

О. М. ИВАНОВА-КАЗАС

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
У ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 17 II 1954)

Эмбриология перепончатокрылых представляет большой эволюционный интерес. В этой области в настоящее время накоплен уже значительный фактический материал. В настоящей статье делается попытка на основании собственных наблюдений и литературных данных наметить общую картину эволюции эмбрионального развития этого отряда.

Замечательное разнообразие биологии и высоко развитый инстинкт «заботы о потомстве» не могли не наложить свой отпечаток на эмбриональное развитие. По мере того, как изменялся образ жизни, происходили изменения и в онтогенезе.

Наиболее примитивными перепончатокрылыми являются первичнорастительной формы — пилильщики и, в частности, те из них, личинки которых ведут экзофитный образ жизни (⁵, ⁶). Литературные данные (⁸) указывают, что у них наблюдается и наиболее примитивный тип развития.

Довольно крупные яйца богаты желтком. Ранние стадии, повидимому, протекают так же, как у большинства насекомых. Из бластодермы образуются зародышевые оболочки: амнион и сероза. Обособление зародышевых листков происходит типичным образом: мезодермы — путем выселения клеток из медиовентральной части зародышевой полосы, энтодермы — путем врастания внутрь клеточных масс в области стомо- и проктодеума. Зародышевая полоска сегментируется.

Последующие органогенезы содержат так же мало своеобразного. Из яиц выходят гусеницеобразные личинки, снабженные глазами, антеннами, полным набором головных и грудных конечностей и 6—8 парами брюшных ног. Личинки пилильщиков снабжены высокоразвитыми и функционирующими нервной, дыхательной, выделительной и кровеносной системами.

У жалающих перепончатокрылых (⁷, ¹⁴) яйца обычно откладываются в специальные норки или ячейки, и мать снабжает пищу выходящих из них личинок. Вследствие этого личинки становятся малоподвижными, не способными к самостоятельному существованию. Глазки и брюшные конечности у них не образуются, антенны и грудные ножки представлены лишь зачатками (имагинальные диски), которые превращаются в соответствующие части лишь при метаморфозе.

Другой особенностью личинок всех высших перепончатокрылых является некоторое недоразвитие кишечника: средняя кишка не сообщается с задней, что делает дефекацию невозможной. Это имеет адаптивное значение — исключается загрязнение ячейки экскрементами. Лишь накануне метаморфоза, когда личинка перестает питаться, происходит дефекация.

Кроме этих черт недоразвития, у пчел и ос наблюдаются и некоторые незначительные изменения в течении эмбриональных процессов. Так, у них образуется только одна эмбриональная оболочка — сероза, а амнион редуцируется.

Гораздо более значительные изменения происходят в развитии муравьев (^{9, 15, 16}). Здесь наблюдаются три своеобразные черты:

1) Несмотря на значительное содержание желтка, борозды дробления очень глубоко врезаются в яйцо, что приводит в некоторых случаях к тотальному дроблению (*Azteca*).

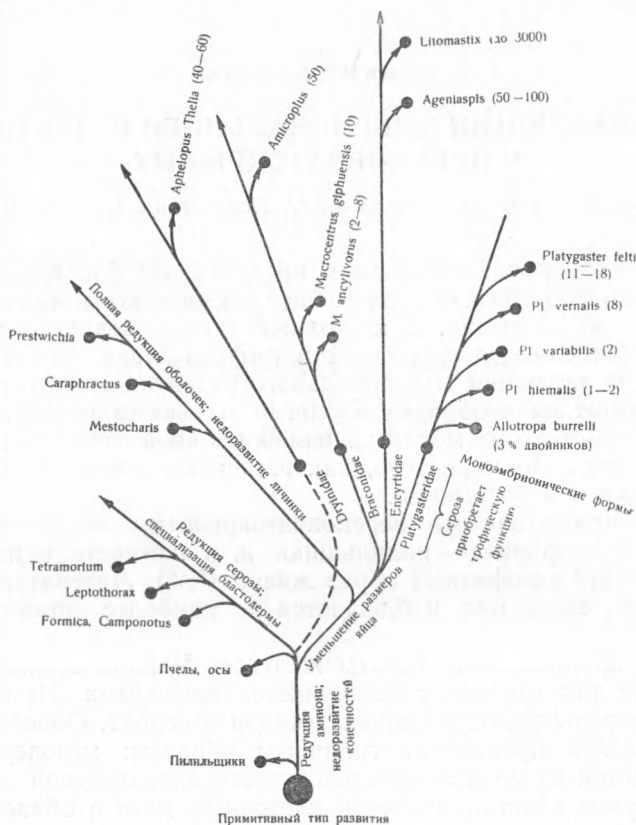


Рис. 1

2) В бластодерме рано дифференцируется ряд областей. Так, например, у *Camponotus* (¹⁵) спинная часть бластодермы состоит из тонкого плазматического слоя, в котором редко разбросаны ядра. В более толстой брюшной бластодерме различаются четыре зоны: передняя, состоящая из крупных, богатых желтком клеток — зачаток серозы; область из более мелких цилиндрических клеток — зародышевый диск; небольшой участок позади зародышевого диска, состоящий из немногих крупных клеток, склонных сливаться в синцитии; задний участок бластодермы, в клетках которого содержатся симбиотические бактерии (⁹). Последние две зоны при формировании зародыша оказываются внутри него и дегенерируют. Лишь некоторые из клеток, содержащих симбионтов, принимают участие в формировании средней кишки.

3) У муравьев происходит дальнейшая редукция эмбриональных оболочек. Лишь у немногих из них (*Camponotus*, *Formica*) сероза образуется полностью, у *Leptothorax* и *Murmyca* развитие серозы рано приостанавливается, у других муравьев сероза не образуется вовсе.

Все эти особенности развития муравьев можно считать проявлениями специализации развития. Биологические их причины остаются пока неясными.

В другом направлении происходила эволюция у паразитических перепончатокрылых — наездников. Наездники откладывают свои яйца на поверхность тела других насекомых или внутрь него. Преимуществом паразитического образа жизни является изобилие пищи. Поэтому у наездников развились приспособления, позволяющие на все более ранней стадии питаться за счет хозяина. Параллельно происходит обеднение яиц желтком и уменьшение их размеров. Питание за счет хозяина осуществляется двумя разными способами, и соответственно в эволюции эмбрионального развития наездников намечаются две линии. В первой линии (²⁻⁴) паразитическое питание становится возможным только после выхода личинки из яйца. Поэтому эволюция направлена в сторону укорочения периода эмбрионального развития за счет того, что личинка выходит из яйца все более и более недоразвитой, завершая свое морфологическое развитие уже в постэмбриональный период. Все эмбриональные процессы упрощаются. Оболочки, утратившие свою первичную защитную функцию, редуцируются. Последовательные стадии эволюции в этом направлении можно наблюдать в ряду: *Mesochorus* — *Capraea* — *Prestwichia*. У крайнего члена этого ряда, *Prestwichia*, из яйца выходит пузыревидная личинка крайне простого строения. Она не сегментирована и лишена каких бы то ни было конечностей. У нее отсутствуют нервная, дыхательная, выделительная и кровеносная системы и мускулатура. Все эти системы возникают одна за другой уже во время постэмбрионального развития. Хорошо развита и функционирует с самого начала только пищеварительная система.

У большинства эндопаразитических наездников появляется способность извлекать питательные вещества из тела хозяина еще на стадии зародыша (вторая линия эволюции). За время эмбрионального развития зародыш значительно увеличивается в объеме (¹). Важную роль в процессе эмбрионального питания принимает на себя сероза. Поэтому она не только не редуцируется, а достигает значительного развития и обособляется на все более ранних стадиях развития (у многих *Platygastridae* еще в самом начале дробления (¹²)). Это новое физиологическое качество создает для зародыша условия избыточного питания и открывает новые эволюционные возможности — возникает полиэмбриония.

Полиэмбриония возникает параллельно и независимо в четырех разных семействах: *Encyrtidae*, *Platygastridae*, *Braconidae* и *Dryinidae*. Последнее семейство относится к подотряду жалящих, но биологически близко к наездникам (паразитический образ жизни), почему здесь и наблюдаются конвергентные изменения в развитии (¹⁰). У *Platygastridae* (¹¹) и *Braconidae* (¹³) наблюдаются начальные фазы развития полиэмбрионии, когда из одного яйца развивается сравнительно немного личинок. У *Encyrtidae* полиэмбриония достигает наивысшей продуктивности: у *Litomastix truncatellus* (Dalm.) из одного яйца может развиваться до 3000 личинок (¹¹).

Все эти соображения можно выразить графически. Приведенная на рис. 1 схема является сравнительно-эмбриологической, а не филогенетической. Она изображает основные направления эволюции эмбрионального развития перепончатокрылых, а названия конкретных видов показывают лишь, какие из ныне живущих насекомых могут служить для иллюстрации того или иного этапа эволюции. Истинные филогенетические отношения между упомянутыми видами гораздо более сложны, но, по всей вероятности, не противоречат нашей схеме.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. М. Иванова-Казас, Усп. совр. биол., 25, № 1 (1948).
- ² О. М. Иванова-Казас, Зоол. журн., 29, 6 (1950).
- ³ О. М. Иванова-Казас, Тр. Лен. общ. естеств., 71, I (1952).
- ⁴ О. М. Иванова-Казас, Эптом. обозр., 32 (1952).
- ⁵ С. И. Малышев, ДАН, 58, 16 (1947).
- ⁶ С. И. Малышев, Журн. общ. биол., 10, № 1 (1949).
- ⁷ G. P. Baerends, J. M. Baerends van Roon, Tijdschrift Entom. 92, 53 (1949—1950).
- ⁸ V. Graber, Denkschr. Kais. Akad. Wissensch. Math.-Naturwiss. Classe, 57 (1890).
- ⁹ O. Hecht, Zs. wiss. Zool., 122, 173 (1924).
- ¹⁰ Kornhauser, J. Morph., 32, No. 2 (1919).
- ¹¹ R. W. Leidy, Fourth Internat. Congr. Entom. Ithaca (1928—1929).
- ¹² P. Marchal, Arch. Zool. Exper. Gener., 4 ser., 4, 485 (1906).
- ¹³ A. Paillot, Annal. Epiphyties, 6, 1 (1940).
- ¹⁴ R. E. Snodgrass, Anatomy and Physiology of the Honey-Bee, 1925.
- ¹⁵ H. Strindberg, Zs. wiss. Zool., 106, 1, (1913).
- ¹⁶ H. Strindberg, Zool. Anz., 41 (1912), 45 (1915), 50 (1918).