

В. В. ПОПОВ

**ВНУТРИВИДОВОЙ И ВНУТРИРОДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ
И ЭВОЛЮЦИЯ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(HUMENOPTERA)**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 6 III 1948)

Среди приблизительно 82 000 видов перепончатокрылых, известных в настоящее время ⁽¹⁾, около 39 000 видов (или 47%) являются паразитическими. Паразитизм понимается здесь в широком смысле, включая паразитоидизм (инквилинизм), „рабовладельчество“, ксенобиоз, клептопаразитизм. Среди низших перепончатокрылых паразитические формы насчитывают приблизительно 33 500 видов, среди высших (*Aculeata*) — только 5500. Можно думать, что в процессе эволюции отряда сохраняются преимущественно паразитические формы. Непаразитические группы или продуцируют паразитические формы, или становятся объектом паразитизма ближайших или более отдаленных родственных групп перепончатокрылых.

Если в процессе эволюции перепончатокрылых выживали преимущественно паразитические и гибли все или почти все непаразитические формы, то редко сохранялись первичные или близкие к ним хозяева, ставшие жертвами паразитизма и содействовавших ему явлений, причем тем реже, чем древнее этот паразитизм. Однако особенности поведения некоторых непаразитических видов, анализ современных хозяев паразитических групп, различные степени филогенетической близости между паразитом и его хозяином — позволяют понять основные черты эволюции перепончатокрылых.

Основная особенность становления паразитизма у пчелиных (*Apoidea*), одной из высших групп перепончатокрылых, заключается в том, что паразитические пчелиные происходят от предков (или от форм, анцестральных предкам) их современных или первоначальных хозяев. Паразитизм пчелиных — типичный паразитизм места и пищи. Начальные стадии его часто возникали из факультативного внутривидового паразитизма, являющегося в свою очередь следствием внутривидовой конкуренции, или из факультативного внутриродового (межвидового) паразитизма, являющегося следствием внутривидовой конкуренции. Это подтверждают неоднократные наблюдения над борьбой самок шмелей своего же или близких видов за места, удобные для гнездования ⁽²⁻⁵⁾, и случаи факультативного паразитизма шмелей в гнездах других шмелей ⁽²⁾. Это подтверждают также определенные филогенетические взаимоотношения между паразитами и хозяевами. Паразитические формы известны среди 10 семейств пчелиных, и разная степень дивергенции паразитических форм от их хозяев (от вида и группы видов до родов и даже семейства) свидетельствует о многократном, независимом и разновременном происхождении паразитизма ⁽⁶⁻⁸⁾. В настоящее время известно приблизительно 15—20 000 видов

пчелиных, объединяемых более чем в 700 родов и подродов; около 20% видового состава их (свыше 110 родов и подродов) принадлежит паразитическим формам.

Подобным же образом происходит становление паразитических форм среди остальных групп высших перепончатокрылых. Три паразитические рода настоящих ос (*Vespidae*) являются дериватами своих хозяев⁽⁹⁾. Среди муравьев (*Formicidae*) известно свыше 10 паразитических родов, являющихся также дериватами своих хозяев; важно отметить, что в двух или трех случаях паразиты принадлежат еще к тому же роду, что и их хозяева^(6, 10, 11). Становление временного „социального“ паразитизма, „рабовладельчества“ и ксенобиоза у муравьев происходит подобным же образом. Был указан ряд примеров ближайшего или непосредственного родства между формами, связанными подобными отношениями^(12, 13, 6). Наконец, были отмечены случаи близких родственных отношений между паразитами и их хозяевами среди осемерейства *Psammocharidae* и *Sphecidae*^(14-18, 6). Были отмечены случаи внутривидового факультативного клептопаразитизма у *Anoplius fuscus* L., *A. infuscatus* Lund., *Epizyron rufipes* F. и *Psammochares plumbeus pulcher* F.⁽¹⁹⁻²¹⁾. Эти наблюдения тем более важны, что они впервые касаются одиночных форм.

Низшие группы жалоносных перепончатокрылых являются чисто паразитическими и наряду с группами, паразитирующими на других насекомых (*Bethylidae*, *Scoliidae*, *Tiphidae*, *Thynnidae*), содержат многие группы, паразитирующие только на перепончатокрылых же (*Cleptidae*, *Chrysididae*, *Sapygidae*, почти вся обширная серия мутиллид в составе четырех семейств).

Паразитические формы наиболее широко и разнообразно представлены среди остальных, низших групп перепончатокрылых. Анализ их хозяев показывает, что наряду со значительным количеством групп, паразитирующих на разнообразных отрядах насекомых, существуют группы, частично или исключительно паразитирующие на перепончатокрылых же (*Aulacidae*, некоторые *Ichneumonidae*, *Trigonaloidae*, немногие *Braconidae*, *Pachymmatidae*, *Stephaniidae*, некоторые *Cynipoidea* и *Chalcidoidea*). Наиболее обширны группы, паразитирующие на представителях других отрядов, или, что вероятно, современные формы которых, как правило, уже не паразитируют на представителях своего отряда. Паразитизм наездников на рогахвостах, наездников на пилильщиках, *Trigonaloidae* на наездниках, мутиллид на тиннидах и т. д. является, вероятно, отражением этого древнего или даже первичного паразитизма.

В этой связи интересен вопрос о происхождении вторичного паразитизма („сверхпаразитизма“). Вторичными паразитами являются некоторые наездники — паразиты наездников же; наездники — паразиты пилильщиков, цинипид и *Aulacidae*; *Trigonaloidae* — вторичные паразиты наездников; цинипиды из подсемейства *Charipinae* — паразиты хальцид и браконид, паразитирующих на тлях; некоторые *Perilampidae* (паразиты ихневмонид, браконид и мух, паразитирующих на бабочках) и *Signiforidae* из хальцид — паразиты хальцид же; некоторые мутиллиды — паразиты *Thynnidae*, паразитирующих на личинках пластинчатоусых. Этот вторичный паразитизм является по существу паразитизмом на представителях своего же отряда и в большинстве случаев, вероятно, филогенетически первичен по отношению к паразитизму своих хозяев на представителях других отрядов. Он может свидетельствовать о более древних паразитических связях, чем „первичный“ паразитизм многих форм из этой же группы перепончатокрылых. Возможно, что только под этим углом зрения можно будет легче понять становление у перепончатокрылых столь сложного биологического явления, как вторичный паразитизм.

Анализ хозяев паразитических перепончатокрылых вообще показывает резкое преобладание групп, биологически связанных с лесной зоной: жуки, личинки которых развиваются под корой или в древесине, растениеядные двукрылые, таракановые, богомолы, червецы, щитовки и т. д. Все это — потомки обитателей тех же стадий и тех же биоценозов тропического леса, где происходило становление ряда первичных паразитических групп перепончатокрылых и переход их к паразитированию на представителях других отрядов. Это хорошо согласуется с представлением об отряде перепончатокрылых как о деривате панорпоидного комплекса насекомых и лесной влаголюбивой, первично растениеядной, пантропической группе насекомых. Это хорошо согласуется с представлением о тропическом лесу как о биотопе, наиболее насыщенном жизнью.

Эволюция перепончатокрылых была чрезвычайно сложной. Основными чертами ее были разнообразные процессы приспособления к использованию различных частей быстро эволюционировавших растений, особенно их наиболее питательных веществ. Неоднократно происходил переход к питанию преимагинальной фазы животной пищей и возникало явление „общественности“. Наконец, жестокая конкуренция приводила (и приводит) к независимому появлению и пышному развитию многих паразитических групп, паразитирующих на представителях своего же отряда, причем ни переход на иной тип питания, ни явление „общественности“ не избавили предков этих групп от появления паразитических форм. Появление их восходит не только к низшим группам отряда (*Orussidae* — дериваты рогахостов, бракониды — дериваты *Cephoidea* ⁽²²⁾), но и к моменту его становления. Так, было показано, что отряд веерокрылых (*Strepsiptera*) является вероятным дериватом предков перепончатокрылых ⁽²³⁾; веерокрылые — эндопаразиты, хозяевами низших групп которых являются также перепончатокрылые.

Несомненны качественные биологические отличия между различными формами паразитизма. Однако на ряде примеров было показано, что становление инквилинизма, „рабовладельчества“ и ксенобиоза у перепончатокрылых может происходить одним и тем же путем под влиянием одних и тех же причин. Но между паразитическими наездниками (*Terebrantes*) и их современными хозяевами нет близких филогенетических отношений, которые могут служить неоспоримым доказательством пути и причин возникновения паразитизма, да и сам паразитизм по сравнению с инквилинизмом, „рабовладельчеством“ и ксенобиозом высших перепончатокрылых есть явление филогенетически более древнее. Каковы бы ни были качественные отличия между паразитоидами высших перепончатокрылых и паразитическими *Terebrantes*, это лишь этапы одной линии эволюции инстинктов ^(24–26). Все исследователи единодушны в утверждении, что эволюция инстинктов перепончатокрылых шла от форм растениеядных через формы хищные или инквилинные к формам паразитическим, и лишь в качестве исключения известны случаи вторичного перехода паразитических форм к фитофагии. Предки первичных наездников отделились от галлообразующих пилильщиков, близких к стеблевым пилильщикам *Cephoidea* ^(26, 22). Согласно взглядам С. Малышева, превращение инстинктов у взрослой особи происходило при этом постепенно: насекомое продолжало откладывать яйца на тот же растительный субстрат, на тот же вид растения и даже на ту же часть его и тем же способом, как и раньше. Но теперь оно часто было вынуждено откладывать яйца только после того, как туда уже были отложены яйца близкого вида (подобно случаю с *Isosoma*) ⁽²⁶⁾, или яйца своего же вида. Новое отложенное яйцо неизбежно должно было притти в контакт с яйцом, отложенным ранее, и обе личинки — оказаться конкурентами за пищу.

Будут ли эти яйца своего или близкого вида (предки паразитических наездников), или запасы пищи своего вида или экологически неотличимого вида своего рода (предки паразитоидов жалоносных перепончатокрылых), путь становления паразитизма, широко понимаемого, перепончатокрылых один и тот же. Вероятно, что наездники были в прошлом также филогенетически связаны со своими первоначальными хозяевами.

Как бы ни была сложна эволюция той или другой паразитической группы перепончатокрылых, как бы далеко ни зашла она в своей эволюции и разнообразии выбора своих современных хозяев, можно предполагать, что становление ее, если не всегда, то в подавляющем большинстве случаев происходило по типу становления инквилинизма у высших перепончатокрылых.

Внутривидовая конкуренция, борьба за место и пищу, находит разрешение во внутривидовом (или внутривидовом) паразитизме. Переход к паразитизму происходит в условиях той же сравнительно неизменной среды, той же (но перенаселенной) стадии, тех же запасов пищи, иногда так же физиологически обработанных, и т. д. Узкая приуроченность паразита, лежащая в основе становления паразитизма, замещается постепенно широкой приспособляемостью к паразитизму как форме эволюции на других отрядах насекомых (и других членистоногих). Инквилин и паразитоид становятся паразитом в его узком и классическом определении.

Можно выставить положение о том, что наряду с другими (экологическими в основе) путями становления паразитизма существовал и существует путь становления паразитизма как формы эволюции через внутривидовый паразитизм и, следовательно, через внутривидовую конкуренцию. Мысль о подобном пути становления паразитизма теоретически допустима: достаточный круг наблюдений и фактов, хорошо соподчиненных и связанных друг с другом, служит доказательством ее правильности.

Зоологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
1 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. С. Скориков, Животный мир СССР, **1**, 412, 1935. ² F. W. L. Sladen, *Ent. M. Mag.*, **35**, 230 (1899). ³ O. Plath, *Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hall*, **43**, 23 (1922). ⁴ O. Plath, *Humblebees and their Ways*, N. Y., 1934. ⁵ W. F. Reining, *J. Genetics*, **30**, 322 (1935). ⁶ W. M. Wheeler, *Proc. Am. Philos. Soc.*, **53**, 1 (1919). ⁷ E. Grütte, *Arch. Naturg.*, N. F., **4**, 449 (1935). ⁸ В. В. Попов, *Журн. общ. биол.*, **6**, 3, 13 (1945). ⁹ W. Weyrauch, *Zool. Jahrb., Syst.*, **70**, 243 (1937). ¹⁰ K. Arnoldi, *Zool. Anz.*, **75**, 11—12, 299 (1928). ¹¹ К. В. Арнольди, *Энтомограф*, **25**, 1—2, 40 (1933). ¹² C. Emery, *Biol. Cbl.*, **29**, 352 (1909). ¹³ В. Караваев, *Русс. энтомограф*, **15**, 4, 65 (1915). ¹⁴ Ch. Ferton, *Ann. Soc. Ent. France*, **70**, 3 (1901). ¹⁵ Ch. Ferton, *ibid.*, **71**, 499 (1902). ¹⁶ Ch. Ferton, *ibid.*, **74**, 56 (1905). ¹⁷ G. Adlerz, *Ent. Tidskr.*, **21**, 161 (1900). ¹⁸ G. Adlerz, *K. Svenska vetensk. Handl.*, **47**, 10, 5 (1912). ¹⁹ Ch. Ferton, *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, **44**, 281 (1891). ²⁰ Ad. Crèvecoeur, *Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique*, **67**, 306 (1927). ²¹ Ad. Crèvecoeur, *Mém. Soc. Ent. Belgique*, **23**, 183 (1930). ²² H. E. Ross, *Univ. Illin. Bull.*, **34**, No. 94 (1937). ²³ R. Jeannel, *Rev. Franç. Ent.*, **9**, 3, 111 (1945). ²⁴ С. И. Малышев, Тр. I всеросс. съезда зоол., Л., 23, 1923. ²⁵ С. И. Малышев, VII всесоюз. съезд физиол., М., 185, 1947. ²⁶ С. И. Малышев, *ДАН*, **58**, № 6 (1947).