

Стратегии эволюционного успеха насекомых

А.П.Расницын

Как хорошо известно, класс насекомых (Insecta) — самая успешная группа живых организмов, у которых нет конкурентов, по крайней мере, в отношении таксономического разнообразия. По последним данным, насекомых более миллиона (1 070 781) видов, что составляет около четырех пятых от всех членистоногих (1 302 809), или артропод (Arthropoda), и две трети от общего числа видов царства животных (1 659 420) [1–3]*. Однако причины тому вовсе не очевидны и заслуживают обсуждения.

Сразу оговорюсь, что выдающегося разнообразия «добились» не все насекомые, а только крылатые. Их действительно большинство, а вот первичнобекрылых всего чуть более тысячи видов (574 — щетинохвосток, Zygentoma, и 514 — древнечелюстных, или Archaeognatha). Эта весьма скромная группа уступает в разнообразии наземным членистоногим из другого класса — ракообразных (Crustacea) и даже одному из его подотрядов — мокрицам (Oniscidea), которых около 4000 видов (рис.1). Можно с уверенностью сказать, что главной предпосылкой успеха насекомых было обретение способности к полету. Но лишь предпосылкой, по-

* Если не оговорено особо, здесь и далее все численные данные взяты из указанных публикаций.

© Расницын А.П., 2015.



Александр Павлович Расницын, доктор биологических наук, заведующий лабораторией артропод Палеонтологического института им.А.А.Борисяка РАН. Заслуженный деятель науки РФ (2001), кавалер Ордена Дружбы (2012), лауреат премии имени Ханса Раусинга (2003 и 2009). Область научных интересов — палеоэнтомология (в особенности перепончатокрылых), теория эволюции, методология филогенетики, систематики и таксономической номенклатуры.

скольку появление крыльев и умение летать не только открыло насекомым широчайшие возможности прогресса, но и создало проблемы. Но об этом чуть позже.

Для начала кратко напомним, на протяжении жизни насекомые проходят несколько стадий развития, что сопровождается глубокой внутренней и внешней перестройкой организма — метаморфозом. В зависимости от числа стадий он может быть двух типов: геми- и голометаморфоз (от греч. ημι- — полу-, ολόζ — целый, полный и μορφοσιζ — превращение). Крылатые насекомые с неполным превращением (Hemimetabola) проходят три стадии (яйцо, личинка и взрослая особь), а с полным (Holometabola) — на одну больше (добавляется стадия куколки). У Hemimetabola личинки (нимфы) похожи на взрослых (имаго) не только по облику, но и по образу жизни. У Holometabola все не так — их личинки и куколки, как правило, сильно отличаются от имаго и морфологически, и биологически.

Среди крылатых насекомых наибольшего разнообразия достигли четыре отряда с полным превращением: 392 415 вида у жесткокрылых, или жуков (Coleoptera), 158 570 — у чешукрылых, или бабочек (Lepidoptera), 160 591 — у двукрылых (Diptera), 155 517 — у перепончатокрылых (Hymenoptera). Приближаются к этим «рекордсменам» два отряда насекомых с неполным превращением: полужесткокрылые (Hemiptera) с 104 165 видами и прямокрылые (Orthoptera) с 24 481 видами (рис.2).



Рис.1. Мокрица-броненосец обыкновенная (слева) и щетинохвостка махилис (flickr.com).

Такое расширение видового богатства заставляет обратить особое внимание на важность преобразований в индивидуальном развитии (онтогенезе) насекомых и роль таких изменений в достижении эволюционного успеха. Дело в том, что упомянутые проблемы адаптации, возникшие с приобретением крыльев, в первую очередь касаются именно онтогенеза, точнее, только той его

стадии, когда собственно появляются крылья и возможность летать. В остальном же (по организации и адаптации постэмбриональных стадий) предки крылатых насекомых должны были быть весьма похожи, но при этом крылатые и бескрылые (точнее, летающие и нелетающие) стадии были вынуждены жить в существенно разных условиях, что не могло не отразиться на их приспособ-

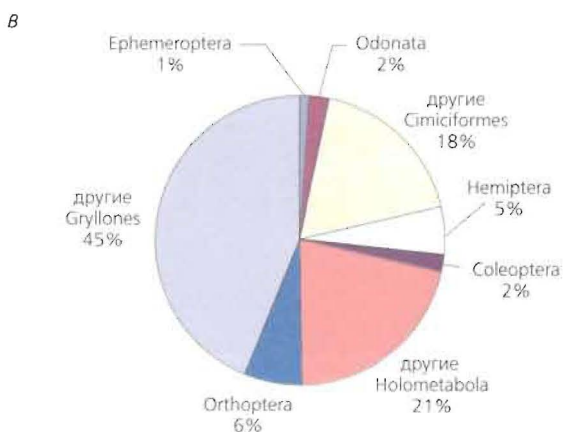
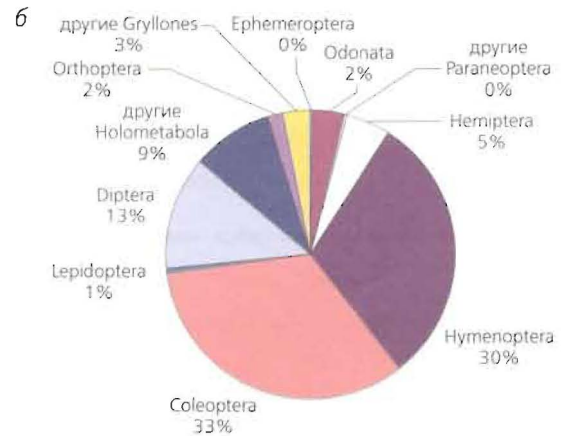
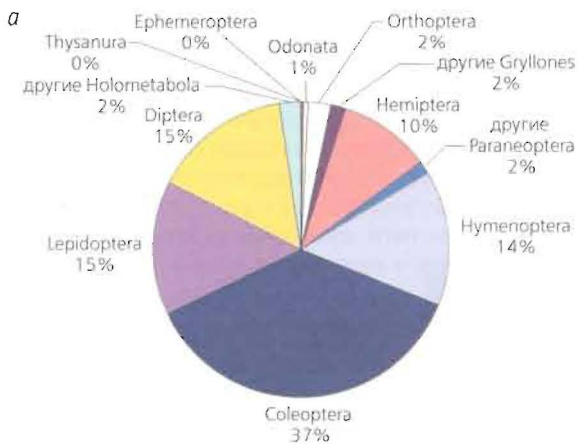


Рис.2. В современной фауне (а; в диаграмме использованы данные из постоянно обновляемого международного научного журнала по зоологии «Zootaxa» [1—3]) очевидно подавляющее разнообразие Holometabola — насекомых с полным превращением (Hymenoptera — перепончатокрылые, Coleoptera — жуки, Lepidoptera — бабочки, Diptera — двукрылые, т.е. комары и мухи), но так было не всегда. В мезозое (б; данные по знаменитому верхнеюрскому местонахождению Каратау в Казахстане, около 160 млн лет [4]) это доминирование кажется еще большим, но не надо обманываться: в захоронение чаще попадают хорошо летающие насекомые, а среди них особенно много с полным превращением. А в палеозое (в; цифры по не менее знаменитой нижнепермской Чекарде на Урале, около 175 млн лет [5]) их было меньше четверти даже несмотря на это преимущество.

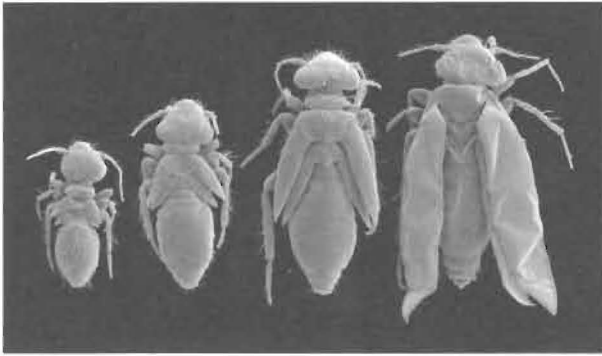


Рис.3. Микрофотография нимф одного из представителей отряда сенокосов, малозаметных насекомых с неполным превращением (сеноеды включены в Paraneoptera на рис.2, а, б и в Cimiciformes рис.2, в) [8].

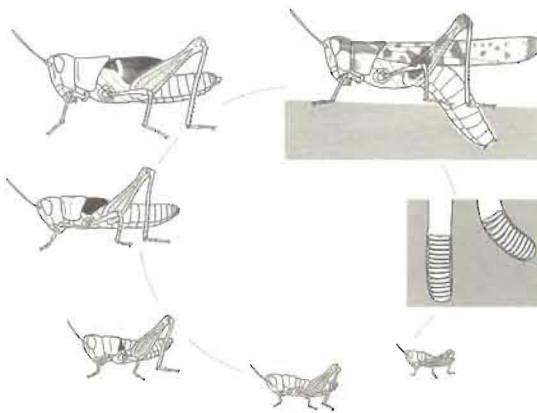


Рис. 4. Схема развития саранчи (яйца, нимфы и взрослая самка за откладкой яиц).



Рис.5. Зимовочное скопление клопа *Oxycarenus lavaterae* на дереве.

Фото П.Вршанского (Peter Vrškanský)

собственности. И действительно, вся дальнейшая эволюция насекомых была направлена на преодоление этого противоречия, которое осуществлялось самыми разными способами и, естественно, с разной эффективностью [6, 7].

Мыслимы, по крайней мере, три пути преодоления описанного противоречия: сглаживание различий между летающими и нелетающими стадиями с помощью уподобления либо бескрылым крылатым, либо наоборот, а также развитие у них независимых адаптаций — у каждой к собственным обстоятельствам. Эти три направления не взаимоисключающие, но все же они достаточно хорошо различимы. Уподобление бескрылых стадий крылатым (рис.3) легко осуществимо путем удлинения эмбрионального развития (эмбрионизации), когда все большая часть онтогенеза оказывается спрятанной в яйцо [9]. Но эмбрионизация всегда ограничена, ведь бескрылые в любом случае не могут летать. Не все адаптивные функции полета необходимы для неполовозрелых стадий развития, но функция избегания опасности высокоактуальна, поэтому неудивительно, что пошедшие по этому пути насекомые (цикадовые и прямокрылые) обзавелись альтернативным механизмом — прыжком, равно доступным для крылатых и бескрылых (рис.4). У клопов, потомков цикадовых, прыжок в этой функции был заменен пахучими железами (рис.5). Многие другие насекомые, пошедшие по пути эмбрионизации (тараканы, термиты, уховертки, эмбии, сеноеды и др.), преодолевали то же противоречие уходом в укрытия, где полет вообще неважен, а если и используется, то преимущественно или даже исключительно в связи с размножением и расселением (рис.6).

Альтернативный путь сближения адаптивных свойств ранних и поздних стадий развития путем



Рис.6. Метаморфоз американского таракана *Periplaneta americana*.

<http://narragansettpestcontrol.com>



Рис.7. Некоторые из крылатых насекомых, потерявших крылья (flickr.com): вверху слева направо — один из группы оранжевых кузнечиков и ледничник (родственник скорпионницы), внизу — светлячок и эмбия.

отказа от полета или сокращения его адаптивной роли полета реализовывался многократно и на самой разнообразной основе. Утрата полета (рис.7) — явление в общем-то обычное в большинстве групп насекомых (кажется, кроме тех, которые развиваются в воде), но, очевидно, не слишком перспективное: оно никогда не ведет к большому таксономическому разнообразию. Менее радикальное сведение функций полета только к обеспечению репродукции и расселения, нередко сопровождающееся кратковременностью (эфемерностью) крылатой стадии (рис.8), распространено очень широко и возникает на самой разной основе. Некоторые примеры я уже приводил (насекомые, пошедшие по пути эмбрионизации, пожалуй, кро-



Рис.8. Поденка — век короткий.

Фото П. Вршанского

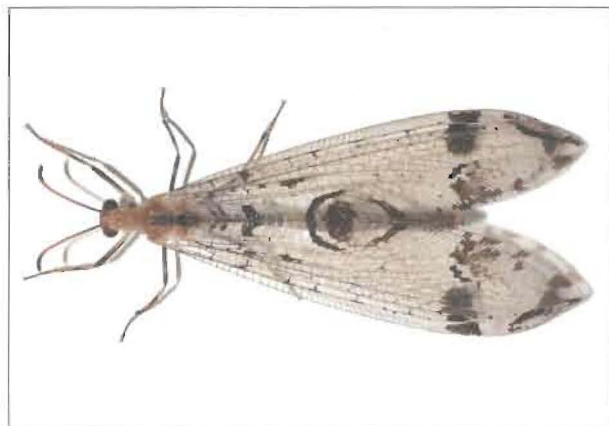
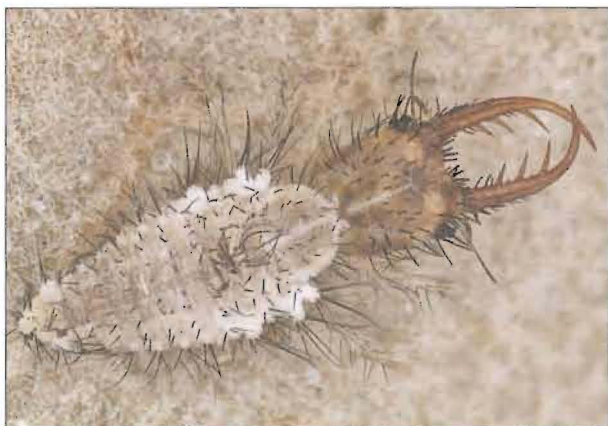


Рис.9. Личинка и взрослый муравьиный лев (flickr.com) — страшный подземный хищник и безобидное (с виду) воздушное создание, тоже небезопасное для всякой мелочи вроде тли.

ме тараканов), о других примерах речь впереди. Но сначала обратимся к третьей, самой характерной стратегии эволюционного успеха крылатых насекомых.

Независимая адаптация и, соответственно, дивергенция ранних и поздних стадий развития, казалось бы, решает наилучшим образом проблему приспособления адаптивно различных крылатых и бескрылых организмов (рис.9). Однако она порождает и серьезную проблему, не имеющую простого решения. Специализированная бескрылая форма должна быть превращена в иначе специализированную крылатую, что требует решения сложных морфогенетических задач, отнимает много времени и энергии. Фактически в течение одного онтогенеза строятся два совсем разных организма

(рис.10), что равноценно сложному жизненному циклу с чередованием поколений, одно из которых не размножается (дает только одного потомка на родительскую особь). При этом куколка насекомых с полным превращением, очевидно, выполняет функцию яйца. По пути двойных морфогенетических затрат пошли отнюдь не только Holometabola, но и другие группы насекомых, особенно развивающиеся в воде (стрекозы, поденки, веснянки), и для них проблема затрат на превращение нимфы в имаго тоже вполне актуальна.

Как это ни удивительно, совершенно не экономичная стратегия морфоэкологической дивергенции оказалась у насекомых самой выигрышной, а в некоторых случаях (у бабочек и двукрылых) протекает даже без значительного упрощения или эфемеризации личинки и/или имаго (если, конечно, не считать упрощенной специализированную личинку высших двукрылых). Для двукрылых дополнительной причиной гигантского эволюционного успеха, перевесившей затратность их онтогенеза, очевидно оказалось фантастическое совершенство полета (рис.11), по крайней мере отчасти связанное с предельной олигомеризацией его механики (морфологически двукрылый полет с соответствующим преобразованием скелета и мускулатуры груди) и приобретением жужжалец — совершенного стабилизатора полета (см. рис.11, справа).

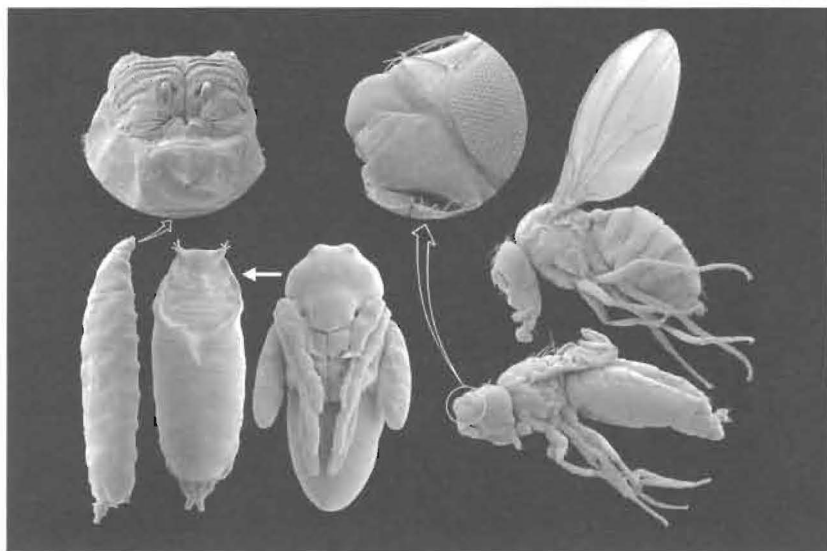


Рис. 10. Стадии развития плодовой мушки-дрозофилы: внизу справа налево: личинка, пупарий (затвердевшая шкурка личинки, скрывающая куколку), куколка и новорожденная муха; вверх: голова личинки, часть головы новорожденной мухи с пузырьком, помогающим ей выйти из субстрата наружу, и взрослая муха [8].

Причины эволюционного успеха бабочек менее понятны. Несомненно, что здесь велика роль чешуйчатого покрова, его терморегуляторная функция, об-



Рис. 11. Журчалка неподвижно висит в воздухе (flickr.com). Справа — рисунок мухи и микрофотография ее жужжальца [6]. Пара этих органов стабилизирует полет, вибрируя с той же частотой, что и крылья, но в противофазе с ними.

легчающая быстрый разогрев и взлет насекомого в случае опасности, а также его автотомический эффект, позволяющий спастись от хищников и разного рода ловушек (паутины, мокрых и липких поверхностей) ценой потери некоторого числа чешуек. Очевидная роль чешуйчатого покрова в не имеющем параллелей разнообразии и изощренности окраски бабочек также усиливает их приспособленность. Однако пока все-таки не очевидно, что этих факторов было достаточно для эволюционного успеха чешуекрылых.

В отличие от бабочек и двукрылых, эволюционный успех перепончатокрылых и жуков невозможно понять, не обращаясь к вопросу рациона-

лизации их онтогенеза. Наиболее понятно с перепончатокрылыми, которые пошли по пути глубокого упрощения личиночной стадии развития и соответствующего уменьшения объема куколочного морфогенеза. Личинки низших пилильщиков (Xyelidae, Tenthredinoidea) по уровню организации вполне соответствуют гусеницам бабочек, но уже скрытоживущие (эндофитные) личинки рогахвостов значительно упрощены. У высших перепончатокрылых (наездников, ос, пчел и муравьев) личинки скорее соответствуют средним стадиям эмбриогенеза бабочек, при этом в некоторых случаях личинки даже совмещают интенсивный морфогенез с активным питанием [6]. Начиная

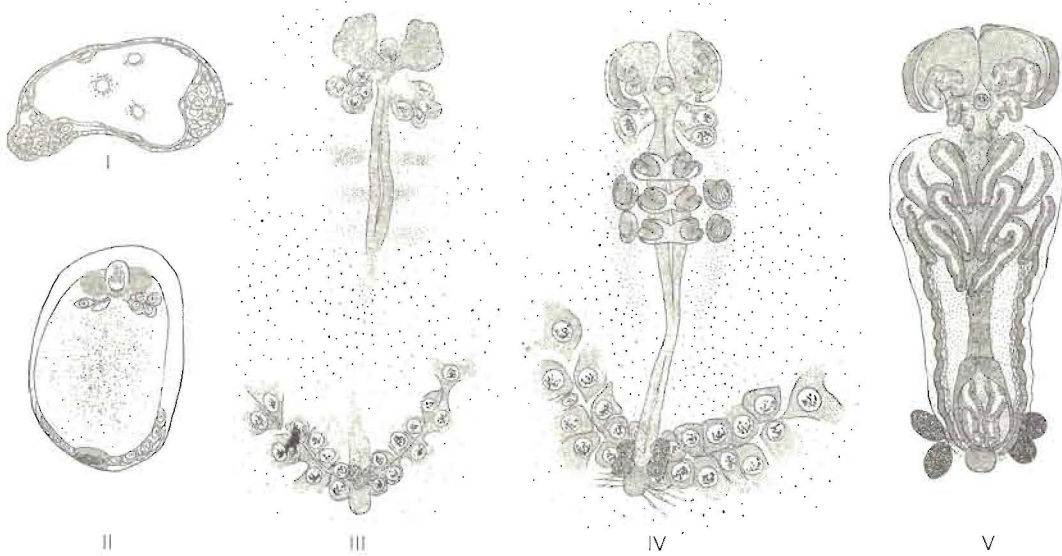


Рис. 12. У крохотного водяного наездника прествичии, паразита в яйце жука-плавунца, развитие снова стало прямым: фактически эмбрион, минуя личинку, прямо превращается в куколку. «Личинка» питается и растет на стадиях II—IV, на стадии V это уже почти куколка [10].

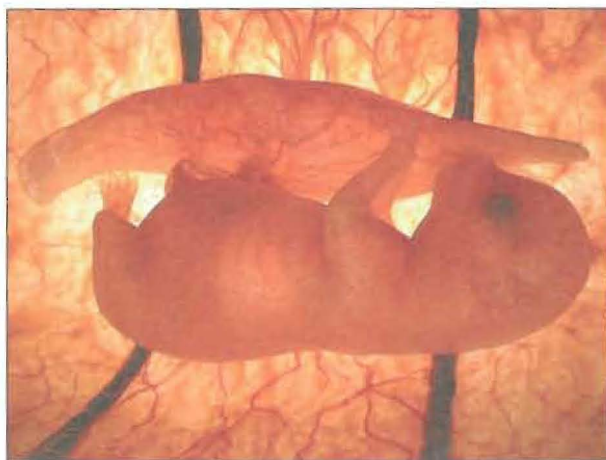


Рис.13. Личинка наездника (www.flickr.com), которая высасывает живого паука, и эмбрион собаки (кадр из фильма «Extraordinary Animals in the Womb» производства «National Geographic»).

с выхода из яйца, развитие идет непрерывно, без линек, и эмбрион превращается в куколку (рис.12). Глубокая рационализация развития высших перепончатокрылых (его выпрямление с сокращением необходимого объема морфогенетических преобразований) оказалась возможной благодаря совершенствованию поведения взрослых особей, овладевших надежными способами обеспечения потомства пищей и защитой. По существу эволюционный успех перепончатокрылых достигнут на том же пути, что у млекопитающих и птиц. Особенно наглядна параллель между паразитизмом эмбриона млекопитающего на матери и паразитизмом личинки наездника на добыче, приготовленной для него его матерью (рис.13).

Иная ситуация сложилась у самой успешной по числу видов группы живых организмов — жуков. Среди них тоже есть такие, которые пошли по пути глубокой рационализации развития в условиях изощренной заботы о потомстве и также добились в этом взрывного успеха. Прежде всего к ним относятся догоносики и их сородичи — самая богатая видами группа жуков. Но все-таки для жу-

ков это частный случай. Их магистральный путь — сближение образа жизни и в разной степени строения личинок и имаго в условиях адаптации к более или менее скрытому образу жизни. Это достигается, как правило, превращением передних крыльев в жесткие надкрылья, защищающие крылья при перемещении в скважинах субстрата. Полет при этом обычно сохраняется и иногда (например у златок) даже оказывается быстрым, но практически никогда не бывает маневренным, как у перепончатокрылых и бабочек, а тем более — как у двукрылых. Большинство жуков летают медленно, словно на пределе своих возможностей (я бы сказал — на постоянном форсаже), а некоторые и вовсе обходятся без полетов. Но это не помешало жукам стать самой богатой видами группой живых организмов. Вероятно, сохранение хотя бы такого полета в сочетании с мощной пассивной защитой (очень жесткими покровами) и способностью быть активными одновременно и в открытом пространстве, и в толще субстрата перевесили все негативные аспекты их стресса и развития. ■

Литература

1. Zhang Z.-Q. Animal biodiversity: An introduction to higher-level classification and taxonomic richness // Zootaxa. 2011. V.3148. P.7—12.
2. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013) / Ed. Z.-Q.Zhang // Zootaxa. 2013. V.3703. №1. doi:10.11646/zootaxa.3703.1.1
3. Aguilar A.P., Deans A.R., Engel M.S. et al. Order Hymenoptera // Zootaxa. 2013. №3703. P.51—62.
4. EDNA, 2014. TheEDNA fossil insect database: <http://edna.palass-hosting.org/search.php> (accessed Dec. 2014).
5. Аристов Д.С. Тип Arthropoda / Жужгова Л.В., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. Разрез Чекарда — местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений // Пермь, 2015.
6. Распицын А.П. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции отроггенеза насекомых // Энтомол. обозр. 1959. Т.38. №3. С.548—553.
7. Тихомирова А.Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М., 1991.
8. Grimaldi D., Engel M.S. Evolution of the insects. Cambridge, 2005.
9. Захваткин А.А. К вопросу о происхождении личинок Holometabola / Сб. научных работ. М., 1953. С.195—203.
10. Иванова-Казас О.М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. М., 1961.