

О роли растений и пресных вод в происхождении насекомых

Д.Е. Щербаков

Палеонтологический институт РАН, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123
dshh@narod.ru

Памяти Сергея Викторовича Мейена
посвящается

Насекомые – прямые потомки высших ракообразных, а именно синкарид. Первые насекомые, прыгающие щетинохвостки (археогнаты), обитали на морских побережьях, где питались наземными водорослями и лишайниками. Другие первичнобескрылые гексаподы и многоножки возникли от археогнат при переходе к жизни в береговых выбросах и затем в почве, причем многоножки в связи с этим утратили подразделение туловища на грудь и брюшко. С появлением сосудистых растений монуры (вымершая группа археогнат) заселили устья и берега рек и стали откладывать яйца, а затем и питаться на гелофитах. По мере развития растительного покрова пресные воды становились менее мутными, что позволило проптериготам (предкам крылатых насекомых), возникшим от монур, питаться и на подводных частях гелофитов. Пластинчатые трахейные жабры проптеригот были также пригодны для воздушного дыхания. Глиссирование по воде с помощью взмахов этих предкрыльев дало начало полету. Крылатые стадии возникли у первых птеригот, похожих на подёнок, для расселения в еще свободной от хищников воздушной среде. Высшие растения, насекомые и тетраподы появились в результате выхода предков каждой из этих групп на сушу. Однако освоение суши тетраподами, птериготами и высшими растениями начиналось через континентальные водоемы и на первых порах было к ним приурочено, так что многие ключевые инновации (ноги и легкие тетрапод, крылья насекомых, крепкие стебли, мегаспоры и семена сосудистых растений) возникали еще у водных и амфибиотических форм.

Происхождение насекомых

Как показывает палеонтологическая летопись, любой высший таксон возникает от материнского (парафилетического, но тем не менее естественного) таксона сопоставимого ранга. Согласно концепции, развиваемой автором [Щербаков, 1996, 2018, 2023; Shcherbakov, 1999, 2017, 2025], насекомые произошли непосредственно от высших раков (Malacostraca). Глубокое всестороннее сходство двух этих групп, ведущих совершенно различный образ жизни, не может быть объяснено конвергенцией и свидетельствует об их близком родстве [Crampton, 1922; Evans, 1959; Sharov, 1966]. Самые примитивные насекомые – первичнобескрылые прыгающие щетинохвостки отряда Archaeognatha, куда относятся и современные Machilidae – произошли от одной из групп высших раков – отряда Anaspidacea (надотряд Syncarida), к которому принадлежат и дожившие до наших дней на Тасмании «горные креветки» *Anaspides*. Анаспидесы обитают в ручьях и горных озерах, собирают пищу как со дна, так и с поверхности воды, плавая под ней спиной вниз, а в прохладную сырую погоду могут выходить на

сушу и переселяться из одного водоема в другой [Swain, Reid, 1983]. Палеозойские Anaspidacea – Palaeocaridinea – известны с карбона (возможно, с девона) и жили в солоноватой или пресной воде лагун, дельт и болот [Briggs, Clarkson, 1989]. Хвостовой веер у некоторых из них состоял из пяти пальцевидных долей [Schram, 1984], что свидетельствует в пользу обитания в береговой зоне или на суше.

При возникновении насекомых исходный рачий план строения трансформировался путем гетерохроний и гетеротопий. Все основные отличия насекомых от раков так или иначе связаны с выходом на сушу (см. рис. 1 на вклейке). Среди них такие черты насекомых, как сидячие глаза и одноветвистые первые антенны и уроподы (церки), возникшие путем неотении (сохранения во взрослом состоянии эмбриональных признаков синкаридных предков). Утратой плавающей личинки (науплиуса) может быть обусловлена редукция ее плавательных конечностей: вторых антенн и эндоподитов (щупиков) мандибул (отсутствие вторых антенн отражено в названии «неполноусые», *Atelocerata*).

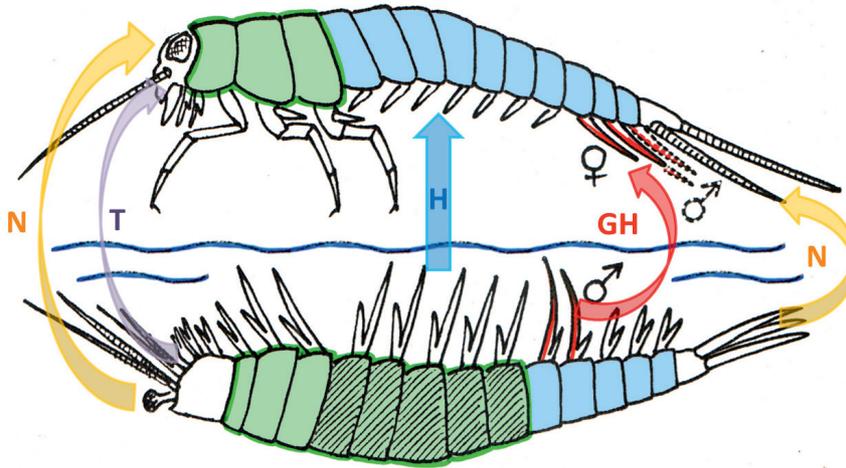


Рис. 1. Преобразование плана строения палеокарид в таковой археогнат (из [Shcherbakov, 2025] с изменениями). N (неотения – сохранение эмбриональных признаков у взрослого): сидячие глаза, одноветвистые 1-е антенны и уроподы = церки; T (изменения в связи с утратой науплиуса): редукция его плавательных конечностей – 2-х антенн и мандибулярных эндоподитов = щупиков; H (гетеротопии): (1) преобразование пяти задних грудных сегментов в брюшные, (2) сдвиг гонопод самца и гонопоров обоих полов из задней части рачьей груди к концу брюшка; GH (гамогетеротопия): гоноподы появились и у самки, образовав яйцеклад

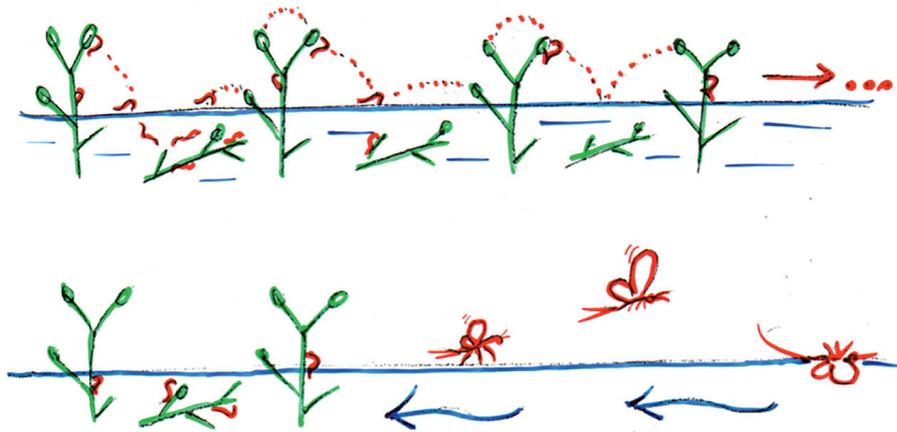


Рис. 2. Жизненные циклы гипотетических проптеригот (сверху) и первых птеригот (внизу)

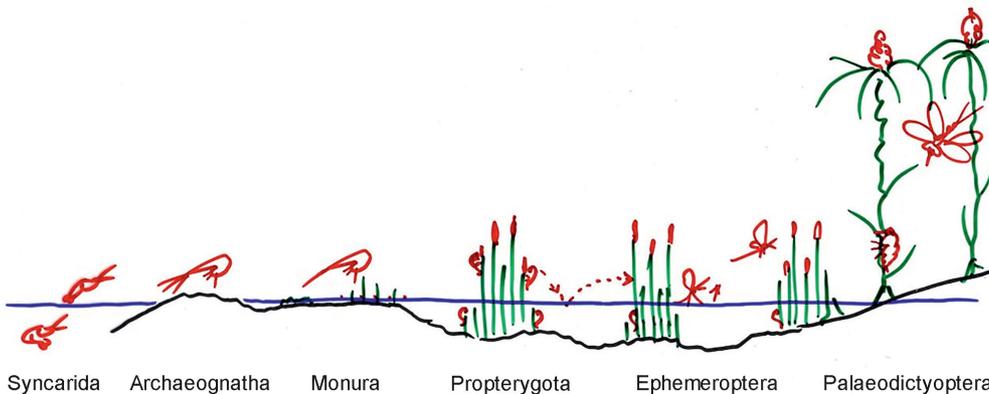


Рис. 3. Предлагаемый эволюционный сценарий происхождения насекомых и птеригот

Археогнаты сохранили свойственный высшим ракам способ экстренной локомоции – гребок хвостовым веером (каридоидная реакция бегства), но он у них превратился в прыжок путем удара брюшком о субстрат. Прыжок в воздушной среде потребовал увеличения объема брюшных мышц для преодоления силы тяжести, поэтому пять грудных сегментов с редукцией их конечностей трансформировались в брюшные (гетеротопия), так что число сегментов брюшка у насекомых удвоилось. Три грудных сегмента насекомых соответствуют ногочелюстным сегментам рачьих предков. Фактор гравитации и обитание на гелофитах сыграли важную роль в формировании плана строения насекомых [Мамаев, 1975].

У анаспидацей конечности первого и второго брюшных сегментов самца видоизменены в гоноподы и образуют петазму – копулятивный орган для передачи сперматофора самке. У насекомых половые отверстия и гоноподы переместились к вершине брюшка, причем две пары гонопод появились и у самки, образовав новый орган (яйцеклад) для откладки яиц в места, защищенные от высыхания и хищников. Таким образом, яйцеклад можно считать петазмой, «пересаженной» от самца к самке. С.В. Мейен [1986, 1988] рассматривал перенос признаков с одного пола на другой как особый модус морфологической эволюции и назвал его гамогетеротопией.

Предполагают, что ракообразные предки археогнат вышли на сушу в прибойной зоне морского побережья, прыгая от волн подобно морским блохам *Talitridae* (*Amphipoda*) [Чернышев, 1997]. В случае опасности археогнаты прыгают в любом направлении, наугад [Evans, 1975]. Случайная последовательность мощных прыжков лучше подходит для бегства от хищников, чем от волн. Такими прыжками палеозойские археогнаты могли спастись от паукообразных хищников [Kukalová-Peck, 1987].

Многие современные махилиды приспособлены к обитанию на морских побережьях, но при этом избегают соленой воды или пищи (хотя их и называют галофилами). От моря они, как и их пищевые объекты – растущие на скалах одноклеточные водоросли и лишайники – получают пресную воду в виде росы и тумана. Такое большое количество видов археогнат, приуроченных к берегам морей, не имеет аналогов в других отрядах насекомых [Sturm, Machida, 2001]. Живущие у моря махилиды способны плавать и прыгать по поверхности воды [Willem, 1924] (современные археогнаты покрыты почти не смачиваемыми чешуй-

ками). Иногда махилиды встречаются в пещерах (один вид описан из пещер [Molero et al., 2018]), и есть наблюдения, что махилиды, как и многоножки и наземные изоподы, заходят в лужи на дне пещер [Pavan, 1940]. Различные виды археогнат живут в самых разнообразных ландшафтах, от скал в Альпах и Гималаях на высоте свыше 5000 м до тропических лесов Амазонии, затапливаемых на полгода (последний вид переживает затопление в стадии яйца [Sturm, Bowser, 2004]). При этом даже в лесу многие махилиды селятся поблизости от камней. Камни и другие твердые субстраты с естественными полостями используются ими для яйцекладки, а также при спаривании, требующем точной координации движений партнеров. У современных археогнат яйцеклад тонкий и гибкий, и они откладывают яйца в естественные полости (например, трещины камней), среди мха или в почву. С помощью втяжных пузырьков на нижней стороне брюшка археогнаты могут поглощать пресную воду с субстрата (например, конденсат), при этом они способны долго без нее обходиться, так что обитают и в пустынях. Они распространяются через океан (возможно, в виде яиц на плавающих предметах) и заселяют вулканические острова после извержений (например, Крака-тау).

Обследуя поверхность на своем пути, археогнаты находят пригодные для питания объекты (т.н. избирательная всеядность [Hutchinson, 1981]). В пищу им годятся наземные зеленые водоросли, бактерии, грибки, лишайники, рассеянные споры и пыльца, опавшие части растений и всевозможный органический детрит [Benedetti, 1973; Sturm, Machida, 2001]. Они соскребают частицы пищи с поверхности субстрата с помощью мандибул и всасывают их в ротовой конус. Ротовой аппарат археогнат представляет собой исходное состояние и для грызущих (эктогнатных), и для сосущих, в том числе энтогнатных, ротовых аппаратов [Bitsch, 1994]. Поэтому не удивительно, что и среди первичнобескрылых (*Apterygota*), и среди древнейших крылатых насекомых (*Pterygota*) велико разнообразие ротовых частей, вплоть до хоботков, содержащих колющие стилеты.

Махилиды, живущие на голых скалах (в том числе у моря), способны существовать в широком диапазоне температур и влажности и питаться исключительно наземными водорослями или лишайниками, при этом они не зависят от высших растений в отношении местообитания или субстрата для откладки яиц. Именно такими и

должны были быть древнейшие насекомые – раннепалеозойские первопоселенцы суши.

В середине палеозоя на суше еще не было сплошного растительного покрова, замедляющего эрозию, и континентальные водоемы, не имевшие постоянных водотоков и стабильных береговых линий, располагались в основном на при-

морских равнинах и быстро заполнялись осадками (равнинный пролювий) [Твердохлебов, 2003; Пономаренко, 2012]. Блуждающие реки собирали биогены и органику с больших площадей, концентрируя их вдоль русел и в дельтах. Долины рек и стали теми коридорами, по которым растения и животные проникали вглубь суши.

Монуры – вымершая группа археогнат

Археогнаты в палеозое представлены однохвостками (*Monura*) [Шаров, 1957; Sharov, 1966], известными с карбона до триаса. Фрагментарные находки в раннем и среднем девоне [Shear et al., 1984; Labandeira et al., 1988] могут принадлежать монурам или еще не описанной вымершей группе археогнат. Монуры жили на приливных отмелях, которые периодически затапливались водой и притоками осадка, в наиболее удаленных от моря пресноводных частях эстуариев и оставили на поверхности ила многочисленные ископаемые следы ходьбы, прыжков и питания бактериальным матом [Mángano et al., 2001; Minter, Braddy, 2006]. Они могли также обитать на торчащих из воды растениях-гелофитах и плавающих матах [Kukalová-Peck, 1987].

Яйцеклад у монур, в отличие от современных археогнат, был коротким, массивным, уплощенным с боков, вероятно, режущим и способным пропиливать ткани растений, подобно яйцекладу крылатых насекомых, что говорит о близости монур к предкам птеригот. Стебли и особенно спорангии высших растений были самым подходящим местом для откладки яиц насекомыми в нестабильных пролювиальных обстановках [Omodeo et al., 1980]. Тесная связь с сосудистыми растениями, прежде всего с их генеративными органами, сформировалась у насекомых еще до приобретения полета.

Монуры имели только одну хвостовую нить, подобно ювенильным особям современных археогнат (во взрослом состоянии у последних три хвостовых нити). По ряду признаков монуры примитивнее современных археогнат: тело покрыто волосками (а не чешуйками), грудные сегменты короче и ниже (в профиль) чем брюшные, глаза не соприкасаются на темени, антенны и ноги заметно короче, а лапки снабжены единственным коготком. Короткий массивный яйцеклад монур больше похож на 1–2-члениковые гоноподы

анаспидацей, чем яйцеклад современных археогнат, но это сходство скорее всего вторично. Вероятно, при переходе от синкарид к насекомым тельсон, уropоды и гоноподы стали тонкими и кольчатыми, уподобившись антеннам.

Аналогами монур, как это ни удивительно, являются ныне живущие амфибиотические рыбки – илистые прыгуны, сходные с монурами по местам обитания, способам передвижения и даже, несмотря на глубокие отличия плана строения, по компоновке тела [Dijk, 1960; Pace, 2017]. И те, и другие приспособились к жизни на илистых отмелях в приливной зоне и по берегам рек. И те, и другие научились ходить по суше с помощью 2–3 пар коротких конечностей, а в экстренных случаях совершать мощные прыжки, ударяя мускулистым хвостом по илу или поверхности воды. Некоторые виды прыгунов ловко лазают по деревьям; вероятно, на растения забирались и монуры. И у тех, и у других тело от широкой головы с высоко посаженными глазами и нижним ртом плавно сужается к хвостовому придатку, а ходильные конечности расположены у переднего конца туловища. Прыгуны поглощают кислород и из воды (жабрами), и из воздуха (через покровы и слизистую рта и глотки). Густой покров из мелких волосков на теле монур, вероятно, удерживал тонкий слой воздуха, образуя пластрон, позволявший им дышать и под водой. Личинки прыгунов развиваются в воде, а взрослые живут на суше, хотя морфологические преобразования при переходе от личинки к взрослой рыбке минимальны [Inaba et al., 2024]. Можно полагать, что и у монур, и тем более у родственных им гипотетических проптеригот (давших начало похожим на подёнок первым птериготам) личинки больше времени проводили в воде, а долгоживущие взрослые особи обитали в основном на суше и гелофитах, откладывая яйца в спорангии и, вероятно, питаясь спорами (см. рис. 2 на вклейке).

Происхождение крылатых насекомых

Приобретение насекомыми способности к полету было связано с их вселением в пресные водоемы. Самые архаичные из крылатых насекомых – подёнки. Их личинки развиваются в воде, похожи на археогагат, в том числе по строению ротового аппарата, и плавают, двигая брюшком с хвостовым веером в вертикальной плоскости, подобно ракам. Число личиночных возрастов очень большое и неопределенное, а размножающаяся крылатая фаза недолговечна и состоит из двух возрастов. Брюшные сегменты личинок подёнок по бокам несут подвижные листовидные трахейные жаберы – сериальные гомологи крыльев [Kukalová-Peck, 1983]. Сами крылья соответствуют жаберным придаткам (эпиподитам) раков – эту давнюю идею натуралистов [Oken, 1811] подтвердили данные об экспрессии гомеотических генов. Крыло и листовидная трахейная жабра имеют двойную природу: пластинка образовалась за счет дистального эпиподита рачьих предков [Averof, Cohen, 1997], а трахеи, часть из которых заходит в пластинку – путем инвагинации проксимального эпиподита [Franch-Marro et al., 2006]. Дистальные эпиподиты у раков (как и их гомологи у насекомых) могут прирастать к нотуму несущего их сегмента, трансформируясь в паранотальные лопасти, что и произошло при возникновении археогагата от раков. У гипотетических непосредственных предков птеригот эти параноты вновь обрели подвижность, став листовидными трахейными жабрами, которые потом у птеригот на втором и третьем сегментах груди превратились в крылья.

Если подёнки близки к предкам крылатых насекомых, то эти предки (проптериготы) были связаны с водой еще теснее, чем монуры. Они могли обитать на гелофитах и плавающих матах, заходя и на погруженные части растений [Kukalová-Peck, 1987]. Такие нестабильные и разобщенные биотопы, как водоемы на не закрепленной еще растениями суше середины палеозоя, вынуждали своих обитателей развивать способности к активному расселению. Оно тем эффективнее, чем ближе к фазе размножения [Hutchinson, 1981], поэтому у водных насекомых появления полета следует ожидать на взрослой стадии.

В этом месте невозможно удержаться, чтобы не привести пространную выдержку из сочинения гениального ученого-энциклопедиста викторианской Англии сэра Дж. Лёббока, которого сравнивают с Леонардо. Лёббок первым понял, что птериготы возникли от наземных аптеригот, пере-

шедших к жизни в пресной воде: «Несколько слов о вероятной природе и происхождении крыльев. Откуда они взялись, почему их обычно две пары, и почему на средне- и заднегруди? <...> Мне кажется, что крылья насекомых изначально служили для водных и дыхательных целей. Из разнообразия способов дыхания среди различных групп водных насекомых мы вправе заключить, что первоначальные насекомые были, подобно *Campodea*, наземными животными.

Но среди водных насекомых проявляется тенденция дышать через тонкие мембранозные покровы более-менее листовидных выростов тела. Например, у личинок *Cloeon*, особенно напоминающих *Campodea*, несколько сегментов снабжены такими листовидными придатками, которые находятся в постоянном движении и мышцы которых по ряду признаков поразительно напоминают таковые настоящих крыльев. Правда, у *Cloeon* колебания этих так называемых жабер почти или совсем не используются для передвижения – для этого они слишком сдвинуты назад. Однако расположение этих жабер отличается в разных группах, и по всей видимости, исходно на каждом сегменте была пара жабер. В таком случае наиболее эффективными движителями были те жаберы, что находились близ центра тела. Расположение крыльев было определено теми же факторами, что и расположение ног. Тем самым осуществилось разделение труда: жабер задних грудных сегментов для передвижения, жабер брюшных – для дыхания. Это привело к усиленному развитию грудных сегментов, уже несколько увеличенных для того, чтобы вместить мышцы ног. <...>

Кажется, что изначально главным назначением крыльев было дать половозрелым особям возможность переселиться из одного пруда в другой, тем самым обеспечить новые местообитания, и, может быть, избежать инбридинга. Если это так, развитие крыльев сдвинулось на поздний период жизни, и по тенденции к наследованию признаков соответствующих возрастов, на которую обратил внимание г-н Дарвин в «Происхождении видов», развитие крыльев стало связано со зрелостью насекомых. Таким образом, позднее приобретение крыльев насекомыми в целом, кажется, само по себе указывает на их происхождение от предка, который одно время обитал в воде и, вероятно, напоминал современных личинок *Cloeon* по форме, но имел грудные жаберы наряду с брюшными» [Lubbock, 1873, p. 53–54].

Примитивные личинки подёнок имеют обтекаемую рыбообразную форму, а их трахейные жабры – довольно большие пластинки с двумя ребрами жесткости и относительно тонкой трахеей. Это не специализированные органы газообмена, а плавательные лопасти, служащие для передвижения и создания вентиляционных токов воды [Riek, 1973]. «Креветкообразный, активно плавающий тип личинки, широко распространенный среди Siphonuridae и Baetidae (Baetoidea), является исходным для всех остальных типов личинок подёнок... Он был лучше других приспособлен к суровым условиям жизни в период появления насекомых. Ландшафт в то время, когда появлялись первые наземные растения, был подвержен выраженной эрозии. Верховья рек были очень нестабильными, а русло крупных рек в нижнем течении состояло в основном из подвижного песка. Изначально в верховьях рек было трудно поддерживать водную жизнь, тогда как активно плавающий тип личинок был хорошо приспособлен к низовьям. Примитивные личинки Siphonuridae и Baetiscidae живут в таких условиях и сегодня. <...> Личинки примитивного сифлонуридного типа плавают так же активно, как и рыбы сопоставимого размера, и, по-видимому, именно брюшные жабры обеспечивают основную движущую силу после начального взмаха хвостового веера» [Riek, 1973]. У плывущей личинки *Hexagenia* жабры движутся волнообразно (бегущая волна распространяется спереди назад), и эти движения отличаются от вентиляционных движений жабр у сидящей личинки [Luman, 1943]. При недостатке кислорода в воде личинки подёнок приобретают жабры большего размера и более интенсивно машут ими [Funk et al., 2021]. У молодых личинок вентиляционные движения жабр гребного типа, а у личинок старших возрастов – машущего [Sensenig et al., 2009].

Личинки стрекоз (группа, родственная подёнкам) при недостатке кислорода в воде используют свои трахейные жабры – листовидные каудальные, либо ректальные – для усвоения кислорода из воздуха (т.н. бимодальное дыхание) [Apodaca, Chapman, 2004; Pennart, Matthews, 2020]. Личинки ряда подёнок много времени проводят вне воды [Sartori et al., 2007], дыша воздухом, а некоторые даже переносят 9-часовое обезвоживание [Nolte et al., 1996]. Например, личинки Nesameletidae, напоминающие одновременно и креветок и махилид, часто сидят на скалах у каскадов и водопадов, а при опасности ухо-

дят в воду мощным прыжком, похожим на прыжок махилид [Tillyard, 1926; Riek, 1955, 1973]. Вероятно, и похожие на личинок подёнок протериготы были способны к бимодальному дыханию, поглощая атмосферный кислород через машущие над поверхностью воды грудные и брюшные жабры. Скольжение по водной глади с помощью взмахов предкрыльев (пластинчатых трахейных жабр) – кратчайший путь к полету для водных насекомых [Marden, 2008].

Крылатая фаза возникла у амфибиотических протеригот как короткоживущая стадия для расселительного полета в еще не заросшем растением и лишенном хищников воздушном пространстве [Omodeo et al., 1980]. Подобно некоторым высшим ракам, археогастраты после достижения половозрелости еще долгое время растут и многократно линяют, при этом самки после каждой линьки нуждаются в повторном оплодотворении [Delany, 1957]. Эта длинная цепочка половозрелых стадий была сведена у птеригот сперва к двум (субимаго и имаго подёнок), а потом к единственной стадии, изначально служившей только для брачного полета со спариванием в воздухе, расселения вверх по течению реки и откладки яиц. Рост и созревание половых продуктов у подёнок и других примитивных птеригот происходят в период личиночного развития, а имаго живет недолго и зачастую не питается, так что его ротовые органы бывают недоразвиты, как например, у современных подёнок и ручейников. При этом крылатые палеозойские подёнки все еще обладали полностью развитым ротовым аппаратом [Чернова, 1965].

Развитие личинок в пресной воде свойственно очень многим примитивным группам крылатых насекомых, за исключением Paraneoptera. Впоследствии многие эволюционные линии птеригот перешли от земноводного образа жизни к наземному. Такой переход имел место у некоторых Odonata, Plecoptera, Trichoptera [Hayashi et al., 2008], большинства Neuroptera, Mecoptera и Polyneoptera (среди последних амфибиотическими, помимо веснянок, были некоторые палеозойские группы), у Diptera (не один раз), Raphidioptera и Hymenoptera (возникших от амфибиотических Megaloptera) [Shcherbakov, 2013] и всех Lepidoptera. Вторично земноводный или чисто водный образ жизни возникал у птеригот нечасто, на уровне крупных групп – только у клопов (Heteroptera) [Shcherbakov, 2024] и жуков (Coleoptera).

О происхождении многоножек и энтогнат

Забытая идея о том, что многоножки (*Mugiropoda*) произошли от насекомых, а не наоборот [Haeskel, 1866], подтверждается генетикой развития. План строения членистоногих контролируется системой гомеотических генов, изменения в которой могут приводить не только к редукции ног на некоторых грудных сегментах, но и к восстановлению ног на брюшных. Параллельное возникновение форм с вторично гомономным туловищем, как у многоножек и подобных им рачков (*Remipedia*), более вероятно, чем конвергентное приобретение однотипной гетерономии ракообразными и насекомыми [Averof, Akam, 1993]. Утрата мускулистого брюшка и гетерономии туловища становится возможной, когда отпадает потребность в экстренной локомоции, например, при переходе к жизни в почве. План строения многоножек и ремипедий столь же вторичен, как и план строения змей и подобных им безногих тетрапод. Скрыточелюстные аптериготы (*Entognatha*), к которым относятся ногохвостки (*Collembola*), двуххвостки (*Diplura*) и бес-

сяжковые (*Protura*), сходны с многоножками по энтогнатии и признакам, обусловленным скрытым образом жизни. Таким образом, в пределах неполноусых эволюция шла от щетинохвосток к энтогнатам и многоножкам, а не наоборот.

Многоножки (*Chilopoda* и *Diplopoda*) появляются в палеонтологической летописи в позднем силуре [Shear et al., 1998; Wilson, Anderson, 2004], несколько раньше, чем насекомые (археогнаты и ногохвостки – в раннем девоне [Whalley, Jarzembowski, 1981]). Крайняя редкость находок насекомых в девоне и раннем карбоне связана с отсутствием подходящих условий для их захоронения, поскольку в то время они обитали в обстановках, не оставивших насекомоносных отложений [Чернышев, 1997]. Первые насекомые, археогнаты, появились «из пены морской», а первые крылатые насекомые, близкие к подёнкам, возникли в нестабильных пролювиальных водоемах. Поэтому не удивительно, что и археогнаты, и птериготы появились в ископаемой летописи с запозданием.

Предлагаемый сценарий ранней эволюции насекомых

Согласно рассматриваемой концепции, наиболее вероятен следующий сценарий начальных этапов эволюции насекомых. От палеокарид, обитавших на опресненных мелководьях, возникли археогнаты. Это произошло не позднее силура, поскольку начиная с позднего силура известны находки многоножек, являющихся потомками насекомых. При выходе на сушу у палеокарид, ставших археогнатами, один ряд жаберных придатков превратился путем инвагинации в трахеи, а другой ряд прирос к тергитам и стал паранотальными лопастями. Первые археогнаты, подобно современным, имели щетинковидные церки и створки яйцеклада. Они освоили скалистые побережья, где питались микроводорослями, лишайниками и детритом и откладывали яйца в трещины камней.

От археогнат взяли начало несколько групп, перешедших к скрытому образу жизни, сперва в береговых выбросах, а затем, с развитием на суше растительного покрова – во мху, в почве и лесной подстилке. Это чешуйницы (*Zygentoma*), энтогнаты и многоножки (последние произошли от предков, близких к диплурам).

Наиболее примитивные высшие растения, лишь недавно выделенные в особую группу *Eo-*

phytidae, появились, судя по находкам их спор, в начале ордовика; высотой они не превышали нескольких сантиметров и имели ветвящиеся спорофиты [Edwards et al., 2022]. Достоверные находки мохообразных известны из раннего девона [Guo et al., 2012], а более древние (из среднего ордовика [Retallack, 2019]) вызывают сомнения. В раннем силуре возникли первые сосудистые растения, куксонии, но они оставались очень просто устроенными и мелкими [Libertin et al., 2018]. По-видимому, куксонии заселяли пологие илистые приливно-отливные низины или прибрежные крайне мелководные участки солонатоводных или пресноводных бассейнов [Мейен, 1978]. К концу силура появились намного более сложные растения, зостерофиллы [Kotyk et al., 2002] и ликопсиды [Lang, Cookson, 1935], с достаточно высокими, крепкими стеблями, несущими спорангии; по своей жизненной форме они были гелофитами. С этого времени стало возможно заселение илистых отмелей в дельтах рек монурами, которые получили возможность откладывать яйца на эти гелофиты.

Дальнейшее развитие растительности привело к уменьшению береговой эрозии [Ielpi et al., 2022], повышению прозрачности воды и распро-

странению водорослево-бактериальных пленок на погруженные поверхности, в том числе подводные части гелофитов. Это открыло монурам путь к амфибиотическому образу жизни в зарослях гелофитов и превращению в проптеригот. С.В. Мейен [1970] связывал внезапное появление богатых и разнообразных ископаемых флор в конце раннего девона (эмс) с упорядочением стока вод за счет развития растительного покрова и образования почв. Примерно в это время и могли возникнуть проптериготы.

В среднем девоне появились деревья и леса с настоящими почвами [Retallack, 1997; Stein et al., 2007], и вследствие активного захоронения органики содержание кислорода в атмосфере к началу карбона сильно повысилось [Krause et al., 2018]. В это время обитателям водоемов, заваленных гниющими растительными остатками, часто не хватало кислорода, что сделало выгодным использование проптериготами трахейных жабр для дыхания воздухом. Это открыло путь к преобразованию жабр на двух задних сегментах груди в машущие крылья и приобретению насекомыми полета, сначала в виде скольжения по водной глади.

В конце девона возникли первые семенные растения [Rothwell et al., 1989]. Их семена и особенно незрелые семезачатки, богатые разнообразными питательными веществами, представляли собой ценный и поначалу легко доступный ресурс, который стал мощным стимулом к прогрессивному развитию имаго крылатых насекомых. Эта высоко-

энергетическая пища дала птериготам возможность увеличить продолжительность жизни имаго и усовершенствовать полет и послужила основой для их начальной диверсификации (см. рис. 3 на вклейке). Из верхов нижнего карбона известна древнейшая находка птеригот, относящаяся к еще одной группе древнекрылых насекомых (Palaeoptera) – Palaeodictyoptera [Brauckmann et al., 1996]. Палеодиктиоптеры достигали крупных размеров, были вооружены клювами и хоботками и оставили следы проколов на семенах [Шаров, 1973]. Их плоские личинки с длинными церками [Wootton, 1972] выглядят фитофильными и могли сосать соки растений, прячась в пазухах листьев или между семенных чешуй. Питание генеративными органами сосудистых растений предполагается и для многих других групп палеозойских насекомых [Расницын, 1980].

Подёнки, как и некоторые другие древнекрылые, в покое складывают крылья вертикально над спиной (книжечкой). Такое складывание крыльев, возможно, появилось для того, чтобы имаго первых птеригот могли скрываться в густых зарослях древнейших сосудистых растений – гелофитов с вертикальными осями без ответвлений. Свойственное многим новокрылым (Neoptera) крышевидное складывание крыльев (домиком) стало адаптивным после возникновения растений с боковыми ветвями, а плоское складывание крыльев на спине (как у многих Polyneoptera) – после образования под растениями слоя опада.

Параллели с происхождением тетрапод и эмбриофитов

Изложенный выше сценарий происхождения крылатых насекомых показывает примечательные параллели с современными представлениями о происхождении наземных позвоночных (тетрапод). Тетраподы возникли от кистеперых рыб путем неотении [Long, 1990]. Древнейшие находки тетрапод – это следовые дорожки на приливных отмелях из среднего девона [Niedźwiedzki et al., 2010]. Из позднего девона известны прототетраподы, сохранявшие хвостовой плавник и другие рыбы черты. На переходе к карбону они вымерли, уступив место более совершенным амфибиям, взрослые особи которых были приспособлены к наземному существованию [McGhee, 2013]. Редкость находок тетрапод в девоне и начале карбона имеет тафономическую природу. Первые тетраподы населяли поросшие деревьями болота в долинах рек. Несущие вес тела ноги с локтями и пальцами возникли как адаптация к

жизни на мелководье среди зарослей [Retallack, 2011]. Легкие (гомолог плавательного пузыря) имелись уже у ранних костистых рыб, в том числе кистеперых предков тетрапод, что позволяло дышать воздухом при недостатке кислорода в воде (бимодальное дыхание) [Armbruster, 1998].

Подобно амфибиям (и тетраподам в целом), крылатые насекомые возникли в континентальных водоемах и долго сохраняли связь с водой на этапе личиночного развития. Некоторые авторы проводят параллели между происхождением насекомых и тетрапод от водных предков [Toms, 2023]. На самом деле подобные аналогии уместны только между крылатыми насекомыми и тетраподами, поскольку амфибии – потомки кистеперых рыб, а первичнобескрылые предки птеригот прошли через сугубо сухопутный этап эволюции [Lubbock, 1871, 1873], о чем свидетельствует наличие у насекомых трахей.

Вероятно, и высшие растения на начальных этапах освоения суши следовали долинам рек. «Очевидно, что при своем переходе на сушу растения произрастали именно в областях осадконакопления – по бережьям водоемов» [Мейен, 1970]. При отсутствии растительного покрова реки обеспечивали наиболее стабильный режим увлажнения и приток питательных веществ, собираемых со всего речного бассейна. Именно речные долины предоставили выходцам из моря наиболее легкий путь на сушу.

Мохообразных и папоротникообразных называют «амфибиями растительного мира» [Page, 1985; Kimmerer, 2003], поскольку для их полового размножения, как и у земноводных животных, необходима вода. И брио-, и птеридофиты в этом отношении приспособлены к взаимодействию с пресной, а не морской водой. У мохообразных бесполое поколение (спорофит) существует за счет гаметофита. У сосудистых растений, наоборот, спорофит доминирует, и у семенных растений гаметофиты развиваются на материнском спорофите, так что половое размножение становится независимым от капельно-жидкой воды.

Само возникновение сосудистых растений, с прогрессивным развитием спорофита для луч-

шего рассеивания спор и с сокращением гаметофита, могло быть связано с адаптацией к нестабильным пролювиальным биотопам. Растения тянулись ввысь, стоя по колено в воде. Возможно, к формированию высокого стебля, армированного проводящим пучком лигнифицированных тканей, привела потребность поднять терминальные спорангии над изменчивым уровнем воды блуждающих рек. Палеонтологические данные не противоречат тому, что гелофиты – древнейшая жизненная форма сосудистых растений. Приречное происхождение вероятно также и для разноспоровых и семенных растений, поскольку древнейшие мегаспоры и семена по большей части приспособлены к распространению водой [Красилов, 1972].

Прогрессивное усложнение строения сосудистых растений на первых порах, по-видимому, было обусловлено их приспособлением к нестабильным условиям пролювиальных местообитаний. В дальнейшем, с развитием растительного покрова, появлением корневых систем и лесов, растительность сама стала влиять на течение рек и превратилась в геологическую силу, определяющую характер ландшафтов и весь лик Земли [Davies et al., 2010].

Об ископаемой летописи насекомых, высших растений и тетрапод

В предлагаемом эволюционном сценарии освоение суши в середине палеозоя шло в первую очередь вдоль течения рек. В ордовике на суше появились первые высшие растения, в начале силура они дали начало сосудистым растениям, ближе к концу силура возникли насекомые, а в конце девона на сушу вышли и четвероногие. Мир потихоньку начал приобретать современный облик.

Показательно, что в начальном периоде палеонтологически документированной истории каждой из трех групп – насекомых, тетрапод и высших растений – ископаемые находки крайне скудны: они известны из местонахождений с уникальным типом сохранности (таких как Райни [Garwood et al., 2020]), либо представлены микроостатками (полученными путем объемной мацерации, в т.ч. рассеянными спорами, допускающими неоднозначную интерпретацию) или следами. Во всех трех случаях «запаздывание» летописи «нормальных» макроостатков объяснимо, если принять, что экспансия каждой из этих трех

групп на сушу шла в основном по пролювиальным биотопам блуждающих рек палеозоя. Для тетрапод этот «fossil lag» невелик, около десяти миллионов лет. Для высших растений он гораздо больше – поздний и средний ордовик (около 30 млн лет). Особенно велик он в случае насекомых: ранний карбон, весь девон и (если исходить из вышеизложенной филогении) по крайней мере поздний силур, т.е. около 100 млн лет. Этот факт тоже имеет свое объяснение – первые тетраподы имели крупные размеры и прочный скелет и могли заворачиваться в грубых осадочных фациях, первые высшие растения (зофиты) были мелкими, но в подходящих фациях их фрагменты находят в больших количествах, а вот у первых насекомых, археогнат, тоже мелких, нежный наружный скелет после смерти легко распадался на отдельные склериты. Только с развитием на суше растительного покрова континентальные водоемы достаточно стабилизировались и появились фации достаточно тонкие, чтобы насекомые захоранивались в них целиком.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Р.А. Ракитову, А.Ю. Журавлеву и Г.А. Иванову (Палеонтологический институт РАН, Москва) за ценные замечания и конструктивную критику.

Литература

- Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – 212 с.
- Мамаев Б.М.* Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомол. обозр. – 1975. – Т. 54. – С. 499–506.
- Мейен С.В.* Девонские флоры // *В.А. Вахрамеев, И.А. Добрускина, Е.Д. Заклинская, С.В. Мейен.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. – М.: Наука, 1970. – С. 37–42. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Т. 208.)
- Мейен С.В.* Систематика, филогения и экология пропртеридофитов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 84. – № 4. – С. 72–84.
- Мейен С.В.* Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) // Журн. общ. биол. – 1986. – Т. 47. – № 3. – С. 291–309.
- Мейен С.В.* Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. – М.: Наука, 1988. – С. 91–103, 212.
- Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции экосистем континентальных водоемов // Ранняя колонизация суши. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». – М.: ПИН РАН, 2012. – С. 92–119.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. – М.: Наука, 1980. – 192 с. (Тр. ПИН АН СССР. Вып. 174.)
- Твердохлебов В.П.* Равнинный пролловий – генотип аридных и семиаридных зон // Изв. ВУЗ. Геология и разведка. – 2003. – № 1. – С. 22–24.
- Чернова О.А.* О некоторых ископаемых подёнках (Ephemeroptera, Mithodotidae) из пермских отложений Урала // Энтомол. обозр. – 1965. – Т. 44. – С. 353–361.
- Чернышев В.Б.* Происхождение насекомых и их ранняя эволюция с экологической точки зрения // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58. – № 3. – С. 5–16.
- Шаров А.Г.* Своеобразные палеозойские бескрылые насекомые нового отряда Monura (Insecta, Arterygota) // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1957. – Т. 115. – С. 795–798.
- Шаров А.Г.* Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Докл. на 24 ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского. 1–2 апреля 1971. Вопросы палеонтологии насекомых. – Л.: Наука, 1973. – С. 49–63.
- Щербаков Д.Е.* Были ли ноги у первых членистоногих? // Всерос. симп. «Загадочные организмы в эволюции и филогении». Тез. докл. – М.: ПИН РАН, 1996. – С. 93–94.
- Щербаков Д.Е.* Происхождение крылатых насекомых: из воды – в воздух // ПАЛЕОСТРАТ-2018. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 29–31 января 2018 г. Программа и тезисы докладов. – М.: ПИН РАН, 2018. – С. 63–64.
- Щербаков Д.Е.* Гомеозис, гетерохронии и изменения плана строения в эволюции артропод // Генетика и план строения: метаморфозы и деталлизация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. – М.: ПИН РАН, 2023. – С. 164–181.
- Apodaca C.K., Chapman L.J.* Larval damselflies in extreme environments: behavioral and physiological response to hypoxic stress // J. Insect Physiol. – 2004. – Vol. 50. – P. 767–775.
- Armbruster J.W.* Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scolopacid catfishes // Copeia. – 1998. – No. 3. – P. 663–675.
- Averof M., Akam M.* HOM/Hox genes of *Artemia*: implications for the origin of insect and crustacean body plans // Curr. Biol. – 1993. – Vol. 3. – P. 73–78.
- Averof M., Cohen S.M.* Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills // Nature. – 1997. – Vol. 385. – P. 627–630.
- Benedetti R.* Notes on the biology of *Neomachilis halophila* on a California sandy beach (Thysanura: Machilidae) // Pan-Pac. Entomol. – 1973. – Vol. 49. – P. 246–249.
- Bitsch J.* The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts // Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.). – 1994. – Vol. 30. – P. 103–129.
- Brauckmann C., Brauckmann B., Gröning E.* The stratigraphic position of the oldest known Pterygota (Insecta, Carboniferous, Namurian) // Ann. Soc. Géol. Belg. – 1996. – Vol. 117. – P. 47–56.
- Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K.* Environmental controls on the taphonomy and distribution of Carboniferous malacostracan crustaceans // Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci. – 1989. – Vol. 80. – P. 293–301.
- Crampton G.C.* The derivation of certain types of head capsule in insects from crustacean prototypes // Proc. Entomol. Soc. Wash. – 1922. – Vol. 24. – P. 153–158.
- Davies N.S., Gibling M.R.* Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: the sedimentological impact of the earliest land plants // Earth-Sci. Rev. – 2010. – Vol. 98. – P. 171–200.
- Delany M.J.* Life histories in the Thysanura // Acta Zool. Cracov. – 1957. – Vol. 2 – P. 61–90.

- Dijk D.E. van.* Locomotion and attitudes of the mudskipper, *Periophthalmus*, a semi-terrestrial fish // *S. Afr. J. Sci.* – 1960. – Vol. 56. – P. 158–162.
- Edwards D., Morris J.L., Axe L., Duckett J.G., Pressel S., Kenrick P.* Piecing together the eophytes – a new group of ancient plants containing cryptospores // *New Phytol.* – 2022. – Vol. 233. – P. 1440–1455.
- Evans H.E.* Some comments on the evolution of the Arthropoda // *Evolution.* – 1959. – Vol. 13. – P. 147–149.
- Evans M.E.G.* The jump of *Petrobius* (Thysanura, Machilidae) // *J. Zool.* – 1975. – Vol. 176. – P. 49–65.
- Franch-Marro X., Martin N., Averof M., Casanova J.* Association of tracheal placodes with leg primordia in *Drosophila* and implications for the origin of insect tracheal systems // *Development.* – 2006. – Vol. 133. – P. 785–790.
- Funk D.H., Sweeney B.W., Jackson J.K.* Oxygen limitation fails to explain upper chronic thermal limits and the temperature size rule in mayflies // *J. Exp. Biol.* – 2021. – Vol. 224. – P. jeb233338.
- Garwood R.J., Oliver H., Spencer A.R.* An introduction to the Rhynie chert // *Geol. Mag.* – 2020. – Vol. 157. – P. 47–64.
- Guo C.Q., Edwards D., Wu P.C., Duckett J.G., Hueber F.M., Li C.S.* *Riccardiathallus devonicus* gen. et sp. nov., the earliest simple thalloid liverwort from the Lower Devonian of Yunnan, China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2012. – Vol. 176. – P. 35–40.
- Haeckel E.* *Generelle Morphologie der Organismen.* Bd. 2. – Berlin: Georg Reimer, 1866. – CLX+462 S.
- Hayashi F., Kamimura Y., Nozaki T.* Origin of the transition from aquatic to terrestrial habits in *Nothopsyche* caddisflies (Trichoptera: Limnephilidae) based on molecular phylogeny // *Zool. Sci.* – 2008. – Vol. 25. – P. 255–260.
- Hutchinson G.E.* Thoughts on aquatic insects // *BioScience.* – 1981. – Vol. 31. – P. 495–500.
- Ielpi A., Lapôtre M.G., Gibling M.R., Boyce C.K.* The impact of vegetation on meandering rivers // *Nat. Rev. Earth Environ.* – 2022. – Vol. 3. – P. 165–178.
- Inaba S., Tagawa M., Utsunomiya Y., Ishimatsu A.* 2024. Ontogenetic transition from aquatic to amphibious life in the mudskipper, *Periophthalmus modestus* // *Zool.* – Vol. 164. – P. 126–172.
- Kimmerer R.W.* *Gathering moss: A natural and cultural history of mosses.* – Corvallis USA: Oregon State University Press, 2003. – 176 p.
- Kotyk M.E., Basinger J.F., Gensel P.G., de Freitas T.A.* Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada // *Am. J. Bot.* – 2002. – Vol. 89. – P. 1004–1013.
- Krause A.J., Mills B.J., Zhang S., Planavsky N.J., Lenton T.M., Poulton S.W.* Stepwise oxygenation of the Paleozoic atmosphere // *Nat. Commun.* – 2018. – Vol. 9. – P. 4081.
- Kukalová-Peck J.* Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // *Can. J. Zool.* – 1983. – Vol. 61. – P. 1618–1669.
- Kukalová-Peck J.* New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta) // *Can. J. Zool.* – 1987. – Vol. 65. – P. 2327–2345.
- Labandeira C.C., Beall B.S., Hueber F.M.* Early insect diversification: evidence from a Lower Devonian bristletail from Québec // *Science.* – 1988. – Vol. 242. – P. 913–916.
- Lang W.H., Cookson I.C.* On a flora, including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age, from Victoria, Australia // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 1935. – Vol. 224. – P. 421–449.
- Libertín M., Kvaček J., Bek J., Žárský V., Štorch P.* Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous // *Nature plants.* – 2018. – Vol. 4. – P. 269–271.
- Long J.A.* Heterochrony and the origin of tetrapods // *Lethaia.* – 1990. – Vol. 23. – P. 157–166.
- Lubbock J.* On the origin of insects // *J. Linn. Soc. London, Zool.* – 1871. – Vol. 11. – P. 422–425.
- Lubbock J.* *Monograph of the Collembola and Thysanura.* – L.: Ray Society, 1873. – X+265 p.
- Lyman F.E.* Swimming and burrowing activities of mayfly nymphs of the genus *Hexagenia* // *Ann. Ent. Soc. Am.* – 1943. – Vol. 36. – P. 250–256.
- Mángano M.G., Labandeira C.C., Kvale E.P., Buatois L.A.* The insect trace fossil *Tonganoxichnus* from the Middle Pennsylvanian of Indiana: paleobiologic and paleoenvironmental implications // *Ichnos.* – 2001. – Vol. 8. – P. 165–175.
- Marden J.H.* Evolution and physiology of flight in aquatic insects // *Aquatic insects: challenges to populations.* – Wallingford UK: CABI, 2008. – P. 230–249.
- McGhee G.R., Jr.* *When the invasion of land failed: the legacy of the Devonian extinctions.* – N.Y.: Columbia University Press, 2013. – 336 p.
- Minter N.J., Braddy S.J.* Walking and jumping with Palaeozoic apterygote insects // *Palaeontology.* – 2006. – Vol. 49. – P. 827–835.
- Molero R., Tahami M.S., Gaju M., Sadeghi S.* A survey of basal insects (Microcoryphia and Zygentoma) from subterranean environments of Iran, with description of three new species // *ZooKeys.* – 2018. – No. 806. – P. 17–46.
- Niedźwiedzki G., Szrek P., Narkiewicz K., Narkiewicz M., Ahlberg P.E.* Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland // *Nature.* – 2010. – Vol. 463. – P. 43–48.
- Nolte U., Tietböhl R.S., McCafferty W.P.* A mayfly from tropical Brazil capable of tolerating short-term dehydration // *J. N. Am. Benthol. Soc.* – 1996. – Vol. 15. – P. 87–94.
- Oken L.* *Lehrbuch der Naturphilosophie.* Teil III. – Jena: Friedrich Frommann, 1811. – XXIV+374 S.
- Omodeo P., Minelli A., Baccetti B.* On the phylogeny of pterygote insects // *Boll. Zool.* – 1980. – Vol. 47. – Suppl. 1. – P. 49–63.
- Pace C.* *Aquatic and terrestrial locomotion // Fishes out of water: Biology and ecology of mudskippers.* – Boca Raton: CRC Press, 2017. – P. 195–208.
- Page C.N.* Epilogue – pteridophyte biology: the biology of the amphibians of the plant world // *Proc. R. Soc. Edinb. B. Biol. Sci.* – 1985. – Vol. 86. – P. 439–442.

- Pavan M.* Le caverne della regione M. Palosso – M. Doppo (Brescia) e la loro fauna. – Brescia: Apollonio, 1940. – 96 p.
- Pennart A. de, Matthews P.G.* The bimodal gas exchange strategies of dragonfly nymphs across development // *J. Insect Physiol.* – 2020. – Vol. 120. – P. 103982.
- Retallack G.J.* Early forest soils and their role in Devonian global change // *Science.* – 1997. – Vol. 276. – P. 583–585.
- Retallack G.J.* Woodland hypothesis for Devonian tetrapod evolution // *J. Geol.* – 2011. – Vol. 119. – P. 235–258.
- Retallack G.J.* Ordovician land plants and fungi from Douglas Dam, Tennessee // *Palaeobotanist.* – 2019. – Vol. 68. – P. 173–205.
- Riek E.F.* Revision of the Australian mayflies (Ephemeroptera). I. Subfamily Siphonurinae // *Aust. J. Zool.* – 1955. – Vol. 3. – P. 266–280.
- Riek E.F.* The classification of the Ephemeroptera // *Proc. First Int. Conf. Ephemeroptera. Florida A & M Univ.* 1970. – Leiden: Brill, 1973. – P. 160–178.
- Rothwell G.W., Scheckler S.E., Gillespie W.H.* *Elkinsia* gen. nov., a Late Devonian gymnosperm with cupulate ovules // *Bot. Gaz.* – 1989. – Vol. 150. – P. 170–189.
- Sartori M., Derleth P., Webb J.M.* The nymph of *Atopopus tarsalis* Eaton, 1881 (Ephemeroptera, Heptageniidae): first description, ecology and behaviour // *Zootaxa.* – 2007. – Vol. 1586. – P. 25–32.
- Schram F.R.* Fossil Syncarida // *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* – 1984. – Vol. 20. – P. 189–246.
- Sensenig A.T., Kiger K.T., Shultz J.W.* The rowing-to-flapping transition: ontogenetic changes in gill-plate kinematics in the nymphal mayfly *Centroptilum triangulifer* (Ephemeroptera, Baetidae) // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2009. – Vol. 98. – P. 540–555.
- Sharov A.G.* Basic arthropodan stock. – Oxford: Pergamon Press, 1966. – XII+272 p.
- Shear W.A., Bonamo P.M., Grierson J.D., Rolfe W.I., Smith E.L., Norton R.A.* Early land animals in North America: evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York // *Science.* – 1984. – Vol. 224. – P. 492–494.
- Shear W.A., Jeram A.J., Selden P.* Centiped legs (Arthropoda, Chilopoda, Scutigermorpha) from the Silurian and Devonian of Britain and the Devonian of North America // *Am. Mus. Novit.* – 1998. – No. 3231. – P. 1–16.
- Shcherbakov D.E.* Controversies over the insect origin revisited // *Proc. First Int. Palaeontomol. Conf. Moscow* 1998. AMBA projects AM/PFICM98/L99. – Bratislava, 1999. – P. 141–148.
- Shcherbakov D.E.* Permian ancestors of Hymenoptera and Raphidioptera // *ZooKeys.* – 2013. – No. 358. – P. 45–67.
- Shcherbakov D.E.* Insects are flying shrimps, myriapods are arthropod snakes – towards a new synthesis // *Invert. Zool.* – 2017. – Vol. 14. – P. 197–204.
- Shcherbakov D.E.* New Permian and Triassic Scytinopteridae (Homoptera: Cicadomorpha) with elytrized tegmina, with notes on the origin of true bugs (Heteroptera) // *Cauc. Entomol. Bull.* – 2024. – Vol. 20. – P. 221–228.
- Shcherbakov D.E.* Ecdysozoa are descendants of Articulata // *Invert. Zool.* – 2025. – Vol. 22. – P. 168–177.
- Stein W.E., Mannolini F., Hernick L.V., Landing E., Berry C.M.* Giant cladoxylipsoid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa // *Nature.* – 2007. – Vol. 446. – P. 904–907.
- Sturm H., Bowser M.* Notes on some Archaeognatha (Insecta, Apterygota) from extreme localities and a complementary description of *Petridiobius (P.) arcticus* (Paclt, 1970) // *Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg.* – 2004. – Vol. 14. – P. 197–203.
- Sturm H., Machida R.* Archaeognatha // *Handbuch der Zoologie. Bd. 37.* – Berlin: Walter de Gruyter, 2001. – S. 1–213.
- Swain R., Reid C.I.* Observations on the life history and ecology of *Anaspides tasmaniae* (Thomson) (Syncarida: Anaspididae) // *J. Crust. Biol.* – 1983. – Vol. 3. – P. 163–172.
- Tillyard R.J.* Order Plecoptera (or Ephemeroptera) (May-flies) // *The Insects of Australia and New Zealand.* – Angus & Robertson: Sydney, 1926. – P. 57–64.
- Toms R.B.* Origin of insect wings, metamorphosis, pupae and the major insect orders // *Theor. Biol. Forum.* – 2023. – Vol. 116. – P. 87–99.
- Whalley P., Jarzembowski E.A.* A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland // *Nature.* – 1981. – Vol. 291. – P. 317.
- Willem V.* Observations sur «*Machilis maritima*» // *Bull. Biol. Fr. Belg.* – 1924. – Vol. 58. – P. 306–320.
- Wilson H.M., Anderson L.I.* Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland // *J. Paleontol.* – 2004. – Vol. 78. – P. 169–184.
- Wootton R.J.* Nymphs of Palaeodictyoptera (Insecta) from the Westphalian of England // *Palaeontology.* – 1972. – Vol. 15. – P. 662–675.