

С. И. МАЛЫШЕВ

ПУТИ И УСЛОВИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОСОБРАЗНЫХ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (VESPOIDEA И SPHECOIDEA)

(Представлено академиком Л. А. Орбели 5 II 1949)

Пройдя последовательно начальные фазы эволюции перепончатокрылых (наземную, экзофитную, эндофитную, инквилиноидную, эктопаразитическую эндофитную, эктопаразитическую экзофитную), предки достигли той ступени, когда особобразные по своим морфологическим признакам формы обладали еще довольно примитивными инстинктами, весьма близкими к материнским инстинктам их наездникообразных предков (6, 7). Но теперь эти примитивные осы стали входить в непосредственный контакт со своими жертвами, жившими в земле, в различных норах, логовищах и убежищах. Здесь они парализовали добычу глубоким уколом жала, откладывали на нее яйцо и в дальнейшем не проявляли никаких забот о своем потомстве. Личинки их попрежнему развивались как наружные одиночные паразиты на этой добыче.

Таким образом, вся материнская деятельность таких примитивных ос слагалась, в сущности, из двух основных актов: А — охоты, состоявшей из отыскивания и парализования добычи, и D — откладки яиц на эту жертву. Оба эти акта повторялись соответственно числу n обеспечиваемых особей, что кратко можно передать так: $n(A + D)$. Это была еще полуосиная, Tiphioid'ная фаза.

При дальнейшем развитии материнских инстинктов проявилась впервые характерная черта осиней жизни — прятание добычи. Эта черта проявилась тогда, когда осы стали отыскивать добычу, жившую открыто или, хотя и в закрытых, но недостаточно защищенных и удобных для развития личинки осы местах. В самом простом виде прятание добычи происходило так, что добыча оставлялась после парализования в ее прежнем убежище и только перемещалась здесь в том или другом направлении (как у некоторых Methocidae). Иногда же для нее при этом стала выкапываться специальная камера (как у Scoliidae). В случае, когда охота производилась за добычей, живущей на поверхности почвы и вообще более или менее открыто, транспортирование и прятание ее проявлялись уже в гораздо более сложной форме (как у Pompilidae).

Высоко развившееся умение парализовать добычу, создавшее возможность прятания ее в укромных местах, тем самым дало толчок к развитию строительных инстинктов ос. На первых порах вся работа состояла в удалении с известного места частиц почвы, растительных остатков и пр., но после того как добыча была спрятана и на нее отложено яйцо, начали приниматься меры к закрыванию доступа в гнездо. Момент зарождения инстинкта закрывания гнезда, как и инстинкта тащить парализованную добычу, представляет особый интерес.

Здесь мы видим первое проявление новых своеобразных наследуемых повадок. В результате этого, в соответствии с предыдущим ходом развития был выработан сложный ряд действий, совершаемых в определенной последовательности: А — охота (нахождение и парализование добычи), В — подыскивание или устройство гнездового помещения, С — втаскивание в него добычи, D — откладывание яйца на добычу и E — закрывание гнезда; или кратко: $n(A + B + C + D + E)$. Это — первичная осиная, Pompiloid'ная фаза.

Установившийся таким образом начальный порядок действия имел тот основной недостаток, что парализованная добыча оставалась без присмотра, пока оса устраивала гнездовое помещение. Поэтому огромный шаг вперед был сделан, когда некоторые осы применили новый порядок работы: сначала стали устраивать гнездовое помещение, а затем уже принимались за охоту. Это произошло таким путем, что из цепи сериальных действий, приуроченных к обеспечению данного потомка (см. выше), выпал первый акт — охота (А) со всеми сопутствующими ей манипуляциями — и остался только второй — приготовление помещения (В). К этому затем присоединились недостающие акты из второй серии. В результате добыча, попадавшая ранее во второе гнездо, теперь попадает в первое.

Такое превращение инстинктов путем соединения двух соседних серий актов оставило определенные следы в поведении некоторых роющих ос (*Ammophila sabulosa* L. и др.). Выкопав сначала норку, они закрывают ее, пустую еще, временной крышкой, затем (обычно уже на другой день!) охотятся, открывают временную крышку и помещают в эту же норку добычу и яйцо, завершая работу окончательным закрытием гнезда. С помощью индексов эту комбинацию двух соседних серий можно представить так: $(0 + B + 0 + 0 + E) + (A_1 + B_1 + C_1 + D_1 + E_1)$. Сократив на E (временное закрывание) и B_1 (удаление временной крышки), в своей комбинации дающие 0, получим искомого $(B + A_1 + C_1 + D_1 + E)$. Это — вторичная осиная, Sphecoid'ная фаза.

Возникший таким образом новый порядок действий в своей начальной стадии имел тот основной недостаток, что к месту заблаговременно приготовленного гнезда надо было доставлять взятую в случайных условиях охоты добычу и притом достаточно большую, чтобы ею одной могла насытиться личинка осы.

Однако новый порядок работы сам послужил основой для дальнейшего, в конечном итоге коренного превращения инстинкта снабжения, благодаря тому, что в приготовленную заранее ячейку явилась возможность складывать запас провизии для личинки не в один прием, как было до этого, а в несколько приемов. Соответствующее усложнение в деятельности осы-матери произошло по тому же принципу, что и предыдущее, т. е. путем выпадения отдельных актов в одной серии с присоединением остальных из соседней серии, без всякой перестановки их во времени. От этого превращения одних инстинктов в другие также сохранились определенные следы в деятельности некоторых роющих ос. Так, *Ammophila ignaria* Cress помещает в ячейку две гусеницы (иногда одну), причем дважды временно закрывает гнездо: сначала после приготовления ячейки и потом после откладки яйца на первую жертву (на вторую гусеницу яйцо не откладывается): $(0 + B + 0 + 0 + E) + (A_1 + B_1 + C_1 + D_1 + E_1) + (A_{II} + B_{II} + C_{II} + 0 + E_{II})$. Вычеркнув временное закрывание (E и E_1) и открывание (B_1 и B_{II}), дающие в итоге 0, получим формулу деятельности: $(B + A_1 + C_1 + D_1 + A_{II} + B_{II} + C_{II} + E_{II})$, скомбинированную, следовательно, из трех последовательных серий.

Данный способ усложнения инстинктов применялся частью и в дальнейшем, по мере возрастания числа жертв в ячейке в связи с уменьшением их размеров. Учитывая неразрывную последовательность при таком снабжении двух актов — охоты (А) и доставки добычи (С) в ячейку, предыдущую серию можно в более общей форме представить так: $[B + AC + D + (AC)_n + E]$, где $(AC)_n$ означают акты охоты соответственно числу n жертв, заготавливаемых уже после откладки яйца (D). Это — третья осиная, *Crabroid*'ная фаза.

С устройством предварительного помещения для сборов провизии, когда осы стали доставлять в ячейку добычу меньших размеров, но в большем количестве, качественный выбор добычи у них сильно расширился. В связи с этим способность ос парализовать добычу, приспособленная ранее к овладению одной достаточно крупной добычей, встретилась теперь большое затруднение, приведшее в общем к ошибкам в парализовании и, следовательно, к доставке в ячейку добычи, находящейся в различных физиологических состояниях. При таких именно условиях возник новый инстинкт — замедленного снабжения — доставки добычи в ячейку изо дня в день, по мере роста личинки. Из сравнительных данных выясняется, что первая причина замедления снабжения ячейки добычей кроется в унаследованном укладе жизни ос, установившемся в ходе ее исторического развития. Теперь возникло новое затруднение: оса, которая при обычном ускоренном способе снабжения может обеспечивать одну личинку в течение всего лишь одного дня или даже немногих часов, вынуждена теперь тратить на это целые недели. Так, самка *Bembex rostrata* L. за весь период своей деятельности обеспечивает 6—8 своих потомков, из которых половина может оказаться самцами — столь низка цифра размножения у этих ос! (8). Этот новый тип снабжения ячеек выработался как среди ос (*Sphegidae*, *Philantidae*), прикрепляющих яйцо головным концом к телу добычи, так и среди других (*Stizidae*, *Bembecidae*), прикрепляющих яйцо к жертве противоположным, абсорбальным концом. Хотя темпы работы этих ос сильно изменились, но порядок действий остался тот же: $[B + AC + D + (AC)_n + E]$. Это — четвертая осиная, *Bembecoid*'ная фаза.

Изменение условий снабжения, когда в одну ячейку стало доставляться несколько жертв, дало основание для возникновения еще другого инстинкта — откладывания яйца в пустую ячейку, т. е. до доставки в нее провизии. Необходимой предпосылкой столь глубокого изменения материнского инстинкта послужило сохранение у данных ос (*Stizidae*, *Bembecidae*) первичного способа откладки яйца — задним концом на тело жертвы. Очень важным моментом при зарождении инстинкта откладывания яйца в пустую ячейку явилась доставка в ячейку первой добычи. Отсрочка этого момента вплоть до вылупления личинки была лишь простым приспособлением. Но помещение добычи перед совершенно беспомощной и неспособной к самостоятельным передвижениям личинкой так, чтобы последняя, нагнувшись (под влиянием хотя бы собственной тяжести), могла сразу же достать жертву и притом в наиболее подходящем для нее месте, потребовало очень тонких приемов со стороны осы-матери, о которых трудно пока составить надлежащее представление ((3), стр. 94). Превращение материнских инстинктов здесь шло без комбинации соседних серий, но так, что акт принесения в ячейку первой добычи выпал, и оса начинает со следующего акта, т. е. с откладки яйца, теперь, следовательно, на стенку пустой ячейки: $[B + AC + D + (AC)_n + E] \rightarrow [B + 0 + D + (AC)_n + E] \rightarrow [B + D + (AC)_n + E]$. Это — пятая осиная, *Mopeduloid*'ная фаза.

Постепенное выкармливание личинки, вышедшей из яйца, отложенного в пустую ячейку, у некоторых одиночных складчатокрылых ос (из *Eumenidae*) доведено было до крайнего предела, когда оса-мать

в течение целого месяца могла выкормить всего лишь одну личинку (подобно *Synagris cornuta* L.). Однако это обстоятельство, столь ограничивавшее размножение данных форм, послужило условием для своеобразного превращения материнских инстинктов в той же группе складчатокрылых ос (*Diploptera*), приведшего в итоге к наиболее полному и совершенному развитию среди них осиной жизни (у *Vespidae*). Именно, при выдержанном замедленном снабжении оса-мать получила возможность доставлять личинке добычу в разжеванном виде, не допуская складывания ее в ячейке, а, наоборот, требовавшем подачи ее прямо в рот личинке. Характер добычи таких ос — маленькие гусеницы — весьма благоприятствовал этому. Кроме того, используя большой досуг при замедленном снабжении, оса-мать нарушала свой исконный порядок действия и стала одновременно выкармливать несколько личинок (вначале только двух). Затем последовало новое нарушение изначальной последовательности действий: разрыв цельного до этого акта постройки ячейки и включение в него следующую очередную акт откладки яйца, что дало в итоге частичную постройку ячеек, чередующуюся с откладкой яиц в них. К этому присоединились: применение нового строительного материала («осиной бумаги»), постройка «свободных» ячеек в виде цельного доступного со всех сторон комплекса их — «сота» и ряд других инстинктов. В конечном итоге одна оса-мать теперь в течение сезона стала производить целое племя себе подобных, тысячи особей, организованных в цельную общину, легко возбудимых, хорошо вооруженных, способных яростно защищать свое благополучие. Это — ново-осиная, *Vespoïd*'ная фаза.

Материнский инстинкт некоторых ос эволюционировал и в ином направлении, приведя к возникновению и развитию пчелиного уклада жизни, что составляет задачу следующего исследования.

Взгляды предыдущих исследователей на эволюцию особразных ((1-4, 11, 12) и др.) не дают сколько-нибудь полной картины эволюции инстинктов ос и во многих отношениях оказываются ошибочными.

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

Поступило
28 VI 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Bischoff, *Biologie der Hymenoptera*, Berlin, 1927. ² E. L. Bouvier, *Les habitudes des Bembex* (Monographie biologique), Extr. l'Année *Psychologique*, 1900, Paris, 1901. ³ Ch. Fertou, *Ann. Soc. Ent. France*, 79 (1910). ⁴ Ch. Fertou, *ibid.*, 80 (1911). ⁵ Ch. Fertou, *La vie des abeilles et des guêpes*, Paris, 1923. ⁶ С. И. Малышев, Докл. 7-го всесоюз. съезда физиол., М., 1947. ⁷ С. И. Малышев, *ДАН*, 58, № 6 (1947). ⁸ E. T. Nielsen, *Spolisa Zool. Mus. Hausiensis*, 7 (1945). ⁹ G. W. and E. Peckham, *On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps*, Madison (Wisc.), 1898. ¹⁰ G. W. and E. Peckham, *Wasps Social and Solitary*, Westminster, 1905. ¹¹ E. Roubaud, *Ann. des sciences nat. zool.*, 10, sér. 1 (1916). ¹² W. M. Wheeler, *Social Life among the Insects*, London, 1923.