

С. И. МАЛЫШЕВ

ПУТИ И УСЛОВИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПЧЕЛИНЫХ (HYMENOPTERA, APOIDEA)

(Представлено академиком Л. А. Орбели 13 IV 1950)

На основании морфологических данных установилось представление, что пчелы (Apoidea) произошли от роющих, или сфекоидных ос (Sphecoidea), а что от второй группы ос, так называемых вespoидных (Vespoidea), пчелы отстоят дальше. Вместе с этим принимается, что среди современных представителей сфекоидных ос не сохранилось таких, от которых в свое время взяли начало пчелиные⁽⁹⁾. Ввиду этого ряд авторов, касавшихся проблемы эволюции перепончатокрылых, вопрос о происхождении инстинктов пчелиных оставляет открытым^(1, 2, 10, 11).

В настоящей работе автор останавливается, прежде всего, на выяснении того пути, которым природа решила подобную же проблему в другой группе перепончатокрылых, среди вespoидных ос, а именно, складчатокрылых, *Diploptera*.

Возникновению повадок пчелиного типа среди *Diploptera*, как показало специальное исследование, предшествовала сложная история⁽⁸⁾. Кормление личинок медвяной пищей предполагает наличие ячейки — специального помещения, в которое доставляется эта пища и где происходит питание личинки. Кроме того, снабжение ячейки медвяной провизией всегда производится не в один прием, а в несколько. Отсюда ясно, что первые этапы осиной жизни, когда провизия (добыча) добывалась раньше устройства ячейки или же когда в заранее приготовленное помещение доставлялась всего одна добыча, в один прием, были еще слишком далеки от пчелиных повадок.

На следующих двух этапах, когда в заранее устроенную ячейку стало доставляться несколько жертв то массовым, то частичным («прогрессивным») способом, охотничьи повадки ос не могли все же непосредственно, без промежуточных ступеней замениться пчелиными. Это вытекает уже из того, что на обоих этих этапах оса-мать всегда откладывает яйцо на одну из жертв, приносимых в ячейку. При этом яйцо откладывается и фиксируется на теле жертвы не кое-как, но строго определенным способом: на специальном участке тела жертвы и в определенном положении. Таким образом, если оса не проявит своих охотничьих инстинктов и не внесет в ячейку добычи (как она это делает на данных и предыдущих фазах), то она и не сможет отложить яйца.

При дальнейшем развитии осиных инстинктов (5-я фаза), когда яйцо стало откладываться не на добычу, но на стенку пустой еще ячейки, трудность непосредственной замены осиной добычи пчелиным кормом (смесью меда и пыльцы) все же оставалась. Трудность эта заключалась не только в том, что оса-мать должна была при этом оставить свои охотничьи повадки и заменить их собиранием меда и пыльцы. Она

заклучалась особенно в том, что ей теперь вместо простого подсовывания добычи надлежало бы подавать новую, жидкую пищу сразу же ко рту личинки и притом так, чтобы не замочить ею тела личинки и не залепить ее дыхалец. Столь резкого изменения в повадках осы-матери мы не можем допустить.

Только на высшей фазе эволюции осиных инстинктов мы видим условия, приводившие к превращению осиных повадок в пчелиные. Теперь оса-мать получила возможность доставлять своей личинке, вышедшей из яйца, отложенного в пустую ячейку, добычу не в цельном, но в разжеванном виде, не допуская складывания ее в ячейке, а требовавшем подачи ее маленькими порциями прямо ко рту личинки. На почве именно этого инстинкта веспоидных ос и возник новый способ кормления ими личинок — не плотью и кровью других насекомых, но тем, чем питалась сама оса-мать — нектаром и пыльцой цветов.

Наибольший интерес для выяснения начальных моментов развития среди упомянутых «складчатокрылых» ос (*Diploptera*) инстинктов типа пчелиных представляют мазариды (*Masaridae*) — своеобразные «складчатокрылые» осы, распространенные почти исключительно в тропических и субтропических областях.

Хотя данные по биологии мазарид еще немногочисленны и кратки, но все же выясняется, что в повадках некоторых из них, гнездящихся в земле, нельзя не видеть отражения того момента, когда осиные инстинкты указанного высшего типа превращались в пчелиные. Так альпийский *Paraceramius lusitanicus* (Kl.), по Жиро (6), а также южноафриканский *Ceramius lichensteini* (Kl.), по Браунсу (3), и, возможно, некоторые другие гнездящиеся в земле мазариды комбинируют осиные повадки с пчелиными. Оставив совсем охотничьи инстинкты своих предков, они попрежнему откладывают яйцо в пустую ячейку, а вышедшую из него личинку выкармливают постепенно, изо дня в день, медвяной пищей, собираемой на цветах. Все это — характерные черты для данной ступени эволюции — полупчелиной фазы веспоидного тела.

В дальнейшем, когда мазариды приспособились к собиранию в массовом количестве более густой и концентрированной медвяной пищи, они получили возможность оставить прежний способ постепенного выкармливания своих личинок и перешли к новому — заготовлению в ячейке медвяной провизии ускоренным темпом в количестве, достаточном на весь период питания и роста личинки. Этого рода повадки наблюдаются среди мазарид другой группы — строящих свои свободные ячейки из минерального цемента не под землей, но на поверхности стеблей, камней или скал, например, у *Celonites abbreviatus* Vill., *Sayella eumenides* Spin. (4, 5). В этих случаях яйцо попрежнему откладывается в глубине пустой ячейки, затем следует заготовление полного запаса густой медвяной провизии, позади которой оставляется помещение для яйца — «выводковая камера». Это — характерные черты первично-пчелиной фазы веспоидного типа.

Среди мазарид произошла и дальнейшая эволюция их гнездовых инстинктов в сторону типично пчелиных. Об этом можно судить на основании имеющихся данных о гнездовых повадках пиринейской формы *Ceramius lusitanicus* Kl. (5). В этом случае яйцо провизорно откладывается на дно ячейки, затем заготавливается полный запас провизии, состоящей из густого медвяного теста, сформированного специальным образом. После этого на торчащий вперед выступ «хлебца» мазарида переносит свое яйцо, отложенное раньше. Таким своеобразным путем возникла высшая, вторично-пчелиная фаза веспоидного типа.

Исходным моментом для выяснения нашего основного вопроса — о происхождении настоящих, «сфекоидных» пчел — нам служат морфологические данные, по которым сфекоидные осы, а через них, следовательно, и настоящие пчелы взяли свое начало от веспоидных ос.

Совместно с последними или параллельно с ними сфекоидные осы прошли последовательный ряд фаз, начиная от первично-осиной и вплоть до откладывания яйца в пустую ячейку с постепенным выкармливанием вышедшей из него личинки добычей, приносимой в цельном виде (5-я фаза).

Но в дальнейшем сфекоидные осы пошли своеобразным путем. В то время как веспоидные осы на высшей фазе их развития перешли к кормлению личинок сочной разжеванной добычей, сфекоидные осы (микробембеки), наоборот, совсем оставили охотничьи повадки. Вместо этого они сделались сборщиками мертвых насекомых и их частей, чаще всего совсем уже высохших и твердых. При этом выкармливание личинки, выходящей из яйца, отложенного в пустую ячейку, они производят попрежнему постепенно.

Такого рода снабжение, представляя собою рудимент бывшего заготовления в ячейке парализованной добычи, явилось предпосылкой, побудившей осу кормить личинку тем, чем оса питалась сама и что она могла выделить личинке изо рта. Это и было тем моментом, когда сфекоидные осы подошли к пчелиным повадкам и откуда настоящие сфекоидные пчелы взяли свое начало. Этот основной интересующий нас момент получает определенное освещение и с третьей стороны — из рассмотрения гнездовых инстинктов наиболее примитивных по морфологическим признакам пчел, а именно, коллетовых, *Colletidae*. О глубокой древности *Colletidae* говорит и их широкое распространение по всем зоогеографическим областям. Это находит полное подтверждение и в биологической примитивности их среди всех остальных пчел. Так, встречающийся у нас *Colletes cunicularius* L., по некоторым своим основным повадкам, представляется более примитивным, чем какие-либо другие пчелы (?). Кроме того, входящие в состав *Colletidae* «замаскированные пчелы» (*Hylacinae*) не только сохранили более или менее толую внешность их своеобразных предков, но и унаследовали от них повадки собирания и перенесения медвяной провизии внутри себя с тем, чтобы потом выделить ее изо рта на стенки ячейки.

В повадках наиболее примитивных сфекоидных пчел три важнейшие момента (устройство ячейки, заготовление провизии и откладка яйца) получают определенное освещение. Как яркие следы пройденной ими раньше высшей осиной фазы у них проявляются два инстинкта: 1) откладка яйца на стенку ячейки (а не на провизию!) и 2) снабжение ячейки провизией, выделяемой изо рта (не приносимой на поверхности тела!). Их третий инстинкт — выделение изо рта на стенки ячейки жидкого секрета, затвердевающего в виде водонепроницаемой шелковистой пленки, является специфическим.

Выясняется, что этот новый инстинкт, направленный к изоляции медвяной провизии от вредного воздействия окружающей среды, мог возникнуть лишь после начала кормления личинки медвяной пищей. В этот начальный момент, при отсутствии специального инстинкта кормления личинки изо рта в рот, переходные формы с пчелиными повадками могли выделять изо рта приносимую ими медвяную пищу на посторонние предметы, доставленных в ячейку раньше в виде сухих скелетных образований, как это отмечено для достигших высшей ступени развития сфекоидных (бембекоидных) ос. Так как бембекоидные осы (*Microbembex*), доставляющие в ячейку сухих насекомых, выкармливают своих личинок изо дня в день, то и подача медвяной пищи, выделяемой изо рта на эти останки, также должна была осуществляться постепенно. Это была еще полупчелиная фаза сфекоидного типа.

Первоначальный инстинкт откладки яйца в глубине ячейки подвергся изменениям уже в начальной стадии развития сфекоидных пчел. Эти изменения произошли как в отношении места, так и времени откладки яйца. Попутно с редукцией инстинкта доставки в ячейку останков насе-

комых — этого последнего рудимента былых охотничьих повадок, шло смещение вверх яйца, пока оно не стало прикрепляться к потолку ячейки. Параллельно с этим шло и развитие инстинкта покрывания стенок ячейки шелковистой пленкой. В этих-то условиях выделение изо рта чистой слюны, наносимой в качестве изолятора на стенки ячейки, обособилось от выделения изо рта медвяной пищи и стало ему предшествовать.

Развитие инстинкта выстилания стенок ячейки сплошной шелковидной пленкой существенно отразилось на снабжении ячеек. Примитивные пчелы смогли оставить теперь прежний способ постепенного снабжения ячеек и стали производить массовую заготовку провизии — все той же медвяной кашицы, смешиваемой со слюной и выделяемой изо рта, как это еще и теперь наблюдается у «замаскированных пчел» (*Prosopis*).

Когда сфекоидные пчелы перешли к массовому заготовлению жидкой медвяной провизии, то в глубине ячейки не оставалось уже свободного места, где бы могли развиваться их личинки. При таком положении унаследованный ими от ос инстинкт откладки яйца раньше заготовления провизии выпал. В результате установились новые отношения: в ячейку, снабженную полным запасом провизии, пчела откладывает яйцо на потолок ячейки. Так возникла первично-пчелиная фаза сфекоидного типа.

Среди примитивных, коллетовых пчел, как среди мазарид, проявлялись характерные черты и вторично-пчелиной фазы: оформление медвяной провизии и откладка яйца на провизию.

Прослеживание дальнейшего эволюционного развития инстинктов пчелиных составляет особую задачу и выходит за пределы настоящего исследования.

Институт эволюционной физиологии и патологии
высшей нервной деятельности
им. И. П. Павлова и
Хоперский государственный заповедник

Поступило
5 IV 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. Armbruster, *Zum Problem der Bienenzelle*, Bücherei f. Bienenk., 4, Freiburg, 1920. ² H. Bischoff, *Biologie der Hymenoptere*, Berlin, 1927. ³ H. Brauns, *Zs. f. wiss. Ins-biol.*, 6 (1910). ⁴ F. Claude-Joseph, *Ann. Sci. nat. (zool.)*, Paris, (10), 13 (1930). ⁵ Ch. Ferton, *Ann. Soc. ent. France*, 70 (1901); 79 (1910). ⁶ S. Giraud, *ibid.*, (5), 1 (1871). ⁷ С. И. Малышев, *Русск. энтом. обзор.*, 18 (1923). ⁸ С. И. Малышев, *ДАН*, 65, № 4 (1949). ⁹ Ch. Michener, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 82, No. 6 (1944). ¹⁰ F. T. Nielsen, *Spolia Zool. Mus. Hanniensi*, 7, Skrifver Univ., Zool. Mus., 1945. ¹¹ W. M. Wheeler, *Social Life among the Insects*, London, 1923.