поводу ***Dysstroma*** spp. Как Вы должны были заметить, я прислал не все виды этого рода, а только те, что можно обнаружить у Вас. На востоке Палеарктики их гораздо больше. Кстати, ***D. truncata*** (Hufnagel, 1767). - западный хвойно-широколиственный (аналогично ***L. sinapis***) - лесной транспалеаркт. ***D. infusata*** (Tengstrom, 1869) - таёжный хвойный (восточный поздний, аналогично ***L. morsei***). - арктоальпийский вид. Широко распространен в горах Восточной Сибири, а в Европе и Западной Сибири обнаружен только в лесотундре и на севере северной подзоны тайги. ***D. citrata*** (Linne, 1758) - "южный" подтаёжный (реликтовый доледниковый, аналогично ***L. reali***). Вид достаточно жестко привязанный к верховым болотам. По той причине, что кроме растений р. ***Vaccinium*** L. (голубика, черника, брусника), он развивается и на клюкве. Но поскольку верховые болота - интразональные биотопы, этот вид можно встретить где угодно, и в степи в рямах, и в высокогорьях. ***D. latefasciata*** (Staudinger, 1889) - таёжный хвойно-широколиственный (восточный ранний реликт, аналогично ***L. amurensis***)- борео-монтанный вид.

Я специалист не только по пяденицам, но и достаточно хорошо разбираюсь в пилильщиках (***Hymenoptera, Symphyta***) – сидячебрюхих перепончатокрылых (11 семейств). Так вот, среди них есть виды, которые можно встретить практически во всех биотопах, начиная от северной тайги и кончая дерновинно-злаковой степью. Меняется только их численность в биотопах. Есть также виды (галловые пилильщики), которые жестко привязаны к одному кормовому растению. Есть виды (аргиды) у которых первое и второе поколение различаются морфологически настолько сильно, что до последнего времени их рассматривали как отдельные виды, пока досконально не изучили биологию. Имея такое широкое поле для работы, я прихожу к выводу, что всякие теоретические построения хороши только для определенных групп насекомых со сходной биологией развития. Если виды по ряду параметров кардинально различаются, то данная схема им может просто не подходить и для них надо строить свою. В этом и есть сложность теоретической биологии.

Мы пытаемся все многообразие жизни загнать в "прокрустово ложе" своих теорий, и забываем, что пытаемся вычленивать только малую часть (!) обнаруженных закономерностей. По этой причине каждая теория и проходит свою эволюцию- 1- этого не может быть; 2- в этом что-то есть; 3- это знает всякий; 4- это полная ерунда! Может потому, что я не только систематик, но и активно занимаюсь биономией, я не являюсь не сторонником всяких теорий. Я смотрю на них только с позиций удобства для работы. По этой причине, если какая-то часть ваших разработок меня устраивает, я возьму их на вооружение, а все остальное выкину как ненужную шелуху. Не обижайтесь, в этом удел всех теорий.

Mail- 9.

С: Вы зря не обратили внимание на приаттаченный файл. Это и есть статья Расницина. И по мнению многих специалистов это наиболее объективный подход к современным проблемам эволюции и систематики.

А: Сейчас обратил. Прилагаю **16 тезисов** по поводу прочитанного:

1. (Расницын) В соответствии с этим эволюционный процесс представляется как динамика аллельных частот в популяциях, контролируемая отбором (через оценку жизнеспособности и, соответственно, дифференциальное воспроизводство фенотипов) и стохастическими процессами. Признаки возникают и изменяются в результате мутаций и рекомбинаций генов. Поскольку все эти изменения не обладают свойством изначальной целесообразности, именно отбор формирует состав популяций и свойства организмов, и делает он это с точностью, ограниченной лишь стохастическими факторами. Кроме этого фактора случайности, единственное препятствие такому соответствию - обмен генами, который унифицирует структуру популяций на уровне, отвечающем не локальным, а усредненным характеристикам отбора.

А (Альберт): - Чистый "**Синтетический Дарвинизм**" из-за ключевого слова "отбор". Он "Придуман" последователями "**Классического Дарвинизма**", чтобы заделать явные прорехи, и навести, используя умные слова современной научной мысли (неведомые Дарвину хромосомы), хрестоматийный глянец на свой "Талмуд", который и без этого нововведения изложил свою позицию довольно ясно и доступно для понимания.

2. Синтетическая теория, конечно, признает и плейотропность генов (влияние каждого из них на многие признаки) и полигенность признаков (множественную генетическую обусловленность каждого из них), так что каждый признак в действительности зависит от всего генома (например, в гипотезе генного баланса). Однако эти признания в действительности декларативны, так как тотальная взаимозависимость элементов структуры и функций организма и, соответственно, отсутствие сколько-нибудь постоянного вклада гена в приспособленность делают невозможной редукцию эволюционного процесса к уровню элементарных генетических (тем более молекулярно-генетических) событий и их частот. Все эти упрощения ведут к значительному несоответствию между предсказаниями синтетической теории и результатами наблюдений.

А: - Эти признания в действительности декларативны (Любищев, 1923, 1966, 1982).

3. "Основное уравнение эволюции: скорость эволюции в пределах некоей популяции равна числу мутаций, возникающих в единицу времени, умноженному на долю фиксируемых мутаций"; (Вилсон, 1989). Следовательно, скорость должна быть тем выше, чем выше частота мутаций и скорость смены поколений, чем больше размер популяций и мобилизационный резерв изменчивости.

А: - Вывод не верен. Чем меньше размер популяции, тем больше скорость её адаптационной изменчивости. А “Мобилизационный резерв изменчивости” – не что иное, как производное “Адаптационной активности” (Ластухин, 1998).

4. В частности, если генетический подход к эволюции справедлив, то ее скорость у млекопитающих, обладающих сравнительно медленной сменой поколений и небольшими популяциями (в связи с относительно крупными размерами особи), должна быть минимальной, особенно у наиболее крупных из них, у одноклеточных - максимальной, а у беспозвоночных - в среднем промежуточной. В действительности же, как показывают многочисленные палеонтологические данные, эти соотношения имеют обратный характер (Расницын, 1987).

А: - Справедливо.

5. Не менее показательны и различия между обычными (измеряемыми миллионами лет, см. выше) и потенциальными темпами эволюции насекомых, когда на острове Гавайи возрастом 0,5 млн. лет. (Rotondo et al., 1981) в результате 17 вселений возникло 46 видов жука усача рода *Plagithmysus* (Gressitt, 1978), т.е. не менее одного акта видообразования происходило в среднем за 150-200 тыс. лет. Г.Х. Шапошников (1965, 1966, 1978) почти вывел новый вид тли всего за один сезон (см. ниже).

А: - Справедливо. Дарвиновы вьюрки дают тот же эффект, но “притянуты” они к действию отбора, а не номогенеза. Между тем, это чистый Номогенез! В этом и кроется заблуждение.

6. Здесь же можно заключить, что тот уровень, свести к которому эволюционный процесс и тем самым его объяснить пытается синтетическая теория эволюции, не отвечает возлагаемым на него надеждам и не дает ожидаемых объяснений - по крайней мере, в отношении парадокса эволюционных скоростей.

А: - Справедливо. “Парадокс эволюционных скоростей”- является таковым только для СТЭ, а для Ламаркизма – норма, и в Номогенезе одно из положений.

7. С точки зрения синтетической теории эволюции совершенно необъяснима дискретность видов у партеногенетических и бесполовых организмов, лишенных обмена генами, но она имеет место. Сравнение близких обоеполых и партеногенетических видов у коловраток (Майр, 1974) и жуков-долгоносиков (Иванова, 1978; В.В. Жерихин, личное сообщение), обоеполых и бесполовых видов у протистов (Ю. Полянский, 1957; Poljansky, 1977), низших водорослей (В. Полянский, 1956) и папоротников (Farrar, 1990) показало, что однополые и бесполовые виды столь же дискретны, как и обоеполые.

А: - Для Номогенеза это факт, одна из закономерностей эволюционной теории пола (Ластухин, 1998). Кроме того, мной показано, что у шашечниц, имеет место и горизонтальный перенос генов, объясняя “неочевидную дискретность видов”: “*M.(M.) deione* and *M.(M.) celadussa* has the same relations, as *M.(M.) athalia* to *M.(M.) reticulata*. Perhaps, *M.(M.) celadussa* appeared by horizontal transfer of dominant alleles “Shirt” from *M. athalia* to *M. deione*. Their area is evidence of that”. (Lastukhin, 2003). На этом примере показана неточность в МКЗН с использованием примера шашечниц *Mellicta* Billberg, 1820 (Melitaeinae, Nymphalidae) в обозначении такой категории, как интерклярные названия видовой группы (Международный, 1988).

8. Поэтому, несмотря на свою слабую наследуемость, именно aberrации служат материалом отбора: если aberrация оказалась полезной, отбор будет избирательно сохранять те эпигенотипы, которые более устойчиво ее воспроизводят.

А: - Чистый Дарвинизм: “Именно aberrации служат материалом отбора” – нет не так! Материалом для выбора пути развития служит “норма реакции признака”, через номогенетические преадаптационные процессы.

9. Поэтому эволюция, т.е. успешный выход за пределы нормального, стабилизированного эпигенотипа, происходит с трудом, нечасто и с мало предсказуемым результатом.

А: - Справедливо для современных крокодилов и прочих “старых” мезозойских групп организмов. Кайнозойские “новые” группы, наоборот, без труда и часто с предсказуемым результатом осуществляют “успешный выход за пределы нормального, стабилизированного эпигенотипа”. Например: Цветковые растения и Чешуекрылые. Однако, это различие не принципиально т.к. всё это всего лишь разные скорости одного процесса, который относителен во времени и пространстве.

10. Спектры нормальной изменчивости близких видов вполне могут перекрываться, создавая проблемы для систематиков, даже если сами эпигенотипы при этом различаются дискретно.

А: - Справедливо, и теория “Триад”, является одним из ключей для решения “проблемы для систематиков”, незаметные по традиционным критериям.

11. Утрата приспособления, потерявшего свое значение, естественно объяснить тем, что редукция или дезинтеграция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность.

А: - Никто никому ничего не позволяет. Это и есть суть преадаптаций.

12. Это, кстати, должно касаться не только морфологической редукции, но и фиксации модификаций: в этом случае мы имеем дело с процессом редукции морфогенетических механизмов (креодов и переключателей между ними), ответственных за выбор и осуществление альтернативных путей развития.

А: - Это уже Номогенез! Ключевые слова: “процесс” и “выбор”.

13. Все это позволяет сделать вывод, то переход группы в более мягкие условия обедненного биоценоза и незаполненной экологической ниши действительно провоцирует эволюцию, причем эволюцию существенно инадаптивную. В таком случае становление эвадаптивных групп, т.е. гармоничных, приспособленных к заполненным биоценозам и напряженным конкурентным отношениям, должно быть связано с последующим ужесточением условий и сопровождаться интенсивным вымиранием большинства вновь возникших групп, именно тех, которые оказались неспособными достаточно быстро превратиться из инадаптивных в эвадаптивные.

А: - Чисто умозрительное построение вывода. В природе этого нет! “Интенсивного вымирания большинства вновь возникших групп” можно добиться только в лабораторных условиях на культурных растениях, например, поместив их в естественные условия и оставив на несколько лет “на произвол судьбы”.

14. Похоже, что вопреки предыдущим рассуждениям ужесточения условий на популяционном уровне в природе вообще не бывает, и даже в приложении к видовому и надвидовому уровню о нем говорить трудно. Здесь ухудшение условий может означать лишь тривиальное (в эволюционном масштабе времени) вымирание видов, влияние которого на эволюцию будет ощущаться лишь как освобождение экологического пространства и, соответственно, смягчение условий.

А: - Действительно, похоже. Каждый “осваивает” (“падает”) в свою нишу.

15. Но природа не терпит пустоты, а экологическое пространство особенно, и выжившие виды мгновенно заполнят пустоту, интенсифицировав процесс размножения сохранившихся популяций, и тем самым сведут к нулю кратковременное смягчение условий.

А: - Далеко не так. Например, вымершая “Беренгийская” фауна “мгновенно не заполнят пустоту”- экологического пространства тех же лесотундр и северных степей. Природа “не терпит пустоты” в чашках Петри с питательным желе Кнудсона - спасу нет от грибков (попробуйте в домашних условиях вырастить орхидеи из

семян), и то только на некоторый период времени. Далее всё останавливается даже не используя весь запас.

16. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление, и тем не менее случаев порожденного им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции.

А: - Далеко не так. Например, см выше п. За.

Кроме того: Критически оценивается концепция "филогенетических презумпций", предложенная А.П. Расницыным, путем ее сопоставления с гипотетико-дедуктивной схемой реконструкции филогении в рамках эволюционной систематики. Посылки всех 12 презумпций, приведенных А.П. Расницыным, давно известны как критерии гомологии и полярности признаков или критерии родства между организмами. Многие из них представляют собой обобщения, основанные на многочисленных данных, и потому принимаются систематиками, но не как презумпции с императивом "истинно, пока не доказано противное", а в качестве более мягко сформулированных критериев или некоторых правил. Введение понятия "презумпция" из юриспруденции, где она имеет лишь моральное обоснование, в филогенетику не приносит ничего полезного в отношении методов реконструкции филогении и не дает ничего нового для понимания существа вопроса. Более того, оно вредно, так как по аналогии с обвиняемым и его защитой в суде снимает с исследователя обязанность доказывать или по крайней мере обосновывать принятие им тех или иных утверждений о родстве организмов, гомологии и полярности признаков.

Некоторые из презумпций А.П. Расницына соответствуют критериям, признанным несостоятельными по причине их неоперациональности (презумпция "из двух состояний признака то, что соответствует более эффективной адаптации, следует считать апоморфным") или недостаточного онтологического обоснования (презумпции "любое сходство следует считать унаследованным", "сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой" и "наибольшее доверие заслуживает та кладограмма, что постулирует наименьшее число гомоплазий" (Песенко, 2005).

Более не вижу смысла изучать попытки трактовки научных фактов в свою пользу. Споры, когда дело касается веры – бесполезны.

С: По поводу *Dysstroma spp.* как Вы должны были заметить, я прислал не все виды этого рода, а только те, что можно обнаружить у Вас. На востоке Палеарктики их гораздо больше.

А:- Сомнений в этом нет, это предсказывает и теория триад (табл. 1). Центры видообразования для всех наших (чувашской фауны и флоры) родов находятся далеко от наших мест. Однако таких центров не так уж и много. Для европейской части России, как и всей Палеарктики в целом влияние двух последних оледенений Рисского (200 тыс. л.н.) и Вюрмского (25 тыс. л.н.) было определяющим в формировании рефугиумов и связанного с этим центрами видообразования. В связи с ними существуют ранние и поздние реликты для наших очень древних равнин по меридиональному градиенту. Аналогичные западные и восточные – в полном комплекте образуют 6 (8) (табл. 1) основных видов или надвидов (а в **Китае** (ещё более ранние) и в **Японии** (эффект изоляции на островах) ещё другие виды добавляются) в зависимости от адаптационной активности популяций. О последнем термине у меня имеется упомянутая выше публикация.

С: Кстати, *D. truncata* (Hufnagel, 1767). Западныйный хвойно-широколиственный (аналогично *L. sinapis*) - лесной транспалеаркт.

А:- Сходится.

С: *D. infusata* (Tengstrom, 1869) - Таёжный хвойный (восточный поздний, аналогично *L. morsei*). - арктоальпийский вид. Широко распространен в горах Восточной Сибири, а в Европе и Западной Сибири обнаружен только в лесотундре и на севере северной подзоны тайги.

А:- Сходится.

С: *D. citrata* (Linne, 1758) - "Южный" подтаёжный (реликтовый доледниковый, аналогично *L. reali*). Вид, достаточно жестко привязанный к верховым болотам. По той причине, что кроме растений р. *Vaccinium* L. (голубика, черника, брусника), он развивается и на клюкве. Но поскольку верховые болота - интразональные биотопы, этот вид можно встретить где угодно, и в степи в рямах, и в высокогорьях.

А:- Сходится.

С: *D. latefasciata* (Staudinger, 1889) - Таёжный хвойно-широколиственный (восточный ранний реликт, аналогично *L. amurensis*) - борео-монтанный вид.

А:- Естественно, что не в равнинных степях ему жить из-за специфики его экологии.

С: Я специалист не только по пяденицам, но и достаточно хорошо разбираюсь в пилильщиках (*Hymenoptera, Symphyta*) – сидячебрюхих перепончатокрылых (11 семейств). Так вот, среди них есть виды, которые можно встретить практически во всех биотопах, начиная от северной тайги и кончая дерновинно-злаковой степью. Меняется только их численность в биотопах. Есть также виды (галловые пилильщики), которые жестко привязаны к одному кормовому растению. Есть виды (аргиды) у которых первое и второе поколение различаются морфологически настолько сильно, что до последнего времени их рассматривали как отдельные виды, пока досконально не изучили биологию.

А:- Классно! у бабочек такие случаи тоже бывают, а сезонный диморфизм сплошь и рядом. Это Номогенез в чистом виде. В этом случае и образуются будущие виды-подвиды, что согласуется с теорией триад и положено в её основу.

С: Имея такое широкое поле для работы, я прихожу к выводу, что всякие теоретические построения хороши только для определенных групп насекомых со сходной биологией развития. Если виды по ряду параметров кардинально различаются, то данная схема им может просто не подходить и для них надо строить свою. В этом и есть сложность теоретической биологии.

А:- Согласен, что немцу смерть, то русскому в кайф... Это про коня и трепетную лань в одной упряжке. Однако, **механизм их движения один**, несмотря на разные аллюры: *галоп, рысь, кобыла, два креста*, а иногда и *инокходь*. Принципиальных различий нет. Они возникнут если лань, к примеру, овладеет принципиально новым способом передвижения – телепортацией например.

С: Мы пытаемся все многообразие жизни загнать в "прокрустово ложе" своих теорий, и забываем, что пытаемся вычлнить только малую часть (!) обнаруженных закономерностей.

А:- Согласен! До определённого момента, пока не наберётся критическая масса фактов; вспомним добром Н.И. Вавилова и Д.И. Менделеева, они то хорошо загнали в "прокрустово ложе" своих теорий, даже то, чего и сами не видали. Предсказали "все многообразие" с помощью "вычленения только малой части обнаруженных закономерностей". Как заметил А.С. Пушкин - гении дружны с парадоксами.

В нашем случае "...задачей неклассической систематики следует считать разработку некоторого спектра взаимодополнительных классификаций, в совокупности описывающих многоаспектное таксономическое разнообразие. **Их взаимная интерпретация и поиск корректных способов объединения в общую картину таксономического разнообразия являются ключевыми проблемами развития неклассической систематики**" (Павлинов, 2006).

С: По этой причине каждая теория и проходит свою эволюцию - 1- этого не может быть. 2- в этом что-то есть. 3- это знает всякий. 4- это полная ерунда!

А: - Согласен три раза! (вспомним Коперника, Эйнштейна и Лобачевского). Всё развивается по спирали, но на новом уровне познания. Однако, без этого нет движения вперёд. Единство и борьба противоположностей, отрицание отрицания - фундамент на котором пока вся наука и держится.

С: Может потому, что я не только систематик, но и активно занимаюсь бионимией, я не являюсь не сторонником всяких теорий.

А: - Я тоже таковым был лет эдак - 33 (до 47). Восточная мудрость гласит: "30 лет учись, 30 лет путешествуй и 30 лет учи!" Первых два этапа, мне посчастливилось совместить: от Заполярья до Каракумов и от Северной Каролины до Японского моря.

С: Я смотрю на них только с позиций удобства для работы.

А: - Прикладное значение теорий - прекрасный инструмент познания. Например, теория триад помогла мне открыть новый подвид птиц в Е.ч. России (Некоторые орнитологи говорят, что это даже хороший вид!), что является очень редким случаем для современной ситуации изученности этого вопроса (Ластухин, 2006).

С: По этой причине, если какая-то часть ваших разработок меня устраивает, я возьму их на вооружение, а все остальное выкину как ненужную шелуху. Не обижайтесь, в этом удел всех теорий.

А: - Дорогой Сергей! Совершенно правильная позиция! Я не поп, а Вы не паства. Каждый должен держаться своих взглядов, а не плыть по течению. Хорошо только тем, у кого течения совпадают с направлением искомого движения...

Теория триад позволяет уже сейчас оценивать неочевидные (дискуссионные) вопросы систематики. Например, Б.В. Страдомский и О.А. Полумордвинов (2007) на основании исследования гениталий выявили отличия *Polyommatus boisduvalii* (H-S, 1844), *P. erotides erotides* (St., 1892) и *P. erotides krulikowskyi* (Gorb., 2001). При этом осторожно высказываются в пользу видовой самостоятельности двух последних таксонов. Между тем, по теории триад, как раз, так и должно быть! *Polyommatus boisduvalii* (H-S, 1844) – западный, *P. erotides* (St., 1892) – восточный, а *P. krulikowskyi* (Gorb., 2001) *status nova* - южный. Вот так все на своём месте. Это очевидно и по их работе. Кроме того, из этой группы по теории триад есть ещё виды согласно (табл. 1). Горбунов П.Ю. в только 2001 году описал недостающее звено (из осторожности (?) таксономическим рангом ниже), т.к. это **виды-близнецы** (см. ниже) и выявляются легче только при **триадном анализе** (новый термин).

Такая же ситуация и с *Polyommatus amanda* Schn. (Цв. Табл. 3) все три ряда бабочек по теории триад самостоятельные виды, которые найдены в Чувашии. Предварительно, без изучения типового материала, можно предполагать, что: верхний ряд- восточные *Polyommatus amandina* Krul., 1908 (самец сверху серосиний с черными дискальными штрихами и широкой тёмной краевой каймой, основание з.к. снизу синее) (Цв. Табл. 3, 1-4), средний ряд - западные *Polyommatus amanda* Schn., 1792 (самец сверху шелковисто-голубой с узкой тёмной краевой каймой, основание з.к. снизу голубое) (Цв. Табл. 3, 5-8), а нижний - южные *Polyommatus lydia* Krul. 1892 (самец сверху розовато-голубой с перламутровым оттенком тёмной средней ширины краевой каймой, основание з.к. снизу фиолетовое) (Цв. Табл. 3, 9-12).

Приведу ещё пример на зорьках (Цв. Табл. 4): *Anthocharis progressa* Sovinsky, 1905 – таёжные (Цв. Табл. 4, 1-4); *Anthocharis cardamines* Linnaeus, 1758 – дубравные (Цв. Табл. 4, 5-8); *Anthocharis sp.* (Цв. Табл. 4, 9-12) – степные. Два первых вида в Чувашии уже найдены, а третий, возможно, будет найден, где то в

южном Поволжье. До нас он не дошёл (из-за низкой миграционной способности и особенности фенологии (одна весенняя генерация)) в отличие от желтушек (*Colias* spp.).

Анализ генетальных структур в детерминации в этих родах мало эффективен из-за слабой полиморфности среди видов-тройников. На то они и тройники (вероятно, правильнее ввести новый термин **виды-близнецы**, чтобы отделить от двойников).

В п. 9 (выше) уже об этом сказано: Кайнозойские “новые” группы, наоборот, без труда и часто с предсказуемым результатом осуществляют “успешный выход за пределы нормального, стабилизированного эпигенотипа”. Вот и примеры такого выхода (Цв. Табл. 1-4).

Mail- 10.

А: На днях заходил редактор нашего эковестника и принес приятные отзывы на мою монографию от Василия Аникина и Сергея Сачкова. Я ему показал нашу с Вами дискуссию по теории триад. Ему она показалась интересной, и он попросил вашего согласия на её публикацию. Я сам не возражаю, т.к. ответы на ваши интересные вопросы и толковые замечания позволили мне более полно осветить некоторые аспекты. Поскольку эковестник печатает и редко встречающиеся научные дебаты, то наша дискуссия в этот раздел подойдёт.

Mail- 11.

С: Я абсолютно не против опубликования нашей дискуссии. Это я считаю даже полезно, тем более, что некоторые из ваших положений по теории триад мы с коллегами (виды - "двойники-тройники" на примере клинальной изменчивости) собираемся проверить на практике. В качестве примера - ***Kemptognophos ambiguata-sheljuzhkoi-ophthalmicata-sp., Xanthorhoe padicearia-asiatica-insperata-okhotinaria*** или ***Vaptria tibiale-eversmanniaria-hiroobi***. Тут бы мог пригодиться и ваш материал.

С уважением, Сергей.

Литература:

Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Теории эволюции. Петербург, Academia, 1926. - С. 93 – 119.

(Вийдалепп) Viidalepp, 1996 + дополнения Viidalepp J. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former U.S.S.R. - Apollo Books, Stenstrup., 1996.- 111 p.

(Вилсон) Wilson, R.W. Rodent origin // Papers on fossil rodents (ed. Black C.C., Dawson M.R.). Sci. Ser. Los Angeles Mus. 1989. Vol. 33. P. 3-6.

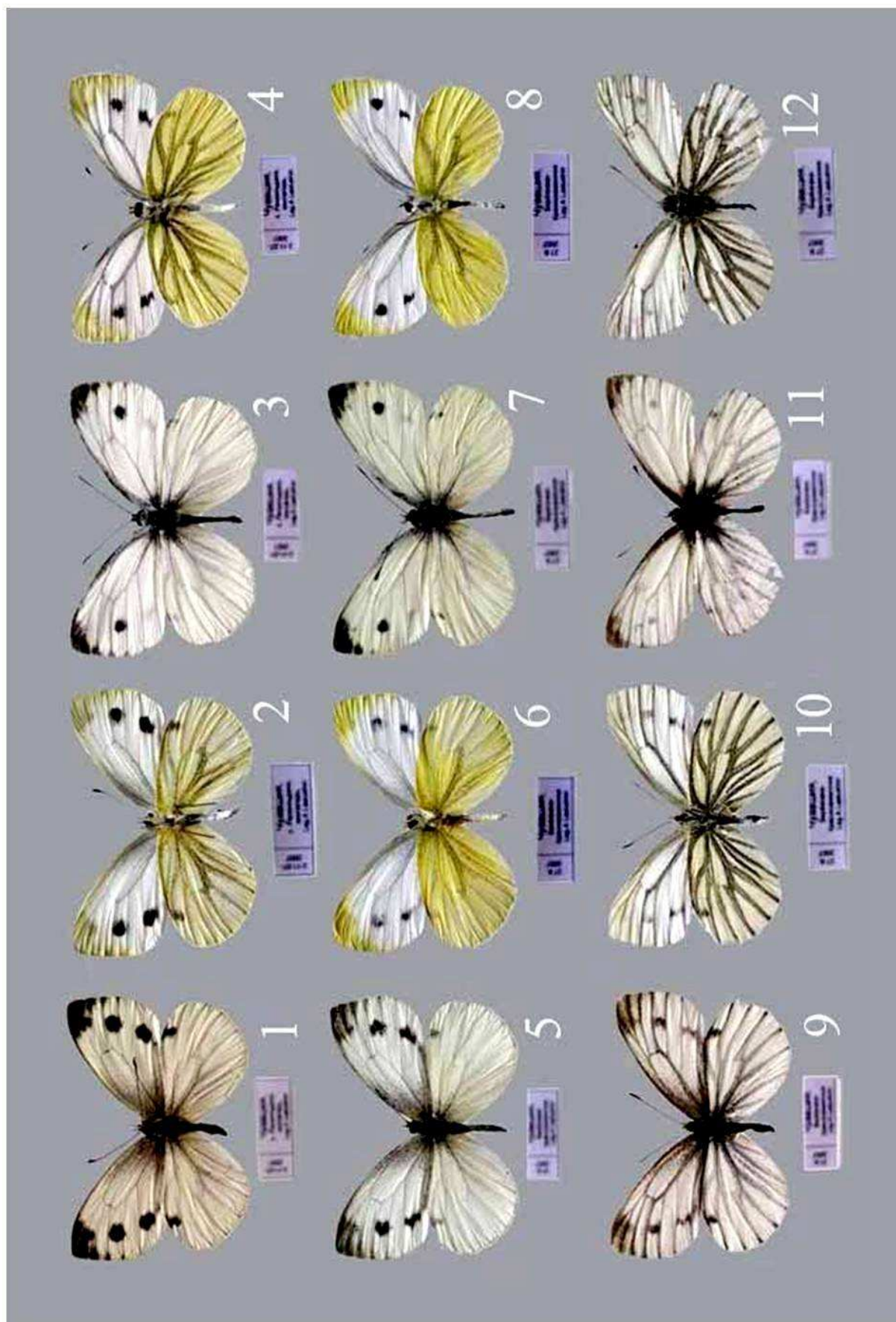
(Грессит) Gressit J. L. Evolution of endemic Hawaiian cerambycid beetles // Pacif: Insects. 1978. Vol. 18. P. 137-167.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора.— Л.: Наука, 1991. 539 с. (THE ORIGIN OF SPECIES BY MEANS OF NATURAL SELECTION OR THE PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE. Sixth edition, with additions and corrections LONDON: JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET 1872).

(Китчинг, Кадиу) KITCHING, I.J. & CADIOU, J.-M. (2000). Hawkmoths of the world; an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae), x + 227pp., 8 pls. Ithaca & London, USA & UK: Cornell University Press.

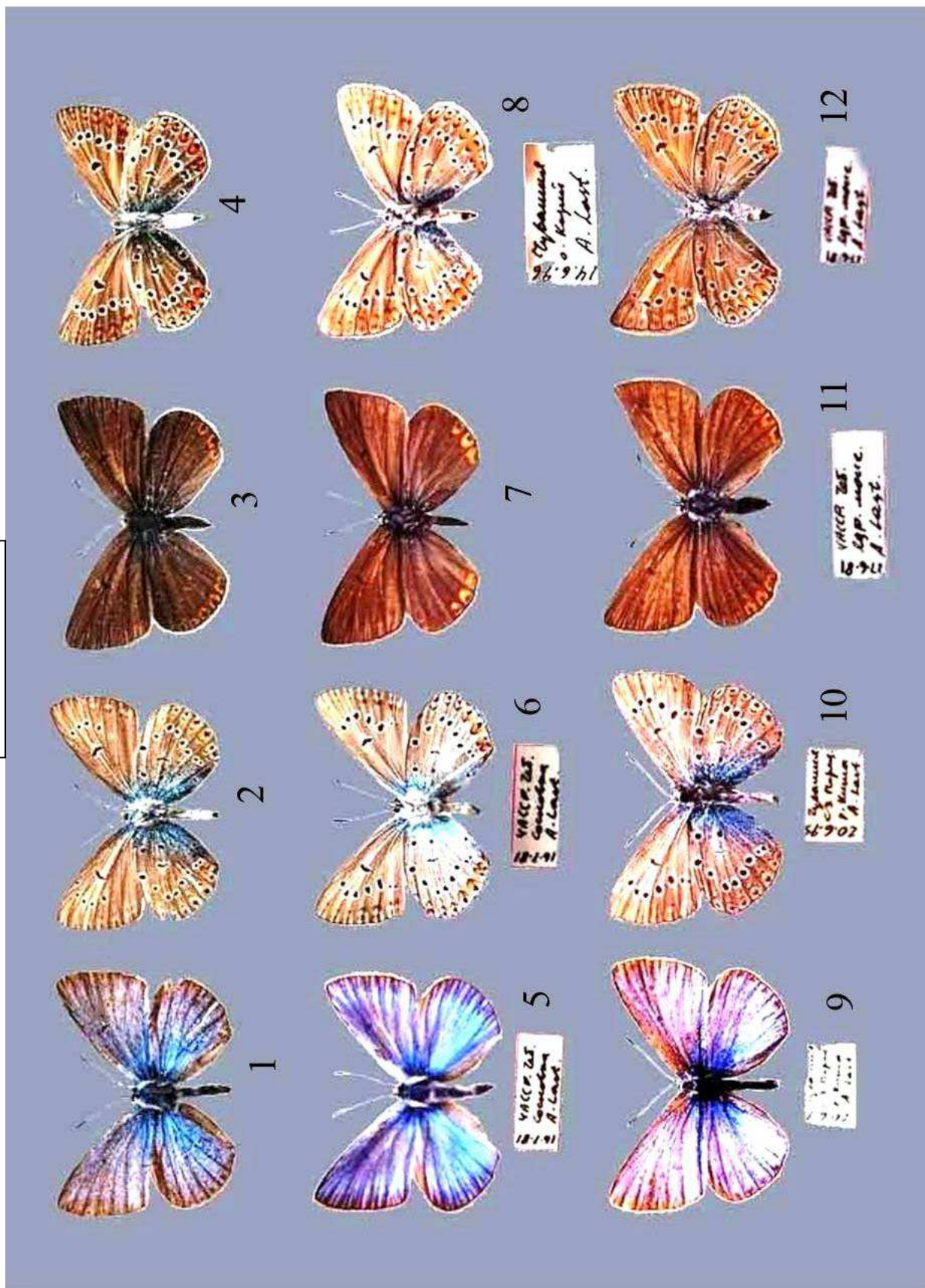
Иванова Л. С. Сравнительное изучение партеногенетических долгоносиков

Цв. Табл. № 1



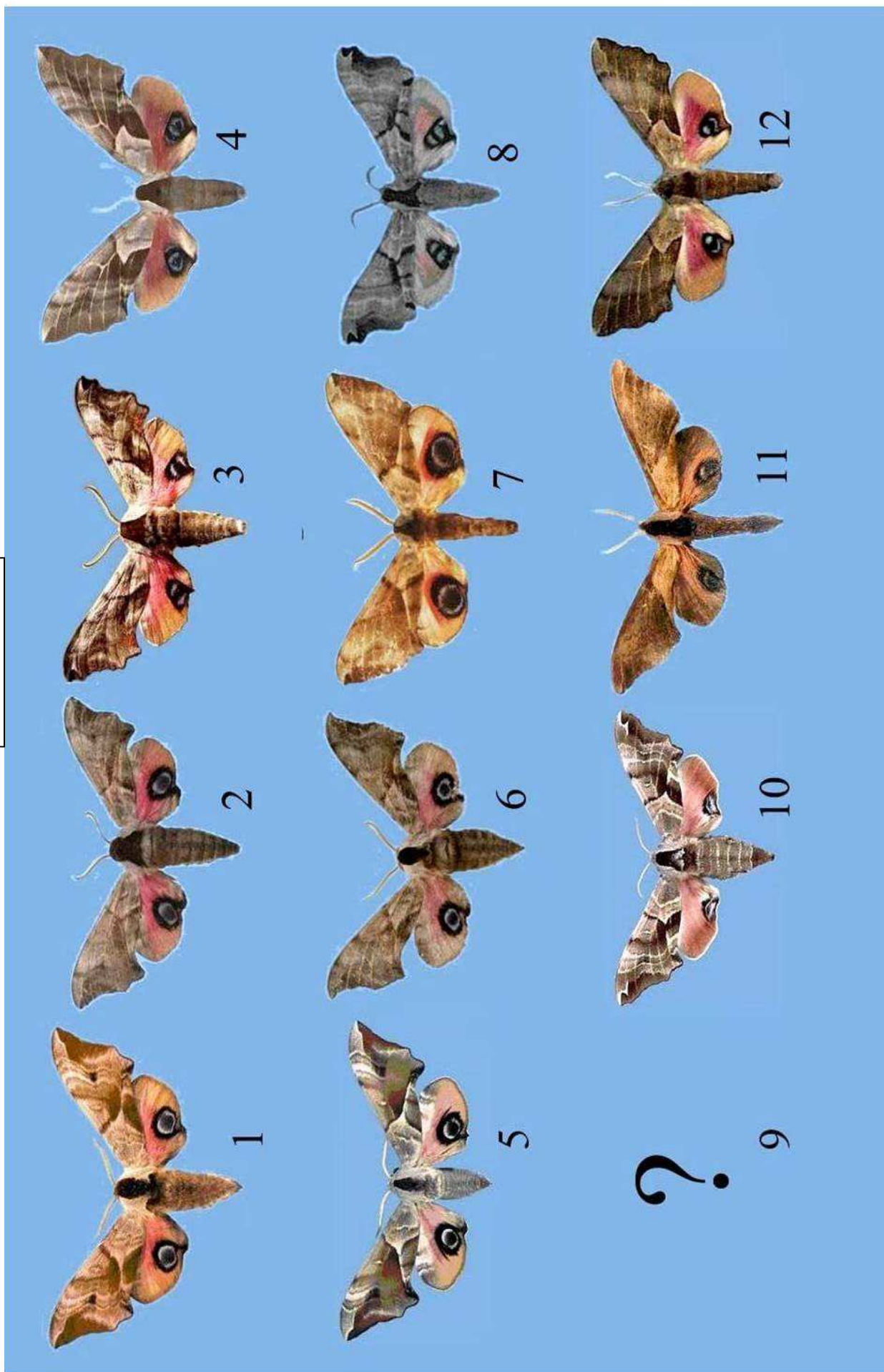
пример с самками и самцами *Artogeia* spp.: 1-4 – *A. napi*; 5-8 – *A. pseudogarae*; 9-12 – *A. bryoniae*

Цв Табл. № 2



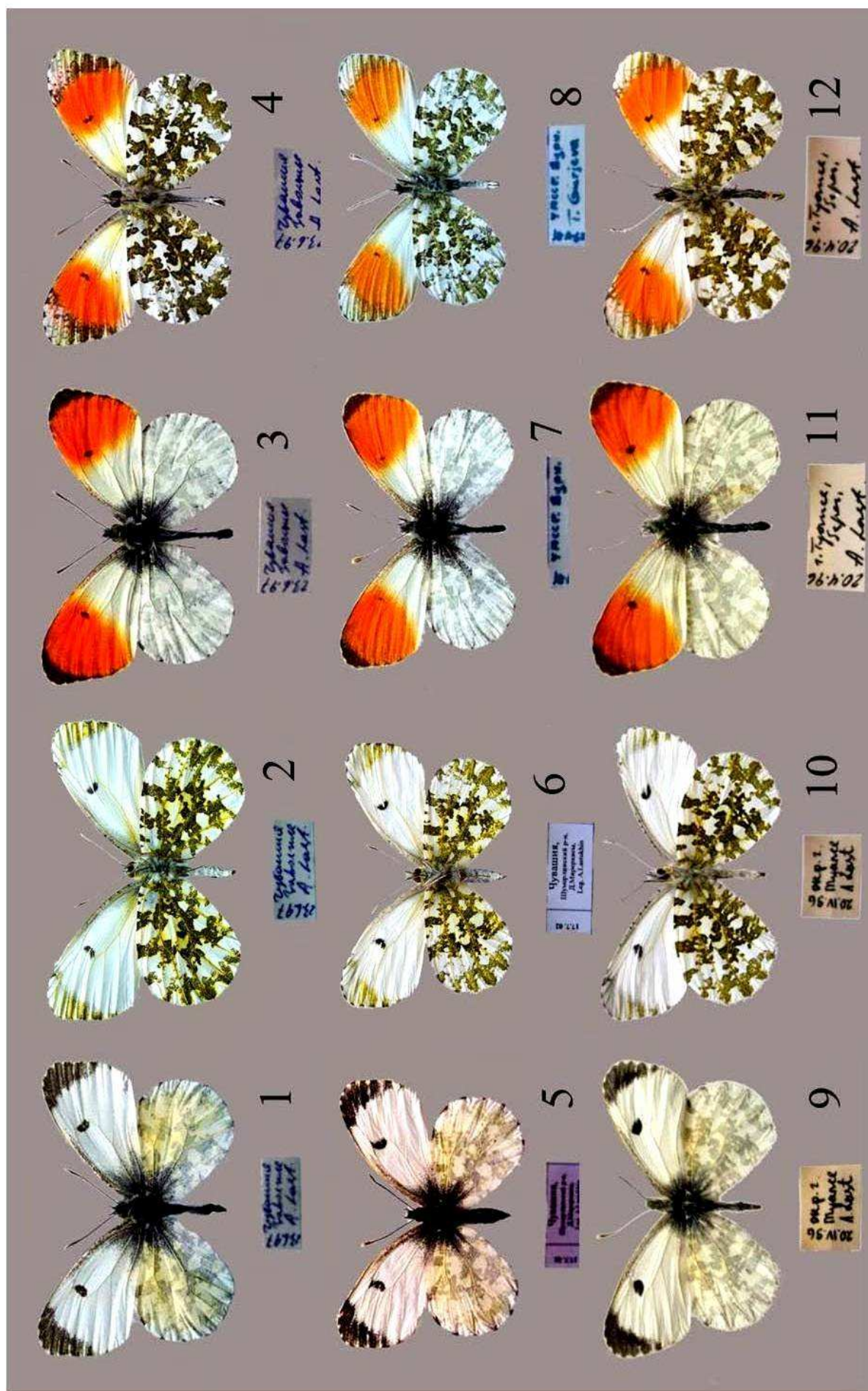
верхний ряд- восточные *Polyommatus amandina* Krul., 1908 (самец сверху серо-синий с черными дискальными штрихами и широкой тёмной краевой каймой, основание з.к. снизу синее) (1-4), средний ряд - западные *Polyommatus amanda* Schn., 1792 (самец сверху шелковисто-голубой с узкой тёмной краевой каймой, основание з.к. снизу голубое) (5-8), а нижний - южные *Polyommatus lycia* Krul. 1892 (самец сверху розовато-голубой с перламутровым оттенком тёмной средней ширины краевой каймой, основание з.к. снизу фиолетовое) (9-12).

Цв Табл. № 3



S. o. ocellata Linnaeus, 1758 рис 1. * *S. (ocellata) sp.* рис 2. *S. caecus* Ménétriés, 1857. рис 3. *S. cerisyi* Wm. Kirby, 1837. рис 4. *S. atlanticus* Austaut, 1890. рис 5. *S. cinerascens* Stauding., 1879. рис 6. *S. planus* Walker, 1856. рис 7. *S. jamaicensis* (Drury, 1773). рис 8. ** Исчез (Потоп+Сахара) рис 9. *S. kindermanni* Lederer, 1853. рис 10. *S. szechuanus* Clark, 1938. рис 11. *S. saliceti* Boisduval, 1875. рис 12.

Цв. Табл. № 4



пример с самками и самцами: *Anthocharis progressa* Sovinsky, 1905 – таёжные (1-4); *Anthocharis cardamines* Linnaeus, 1758 – дубравные (5-8); *Anthocharis sp.* (9-12) – степные.

(Coleoptera, Curculionidae) Сибири: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1978. 18 с.

Ключко З.Ф. Совки Украины. Київ: Видавництво Раєвського, 2006.- 248 с., 53 ил., 570 карт, 24 кольор. Табл.

Коршунов Ю.П. Каталог булавоусых чешуекрылых фауны СССР// Энтомолог. обозрение, 51(1): 136-154; 52(2): 352-368.

Ластухин А.А. Что придётся ликвидировать ещё не одному поколению орнитологов // Экологический вестник Чувашской Республики. – Чебоксары, 2006а. - Вып. 55. - С. 21-48.

Ластухин А.А. Адаптационная активность - важный показатель состояния популяций // Энтомологические исследования в Чувашии. Матер. 1-ой Респ. энтомологической конф. - Чебоксары: Клио, 1998. - С. 68-71.

Ластухин А.А. Краткие заметки по становлению степного рода *Pontia abricius*, 1807 и пространственной дифференциации структуры популяции рапсовой белянки (*Pontia edusa* (Fabricius, 1777); Lepidoptera: Pieridae). Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении исчезающих степей Евразии // Научные труды государственного природного заповедника "Присурский". Чебоксары - Москва, 2002. Т. 9.- С.119 – 135.

Ластухин А.А. Бабочки рода *Thera* Stephens, 1831 (Lepidoptera: Geometridae) в Чувашской Республике и Поволжье с описанием нового подвида *Thera britannica oligeri* ssp.n. // Экологический вестник, 2002: № 31. – С. 3 - 11.

(Ластухин А.А.) Lastukhin A.A. Taxonomic notes of the genus *Mellicta* Billberg, 1820 (Melitaeinae, Nymphalidae) // Научные труды государственного природного заповедника "Присурский", Чебоксары - Москва, 2003. Т.11, С. 100 - 115.

Ластухин А.А. Новый подвид дрозда-рябинника из Восточной Европы {A New subspecies of the Fieldfare (*Turdus pilaris glacioborealis* ssp n.)} from east Europe // Экологический вестник Чувашской Республики. Вып. 52, 2005.- С.-75-78, 4 цветных табл.

Ластухин А.А. Редкие бабочки Чувашской Республики // Экологический вестник Чувашской Республики. Вып. 59, 2007.- 92 С. Илл.

Любищев А.А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. р.-и. ин-та при Пермс. ун-те. 1923. Т. 2. Вып. 3. С. 99-110.

Любищев А.А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды всесоюзной конференции. Свердловск, 1966. С. 45-57

Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. - 280 с.

(Майр) Mayr E., Systematics and the Origin of Species // Columbia Univ. Press., New York, 1942.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Международный Кодекс зоологической номенклатуры.- Л.:Наука,1988.-205с. (статья 6В, примеры *Mellicta*.)

Павлинов И. Я. Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? Журнал общей биологии Том 67, 2006. № 2, март-апрель, Стр. 83–106.

Песенко Ю. А. "Филогенетические презумпции" - могут ли понятия юриспруденции помочь сравнительной биологии? Том 66, 2005. № 2, Март-Апрель, Стр. 146–163).

(Пиней) Pinhey, E.C.G. Hawk Moths of Central and Southern Africa. Longmans, Cape Town. 1962.

(Питтавэй, Китчинг) Pittaway A.R. & Kitching I.J. Sphingidae of the Eastern Palaearctic (including Siberia, the Russian Far East, Mongolia, China, Taiwan, the Korean Peninsula and Japan.) (in association with Felix Lin).

(Питтавэй) PITTAWAY, A.R. (1993). The hawkmoths of the western Palaearctic, 240pp., 13 pls. London & Colchester, UK: Harley Books.

(Питтавэй) PITTAWAY, A.R. (1995). Sphingidae of the western Palaearctic: their ecology and biogeography. PhD Thesis, Imperial College, University of London, UK.

Полянский В. И. О виде низших водорослей // Комаровские чтения. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 73 с.

Полянский Ю. И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших // Вестн. ЛГУ. 1957. № 21. С. 45-64.

Poljansky G. I. Some aspects of the species in asexually reproducing Protozoa // Protozoology. 1977. Vol. 3. P. 17-23.

Расницын А.П. Принципы филогенетики, систематики и номенклатуры ПРОЦЕСС ЭВОЛЮЦИИ И МЕТОДОЛОГИЯ СИСТЕМАТИКИ.(PDF-fails).

(Расницын) Rasnitsyn A.P. The importance of [not] being a cladist // Sphecos. 1987. Vol. 14. P. 23-25.

(Ротондо и др.) Rotondo G.M., Springer V.G., Scott G.A.J., Schlanger S.O. Plate movement and island integration - a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands // Syst. Zool. 1981. Vol. 30. P. 12-21.

(Скотт) Scott J.A. The butterflies of North America. Stanford, California: Stanford Univ. press, 2000. - 583 p.

Страдомский Б.В. и Полумордвинов О.А. Сравнительный анализ гениталий *Polyommatus boisduvalii* (H-S, 1844), *P. erotides erotides* (St., 1892) и *P. erotides krulikowskyi* (Gorb., 2001). (Lepidoptera, Lycaenidae) // Кавказский энтомол. бюлл., 2007.- 3(1): 71-74.

(Савела) Savela Markku. All database Life forms list (Scientific names) 2006 // <http://www.funet.fi>

(Тузов) Tuzov V.K. The synonymic list of Butterflies from the ex USSR. М.: Rosagroservis. 1993. - 74 p.

(Фаррер) Farrer D.R. Species and evolution in asexually reproducing independent fern gametophytes // Syst. Bot. 1990. Vol. 15. P. 98-111.

Чайковский Ю.В. Эволюция. Вып. 22. "Ценологические исследования". - М.: Центр системных исследований - ИИЕТ РАН, 2003. 472 с.

Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтномол. обозр. 1965. Т. 44, ¹ 1. С. 3-25.

Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтномол. обозр. 1966. Т. 45. N 1. С. 3-35.

Шапошников Г.Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. N 1. С. 15-33.