

С. И. МАЛЫШЕВ

**ПУТИ И УСЛОВИЯ ЭВОЛЮЦИИ НИЗШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ
В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ПРОИСХОЖДЕНИИ НАЕЗДНИКОВ
(HYMENOPTERA)**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 23 V 1947)

Хотя ископаемых, которые показывали бы природу наиболее примитивных перепончатокрылых, еще не найдено, но все же на основании морфологических изысканий с большой определенностью выясняется, что их ближайшие предки отделились в пермский период от ствола, общего для ручейников (*Trichoptera*) и панорпообразных сетчатокрылых (*Mecoptera*) близ места отхождения последних^(3, 6).

Не подлежит сомнению, что в этот ранний период их филетического развития предки *Hymenoptera* не обладали еще специализированными инстинктами: они откладывали яйца в более или менее случайные места, а вышедшие из этих яиц личинки вели бродячую жизнь и самостоятельно добывали себе пропитание, подобно личинкам современных панорпоидных форм (*Panorpa*, *Boreus Bittacus*, *Chorista*), развивающихся главным образом за счет как живых, так и отмерших частиц мха и других низших приземистых растений. Только такими растениями они и могли располагать в начальный (пермский) период их развития (наземная архайческая фаза).

Существенный сдвиг от исходной формы произошел тогда, когда примитивные *Hymenoptera* начали откладывать яйца уже не на землю, но на тот зеленый субстрат, который стал служить теперь пищей их личинкам и по которому последние могли еще свободно передвигаться, подобно гусеницеобразным личинкам большинства современных пилильщиков (*Tenthredoidea*), из которых многие продолжают еще питаться примитивными растениями — папоротниками, хвощами, хвойными, злаками, осоками, ивами и т. п.⁽⁶⁾.

Первоначально яйца приклеивались к растению, но потом, с помощью яйцеклада, стали погружаться в нежную ткань растений, хотя вышедшие из них личинки и в этом случае продолжали еще жить на поверхности растений (экзофитная фаза).

В дальнейшем личинки стали уходить в глубь растений вместо того, чтобы выходить для питания на их поверхность. Этот переход к жизни внутри растений имел известные градации, отражение которых наблюдается и в настоящее время. В дальнейшем развитие пилильщиков внутри растительных тканей породило у них специальные приспособления, регулирующие поступление растительных соков к месту питания личинок, что и привело к галлообразованию вокруг них.

В следующем за пилильщиками семействе, у рогахостов (*Cephididae* и *Sirticidae*), эндофитное питание стало уже исключительным и в дальнейшем доведено было здесь до своего предела: они оставили постепенно сочные, зеленые части растений и перешли к питанию дре-

весиной. При этом у взрослых рогохвостов развился мощный яйцеклад, необходимый для просверливания при откладке яиц толстой коры деревьев, а личинки, перешедшие к жизни внутри растений, потеряли ряд защитных приспособлений, почти полностью утратили локомоторные конечности и уподобились вообще беспомощным личинкам высших перепончатокрылых (эндофитная фаза).

Следующим основным моментом в развитии перепончатокрылых было появление плотоядных на личиночной стадии форм. Как известно, среди низших (растительных) перепончатокрылых (*Symphyla*) имеется паразитическое семейство *Oryssidae*. Это дает, конечно, прямое указание на то, что плотоядные формы действительно возникли от растительных. Однако вопрос о путях и условиях такого превращения остается темным. По мнению Гандлирша (4), к которому близко примыкает и Теленга (7), среди древних рогохвостов могли возникнуть формы, начавшие откладывать яйца уже не в дерево, но в личинок жуков (*Buprestidae*), живших там же. Это и породило паразитизм. Такое глубокое изменение в поведении взрослых особей, чтобы сохраниться в потомстве, должно было совпасть еще и с резким изменением в поведении и отправлениях личинок, что в общем очень трудно принять.

По другому взгляду, паразитические формы могли возникнуть из хищнических повадок взрослых пилильщиков (1, 2), из которых некоторые (*Tenthredo*, *Allantus*), как известно, нападают на мелких насекомых и поедают их. На почве этого стимула — удовлетворения аппетита — и возник, как предполагается, паразитизм. При этом голод и потребность отложить яйцо так ассоциировались друг с другом, что простой контакт с добычей освобождал или реакцию питания, или откладку яйца (8). Однако для такого превращения требуется, чтобы возник целый ряд разнообразных приспособлений. Надо, прежде всего, чтобы самка пилильщика стала класть яйца не на зеленые части растений, как раньше, но на остатки разжеванного ею самого насекомого, и чтобы при этом личинка начала питаться новой для нее животной пищей. Кроме того, эти остатки от стола матери не могли быть большими (охота за крупной добычей потребовала бы наличия специальных приемов и вооружения, чего по началу не могло быть). Затем такая пища не могла заготавливаться в один прием на всю жизнь личинки; надо, чтобы пилильщик-мать приносила ее повторно и регулярно на одно и то же место, иначе личинка ее должна была бы погибнуть от голода, или же пища могла испортиться. С другой стороны, пилильщики ни в какой мере не пользуются яйцекладом для нанесения ран на тело других насекомых, и этот источник питания им совершенно чужд; также вполне чужда им и откладка яиц на месте таких укулов. Искусственность приведенного объяснения, таким образом, очевидна.

По представлению автора, первичные наездники отделились от тех образывавших в стеблях или побегах галлы пилильщиков, от корня которых отделились и близкие им по внешности древние стеблевые (цефидные) рогохвосты. Превращение инстинктов у взрослых особей происходило при этом постепенно. Насекомое продолжало откладывать яйца на тот же растительный субстрат, т. е. на тот же вид растения и даже на ту же часть его, и тем же способом, как и раньше. Но теперь оно стало откладывать только после того, как туда уже были отложены яйца близкого вида (подобно случаю *Isosoma*) и вследствие этого стало появляться характерное разрастание тканей, богатое питательными веществами.

Но коль скоро яйца стали откладываться в развивающийся уже галл, яйцо самки-гастры неизбежно должно было притти в контакт с яйцом или молодой личинкой самки-хозяйки. Легко представить, как

только что вылупившаяся личинка-гостья, жившая до этого момента за счет содержимого своего яйца, могла поранить своими жвалами очень нежные покровы соседки, погубить ее таким образом и завладеть ее галлом. С этого момента отношения комменсализма между двумя близкими видами превращались в инквилинизм (инквилиноидная фаза) — прямой шаг к паразитизму (5).

Таким образом, изначальными жертвами наездников были пилильщики, и именно те образовывавшие галлы пилильщики, от корня которых произошли цефойдные рогахвосты. Первой подвергшейся нападению стадией их при этом было яйцо или же очень молодая, только что вылупившаяся личинка. Истребив яйцо или эту личинку хозяина, личинка первичного наездника переходила, как мы видели, на первичную для нее растительную пищу — иного выбора у нее не было. Этим определялась первая линия эволюции наездников. Но кроме нее, в этих же условиях наметились еще, по крайней мере, три характерных линии развития. Когда яйцо гостя откладывалось в то место (первоначально — галл), куда было уже отложено несколько яиц хозяина, то личинка такого наездника получала возможность питаться лишь ими и остаться, таким образом, на стадии хищной личинки. Это — вторая линия. В третьем случае яйцо гостя задерживалось в своем развитии до тех пор, пока личинка хозяина не достигала надлежащего развития и делалась годной для типичного теперь питания наездника. Наконец, проявилось еще одно, четвертое, направление, когда у самки наездника обнаружился стимул откладывания яйца уже на более или менее взрослую личинку хозяина.

Все эти исходные линии развития представлены и в настоящее время среди наиболее примитивных паразитических групп — из *Evaniidae*, *Oryssidae*, *Stephanidae* и др.

Институт эволюционной физиологии
и патологии высшей нервной деятельности
им. И. П. Павлова
Академии медицинских наук СССР

Поступило
23 V 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ H. Bischoff, *Biologie der Hymenopteren*, Berlin, 1927. ² Ch. T. Brunes, *Amer. Naturalist*, 55 (1921). ³ G. C. Stampton, *Psyche*, 45 (1938). ⁴ A. Handlirsch, *Fossile Insekten*, 1908. ⁵ С. И. Малышев, Тр. I Всерос. съезда зоологов, Л., 1923. ⁶ H. H. Ross, *Univ. of Illinois, Bull.* 31, No. 94 (1937). ⁷ Н. А. Теленга, *Природа*, № 12 (1937). ⁸ W. M. Wheeler, *Social Life among the Insects*, London, 1923.