Доклады Академии наук СССР
1955. Том 104, № 1

ЗООЛОГИЯ

Г. А. ВИКТОРОВ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТИЗМА НАЕЗДНИКОВ (HYMENOPTERA)

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 24 III 1955)

Вопросы происхождения и эволюции паразитизма наездников представляют большой интерес для выяснения филогенетических взаимоотношений внутри отряда перепончатокрылых. Наиболее подробно эта проблема разрабатывалась в последние годы С. И. Малышевым ([3], [4]), который положил в основу своих филогенетических построений эволюцию инстинктов перепончатокрылых. Согласно концепции этого автора, паразитические перепончатокрылые произошли от галлообразующих Symphyta, близких к современным Cephidae. Начальным этапом формирования паразитизма предполагается переход части этих форм к инквилинизму в галлах родственных видов. В последующем личинка инквилина целиком перешла на питание хозяином галла. Закрепление паразитизма сопровождалось расширением круга хозяев за счет других эндофитных личинок насекомых (рогохвостов, усачей, златок). В ходе дальнейшей эволюции произошел переход к паразитизму на свободно живущих хозяевах (панискоидная фаза), связанному с возникновением инстинктов временной парализации хозяев, облегчающей яйцекладку. От подобных эктопаразитических наездников Малышев выводит примитивных жалоносных, у представителей которых также встречается временная парализация добычи (Tiphiidae). Характерной чертой этой концепции является, таким образом, признание происхождения жалоносных перепончатокрылых от достаточно специализированных эктопаразитических наездников (типа Paniscus). На разборе справедливости этого положения Малышева мы и остановимся в дальнейшем, не затрагивая вопросов происхождения паразитизма наездников в целом.

Для выяснения интересующего нас вопроса представляется уместным обратить внимание на особенности эктопаразитизма наездников, представляющего собой, несомненно, первую ступень развития паразитического образа жизни. К сожалению, вследствие того, что цикл развития ряда весьма примитивных представителей паразитических перепончатокрылых (Stephanidae, Megalyridae) прослежен недостаточно, приходится ограничиваться данными по более хорошо изученным группам (Ichneumonidae, Braconidae, Chalcidoidea).

Среди сем. Ichneumonidae наиболее примитивные морфологические формы относятся к трибе Ephialtini подсем. Pimplinae (Ephialtes, Epiurus и др.) ([6]). Для представителей этой группы характерен паразитизм на скрыто живущих хозяевах (ксилофаги, обитатели плодов, закоконировавшиеся гусеницы). Самки этих наездников необратимо парализуют хозяина и откладывают яичко свободно на его тело или вблизи него. Выходящая из яйца подвижная личинка развивается эктопаразитически. Так ведут себя, например, Ephialtes extensor Tasch., Calliephialtes sp., Epiurus ventricosa Tschek., Ep. detrita Holmgr., Iseropus roborator F. Сходный образ жизни известен и у других представителей подсем. Pimplinae, например у Rhyssa persuasoria L., Xylonomus brachylabris Kriechb. и X. irriga-

tor F. Аналогичное явление наблюдается у ряда видов подсем. Cryptinae, заражающих закоконировавшихся гусениц бабочек и личинок перепончатокрылых.

По сравнению с рассмотренными случаями эктопаразитизм видов Paniscus и Polysphincta, на который ссылается Малышев (4), представляет собой, несомненно, более сложное вторичное явление. Достаточно указать на своеобразные приспособления яиц и личинок этих наездников, служащие для прикрепления к покровам хозяина, а также на их способность проводить бо́льшую или меньшую часть личиночного развития на свободно живущем хозяине, подвергаясь иссушающему действию климатических факторов. У этих наездников наблюдается временная парализация хозяина, после которой его активность полностью восстанавливается. Временное прекращение движений хозяина после укола яйцекладом отмечалось и у некоторых эндопаразитических представителей сем. Ichneumonidae, например у Phaeogenes nigridens Wesm., откладывающего яйца в куколок кукурузного мотылька. У большинства же видов рассматриваемого семейства, обладающих более специализированными формами паразитизма, инстинкт парализации хозяина не встречается. Таким образом, в пределах сем. Ichneumonidae мы наблюдаем не становление этих инстинктов, а их деградацию с переходом от примитивных форм к более специализированным.

Аналогичную картину представляет развитие паразитизма в других крупных группах наездников. Так, парализация хозяев среди браконид приурочена к эктопаразитическим видам, развивающимся за счет скрыто живущих хозяев. Образ жизни их весьма сходен с кратко описанной выше биологией примитивных ихневмонид из трибы Ephialtini. Так ведут себя, в частности, Habrobracon brevicornis Wesm. и H. juglandis Ashm., Bracon cephi Gah., Br. piger Wesm., неотропические Ipobracon grenadensis Ashm. и I. dolens Cam., Glyptomorpha (Stenobracon) deesae Cam.

Среди хальцид аналогичный образ жизни свойственен многим эктопаразитическим представителям сем. Pteromalidae, Eulophidae, Elasmidae и Eurytomidae (5). Напротив, среди представителей браконид и хальцид, обладающих более сложными формами паразитизма, парализация хозяев не наблюдалась.

Приведенные данные достаточно ясно показывают, что представители основных групп наездников в ходе своей эволюции не только не приобретали инстинктов, приближающихся к повадкам жалоносных перепончатокрылых, а, напротив, утрачивали имевшиеся у них черты сходства с последними. В пользу дивергентной эволюции наездников и Aculeata говорят также факты из области морфологии и эмбриологии перепончатокрылых. В частности, наличие у некоторых примитивных жалоносных (Bethylidae) архаического признака — подвижно сочлененной с остальной грудью переднеспинки — делает необоснованными попытки выводить подотряд Aculeata непосредственно из современных групп наездников, у которых переднеспинка полностью слита с грудным отделом тела. Большой интерес представляет в связи с этим до сих пор, к сожалению, не опубликованные материалы докторской диссертации Г. А. Костылева (2). На основании тщательного морфологического анализа различных представителей перепончатокрылых указанный автор приходит к выводу об искусственности границы между подотрядами Parasitica и Aculeata и о происхождении высших перепончатокрылых рядом независимых стволов от общего корня гипотетических предков — «пранаездников».

По данным недавно опубликованной работы О. М. Ивановой-Казас (1), совершенно различными путями шла эволюция и эмбриогенеза паразитических и жалоносных перепончатокрылых. У последних зародышевое развитие испытывает лишь второстепенные изменения, заключающиеся в редукции у пчел и ос амниона, тогда как серозная оболочка продолжает существовать. Более сильные изменения отмечены у муравьев, где наряду с дальнейшей редукцией эмбриональных оболочек у некоторых видов на-

блюдается переход к тотальному дроблению. Напротив, онтогенез наездников испытывает глубокие изменения в связи с совершенствованием приспособлений к паразитическому образу жизни (выход личинки из яйца на все более ранних стадиях индивидуального развития, формирование трофических оболочек, обеспечивающих усвоение развивающимся зародышем пищевых материалов из организма хозяина).

Таким образом, данные морфологии, эмбриологии и паразитологии перепончатокрылых согласно указывают на дивергентное развитие жалоносных и паразитических перепончатокрылых. Характерными чертами эволюции последних являются сохранение инстинктов взрослых особей в общем на исходном уровне и сильные изменения онтогенетического развития в направлении усовершенствования приспособлений к паразитизму. Напротив, в эволюции жалоносных основную роль играет прогрессивное развитие имагинальных инстинктов, приводящее независимо в ряде групп к колониальному образу жизни, тогда как индивидуальное развитие не претерпевает резких изменений.

Изложенные данные позволяют признать несостоятельными попытки искать корни происхождения жалоносных перепончатокрылых среди современных групп наездников. Значительно более близкой к истине представляется концепция Г. А. Костылева, принимающая существование нескольких самостоятельных стволов высших перепончатокрылых, происходящих от общего корня гипотетических предков, близких к цефоидным пилильщикам.

Поступило
15 III 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] О. М. Иванова-Казас, ДАН, 96, № 6, 1265 (1954). [2] Г. А. Костылев, Монография ос СССР. Морфология, систематика и географическое распространение настоящих ос. Диссертация, М., 1941. [3] С. И. Малышев, ДАН, 58, № 6, 1207 (1947). [4] С. И. Малышев, Ж. общ. биол., 10, № 1, 13 (1949). [5] C. P. Clausen, Entomophagous Insects, N. Y.— London, 1, 1940. [6] H. D. Pratt, Ann. Entom. Soc. Am., 32, 4, 727 (1939).