

А. П. Расницын

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МОРФОГЕНЕЗА
И РОСТА В ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ**

[A. P. RASNITSYN. CERTAIN ASPECTS OF THE INTERRELATIONS BETWEEN MORPHOGENESIS AND GROWTH IN THE EVOLUTION OF ONTOGENESIS OF INSECTS]

Морфогенез и рост, составляющие содержание онтогенеза, связаны между собой сложными и противоречивыми, часто антагонистическими отношениями (Шмальгаузен, 1935а). Эти отношения нередко оказываются объектом важнейших эволюционных изменений, так что изучение соответствующих этапов эволюции без их анализа оказывается очень трудным. К сожалению, анализ взаимоотношений процессов морфогенеза и роста обычно проводится лишь в самой общей форме и мало используется при изучении конкретных филогенезов, где его применение может быть очень полезным. В частности, нам кажется очень перспективным такой подход к анализу эволюции онтогенеза насекомых, так как отношения между морфогенезом и ростом здесь меняются особенно сильно.

Настоящая статья представляет собой попытку анализа эволюции онтогенеза насекомых (главным образом на уровне становления надотрядовых группировок) с точки зрения филогенетических изменений во взаимоотношениях между морфогенезом и ростом. При этом особенностям самих процессов морфогенеза и роста уделяется меньшее внимание — лишь в тех пределах, в которых это необходимо для анализа их взаимоотношений.

Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю признательность С. П. Маслову за большую помощь в обсуждении возникавших в ходе работы проблем, Б. Б. Родендорфу и А. Г. Шарову за ценные советы.

РОСТ

Понятие «рост» определяется разными авторами по-разному. Так, Шмальгаузен (1935б : 8) понимает под ростом «увеличение массы активных частей организма, при котором количество свободной энергии в организме возрастает. . . Отложение резервных веществ, продуктов выделения, простое всасывание воды (набухание) . . . не есть рост организма. С другой стороны, увеличение массы живых частей организма за счет внутренних запасов (например, желтка в яйце) следует называть ростом». Однако в примечании редакции сборника говорится: «Положение о том, что отложение резервных веществ (жиров) не представляет собой процессов роста, . . . весьма спорно. Поскольку резервные жиры легко при изменении условий могут превратиться в активные вещества, используемые в организме как источник энергии и материал для синтеза других соединений, нет принципиальных оснований для того, чтобы не считать увеличение их массы процессом роста» (стр. 9).

Не вдаваясь в детальный анализ этого вопроса, мы условно приняли здесь следующее определение роста: рост есть увеличение массы организма за счет внешних источников, т. е. в результате питания, ассимиляции. Соответственно этому увеличение массы организма в результате накопления резервных веществ понимается как рост. Увеличение массы зародыша за счет желтка, так же как и другие случаи превращения резервных веществ в активные, не считается ростом.

Такая трактовка роста обусловлена тем, что почти все данные по росту насекомых относятся к увеличению массы всего организма. Достаточных данных по интенсивности роста активных тканей ни в эмбриональный, ни в постэмбриональный период мы не имеем, тем более, что активные и, Пассивные ткани организма вообще с трудом поддаются разграничению.

МОРФОГЕНЕЗ

Под морфогенезом мы понимаем качественные онтогенетические изменения строения организма, появление и исчезновение органов (исключая патологические изменения).

СТАДИИ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ

В современной литературе многие работы посвящены употреблению терминов «личинка», «нимфа» и т. д. (Davies, 1958; Popham, 1958). Поэтому нам казалось полезным пояснить, в каком объеме эти понятия использованы в настоящей работе.

Преимагинальные возрасты *Thysanura*, ранние возрасты *Palaeoptera* и активные предкулольные возрасты *Oligoneoptera*, согласно ряду авторов (Захваткин, 1953а; Шаров, 1957а, и др.), обозначены как личинки, а преимагинальные возрасты *Polyneoptera* и *Paraneoptera* и поздние возрасты *Palaeoptera* как нимфы. Для личинки характерны мираподный тип тагматизации (грудной отдел не обособлен), в то время как у нимф ясно выражена тагма груди.

Термин «куколка» здесь используется для обозначения покоящихся преимагинальных стадий *Oligoneoptera*, *Thysanura*, *Aleurodoidea*, *63 Coccoidea*, в том числе и предкулолок (стадии перестройки: Гиляров, 1949), т. е. скорее в смысле Хинтона (Hinton, 1948).

Стадии, на которых насекомые достигают дефинитивного состояния независимо от степени развития половых желез, обозначены как имаго. Таким образом, сюда включаются ложнозрелые возрасты *Thysanura*, субимаго поденок и все крылатые воары *Atactophlebia* (Шаров, 1957а).

ПРИМИТИВНЫЙ ТИП ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ

Наиболее примитивный тип развития современных насекомых (протометаболия) описан Шаровым (1953) для *Thysanura*. У чешуйницы (*Leptisma saccharinum* L.) значительная часть процессов морфогенеза проходит в яйце. Вылупляющаяся личинка отличается от имаго относительно слабо, если не считать отсутствия гениталий. Личинка I возраста обладает почти червеобразной формой тела в связи с гомономной сегментацией, хетом очень бедный, чешуйчатый покров отсутствует, антенны и хвостовые нити с неполным числом члеников. Лапки трехчленистые, как у имаго, но сочленение не действует и личинка опирается на претарзус, как многоножки и ископаемые *Монига* (Шаров, 1958). Пищеварительная система I-й личинки развита слабо и не функционирует. После начала питания экология личинки чешуйницы почти не отличается от экологии имаго.

В результате сходства молодой личинки *Thysanura* с имаго постэмбриональное развитие характеризуется преимущественным ростом, не останавливающимся и по достижении половозрелого состояния (имаго чешуйницы неоднократно линяет и растет). Морфогенетические процессы растянуты на длительный период и* не сопровождаются сколько-нибудь значительным гистологизмом.

Таким образом, тип развития *Thysanura* (рис. 1) является относительно очень простым. Процессы морфогенеза сосредоточены в основном в яйце, рост приходится на постэмбриональный период.

ПРИМИТИВНЫЙ ТИП ОНТОГЕНЕЗА КРЫЛАТЫХ НАСЕКОМЫХ

Стадии развития *Thysanura*, по-видимому, соответствуют ранним этапам онтогенеза крылатых насекомых (Вогпег, 1909; Гиляров, 1949, 1957; Захваткин, 1953а; Шаров, 1958). Дальнейшее развитие связано прежде всего с появлением крыльев.

Примитивный тип развития крылатых насекомых сильно усложнен. После периода эмбрионального морфогенеза и личиночного периода преимущественного роста произошла надставка нового, нимфального

периода более интенсивного морфогенеза, связанного с развитием крыльев.¹ Нимфальный период, так же как и личиночный, первично сильно растянут, а морфогенез и рост, сопровождаемые линьками, не прекращаются даже после того, как крыло принимает функцию полета (*Atacophlebia termitoides* Mart., Шаров, 19579).

Этот тип развития — археметаболия (Захваткин, 19536) — характеризуется тем, что морфогенез здесь разбит на два периода. Рост происходит во время всего постэмбрионального периода и захватывает, во всяком случае у *A. termitoides*, летающее имаго (рис. 2).

Такой тип развития адаптивно весьма несовершенен. Прежде всего при имагинальном росте с линьками крылатого организма крыло должно нести живую гиподерму и быть поэтому толстым и тяжелым (Шаров, 1957а). Кроме того, само строение лётного крыла тесно координировано с размерами насекомого (Родендорф, 1951). Поэтому рост летающего насекомого возможен только при условии соответствующих изменений формы крыла, что и отмечено для *A. termitoides* (Шаров, 19576).² Все это крайне осложняет имагинальный рост, в связи с чем огромное большинство современных крылатых насекомых развивается без имагинальных линек. Только имаго поденок линяют, но и они не питаются и не растут.

Однако даже и без имагинального роста археметаболия несовершенна адаптивно. Это связано с противоречием между различным строением и сходным образом жизни имаго и преимагинальных стадий, о котором писал Чен (Chen, 1955). Действительно, важнейшей функцией полета насекомых является не только расселение, как это подчеркивает Гиляров (1945—1957), не только размножение и питание, часто связанные с полетом, но и бегство от опасности. Более того, спасение от бегающих хищников многоножек и паукообразных, по нашему мнению, могло быть первичной функцией полета (и в особенности предшествовавших полету планирующих прыжков). Другие функции, в частности расселение, были еще не под силу слабым и маленьким крыльям первых *Pterygota*, слишком тяжелых и не выносливых к высыханию, чтобы распространяться с ветром.³

Слабое развитие личиночных приспособлений, компенсирующих отсутствие крыльев, ставит бескрылые стадии *Archemetabola* в невыгодные условия по сравнению с крылатыми. Длительное постэмбриональное развитие еще более усугубляет отрицательный эффект меньшей приспособленности бескрылых стадий; не удивительно, что этот тип развития оказался неустойчивым. Сближение экологии и морфологии бескрылых стадий с имагинальными оказалось очень полезным. Противоположный процесс максимальной адаптации всех стадий развития с их морфологической и экологической дивергенцией также давал большой адаптивный эффект. В результате археметаболия в чистом виде не сохранилась, даже поденки перешли к развитию в воде и в связи с этим приобрели значительные ценогенезы.

¹ Точнее, конечно, расщепление последней части личиночного периода развития с превращением ее конца в нимфальный период (Шаров, 1957а).

Большинство птиц также начинает летать только по достижении полного роста. Лишь у более примитивных отрядов (например, куриные) рост продолжается и после начала полета. В этом случае неравномерный рост маховых перьев (у глухаря — Семенов-Гян-Шанский, 1959) обеспечивает постепенное изменение формы крыла — его относительное удлинение. По нашим наблюдениям, внутри отдельных групп насекомых, в частности перепончатокрылых, проявляется та же закономерность: крупные виды несут, как правило, более узкие крылья.

Уигглсуортс (Wigglesworth, 1963), правда, предполагает возникновение полета именно у очень мелких насекомых, пассивно переносимых ветром. Такой путь мало вероятен прежде всего потому, что соответствующее уменьшение размеров насекомого обычно связано с узкой специализацией. Против гипотезы Уигглсуортса свидетельствует и тот факт, что наиболее примитивные из известных *Pterygota* отличаются сравнительно крупными размерами.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ НЕПОЛНОГО ПРЕВРАЩЕНИЯ

Эволюция *Polyneoptera* и *Paraneoptera* (*Paurometabola typica*, Ежиков, 1929) сопровождалась накоплением большого количества желтка в яйце и поздним вылуплением, т. е., по Шмальгаузену (1942), эмбрионализацией развития. Личиночная стадия *Paurometabola*, ушедшая под защиту Ежиковых оболочек, приобрела многие черты зародыша, т. е. эмбрионизация. Зародыш при этом деспециализировался вследствие редукции многих органов тизануроидной личинки, потерявших у эмбриона свои функции и не сохранившихся у нимф (опорные брюшные придатки, очень длинные хвостовые нити, брюшные параноталии). Нимфы насекомых с неполным превращением по своему строению и экологии сильно приближены к имаго (имагинизированы; Мартынов, 1937; Шаров, 1957a). Они отличаются от взрослых насекомых почти исключительно недоразвитием крыльев и гениталий и неполной сегментацией антенн (у части *Paraneoptera* нимфы вторично оличинены, Ланге и Развязкина, 1953).

Таким образом, неполное превращение (рис. 2) является типичным «скрытым развитием», криптометаболизмом (Ежиков, 1939). По сравнению с *Archametabola* произошло значительное разделение процессов роста и морфогенеза: большая часть морфогенеза проходит в яйце, дальнейшее развитие сопровождается преимущественным ростом. Постэмбриональный морфогенез во многих отношениях даже меньше, чем у *Thysanura*.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПОЛНОГО ПРЕВРАЩЕНИЯ

Для эволюции современных *Palaeoptera* и особенно *Oligoneoptera* и некоторых *Paraneoptera* характерны интенсивные ценогенезы. Экологическая дивергенция имаго и преимагинальных стадий вызвала их морфологическую дивергенцию.

Гиляров связывает происхождение насекомых с полным превращением с активным выбором мест яйцекладки, с откладкой яиц в субстрат, богатый пищей. Но по утверждению этого же автора, развитие на пищевом субстрате быстро приводит к формированию малоподвижных, безногих личинок, в то время как наиболее примитивным типом личинок *Holometabola* являются «тизануроидные» личинки (Гиляров, 1949, 1957). Вероятно, первичным для *Holometabola* было все же более или менее случайное распределение яиц и активные поиски пищи личинками. Приспособление к такому образу жизни, требующее глубокой дифференцировки тканей уже у молодой личинки, затрудняло постепенное превращение ее в имаго, отодвигало метаморфоз на самый конец преимагинального периода. Многие специализированные органы личинки, зелушей, как правило, иной образ жизни, чем имаго, не могли быть использованы в организме последнего. Интенсивный гистолиз этих органов в метаморфозе невозможно совместить с активным питанием, и нимфальные стадии, в течение которых первично-происходил преимагинальный морфогенез, потеряли функцию питания и в конце концов превратились в покоящуюся стадию куколки (Ежиков, 1929; Гиляров, 1949; Шаров, 1957a).

Появление куколки явилось очень выгодным приспособлением, так как позволило защитить организм в течение самого уязвимого периода развития — во время метаморфоза. Это дало возможность интенсифицировать морфогенез, а при глубокой специализации личиночных тканей подвергать их гистолизу.

¹ Захваткин (1953б) использует термин «эмбрионизация развития», что неправильно этимологически; эмбрионизируется (превращается в эмбриона) не развитие, а какая-либо его стадия. «Эмбрионизация» по смыслу аналогична скорее «имагинизации». Поскольку «эмбрионизация развития» является младшим синонимом более правильного термина «эмбрионализация развития» (увеличение эмбриональной части развития), можно было бы использовать понятие эмбрионизации в его истинном значении — превращение постэмбриональной стадии развития в эмбриональную).

Личинка, выходящая из яйца вполне приспособленной к специфическим условиям среды, часто освобожденная от функции морфогенеза, стала стадией почти исключительного роста. В результате оказалось возможным интенсифицировать и рост, сократив число личиночных возрастов часто до 3—5.

В эволюции *Oligoneoptera* (а также *Thysanoptera*, *Aleurodoidea*, и 66 *Coccoidea*) произошло почти полное разделение процессов роста и морфогенеза (рис. 4).

ТЕНДЕНЦИИ ДАЛЬНЕЙШЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Сравнивая адаптивную ценность двух основных типов онтогенеза насекомых — полного и неполного превращения, можно предположить, что слабое, как правило, развитие специальных приспособлений бескрылых стадий насекомых с неполным превращением должно было вызвать несколько меньшую их приспособленность. Действительно, как показывает палеонтологическая история насекомых (Родендорф и др., 1961), начиная с мезозоя, *Paurometabola typica* резко сократили свой объем по сравнению с *Holometabola*, а более трети всех отрядов этой группы вымерло, тогда как среди *Holometabola* вымерших отрядов не найдено. В настоящее время *Holometabola* содержат в 10 раз больше видов насекомых, чем *Paurometabola* (по Grasse, соответственно 700 000 и 70 000 видов). Те из крупных групп *Paurometabola*, которые все же сохранили и увеличили свое разнообразие, в общем характеризуются приспособлениями, сглаживающими адаптивные различия разных стадий онтогенеза. Это защитные приспособления, развитые на всех постэмбриональных стадиях развития и не связанные с утратой полета: прыгательные ноги прямокрылых и цикадообразных и пахучие железы клопов. Отношения морфогенеза и роста при этом не меняются.

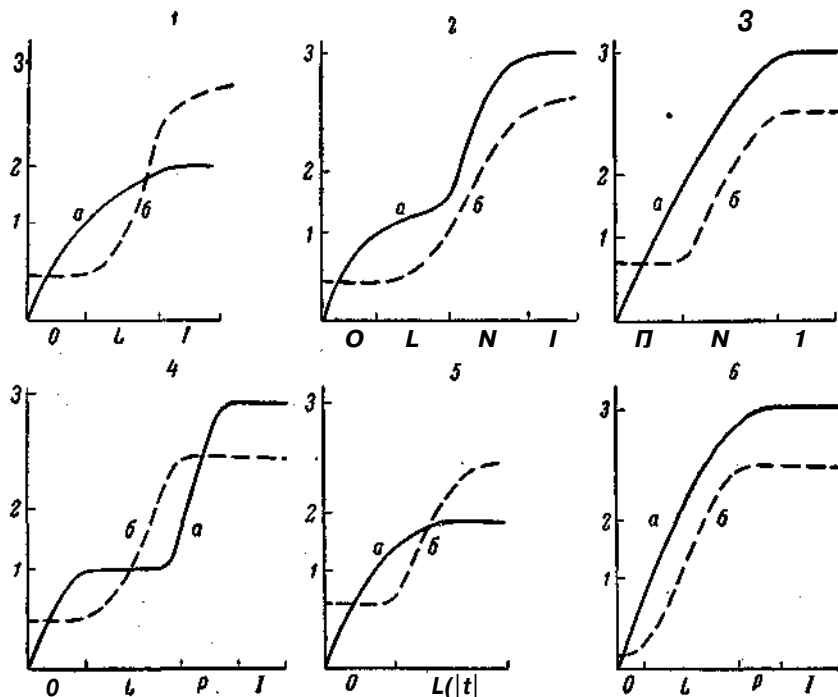
Адаптации других, мелких групп *Paurometabola* более разнообразны: экологическая и морфологическая дивергенция нимф и имаго (веснянки, 66 *Coccadea* и др.); общественный (термиты) и скрытый образ жизни (тараканы, уховертки, эмбии и т. д.), эктопаразитизм на растениях (*Sternorrhyncha*) и животных (вши, пухоеды) и т. д. Эти приспособления часто накладываются друг на друга, многие из них связаны с разной степенью редукции крыльев и, следовательно, с сокращением постэмбрионального морфогенеза и дальнейшим разобщением морфогенеза и роста. Эти приспособления, конечно, имеют определенный положительный эффект, однако во многих случаях они ограничивают дальнейшие возможности эволюции, являясь примерами узкой специализации. Особенно яркими примерами узкой специализации являются редукция крыльев и паразитизм.

Holometabola представляют собой в общем более высоко приспособленную группу насекомых, чем *Paurometabola*. Однако само полное превращение, позволившее им развить соответствующие адаптации всех стадий онтогенеза, несет в себе очень серьезное противоречие. Объем морфогенеза *Holometabola*, разорванный надвое периодом питания и роета, оказался очень сильно увеличенным, так как в течение онтогенеза строятся фактически 2 организма, из которых 1-й часто подвергается почти полному гистолиту, и только 2-й способен к размножению. Полное превращение, почти вдвое менее экономичное, чем неполное, хотя и дает больший адаптивный эффект, все же не является лучшим способом развития. Об этом говорят прежде всего многочисленные попытки изменить установившееся соотношение процессов морфогенеза и роста, наблюдающееся в эволюции многих *Holometabola*.

Чаще всего происходит сокращение объема постэмбрионального морфогенеза при педоморфозе, особенно ярко у самок некоторых жуков (*Lampyris*, *Thelydrias*), мух (*Ascodipteron*), у веерокрылых и т. д. Иногда наблюдается даже полное исчезновение 2-го этапа морфогенеза, когда

вследствие педогенеза у ряда поколений двукрылых *Miastor*, *Oligarces* и жука *Micromalthus* стадии куколки и имаго вообще выпадают. Эти явления аналогичны случаям сокращения преимагинального морфогенеза *Paurometabola* и так же, как и последние, мало перспективны.

Более интересны попытки сокращения объема 1-го этапа морфогенеза за счет деспециализации личинки, которая часто сопровождает развитие последней в условиях полной обеспеченности пищей. Это возможно, например, при глубокой эмбрионализации развития, особенно при живо-



с. 1-6.

1 — протометаболия; 2 — археметаболия; 3 — неполное превращение; 4 — полное превращение; 5 — неотения, педоморфоз, педогенез; 6 — развитие *Prestwichia aquatica* Lubb.

Условные обозначения: *a* — уровень организации; *b* — величина насекомого; *O* — яйцо; *L* — личинка; *N* — нимфа; *P* — куколка; *I* — уровень организации *Monuga*; 2 — уровень организации имаго *Thysanura*; 3 — уровень организации крылатого насекомого.

рождении взрослых личинок, готовых к окукливанию (*Pupipara*, *Glossina*) или даже имаго (*Termitoxeniidae*). Действительно, личинки куклородных мух сильно редуцированы, с упрощенной пищеварительной системой и ротовым аппаратом. Однако такой способ развития требует, по-видимому, необычайной интенсивности питания самки, которое во всех известных нам случаях обеспечивается или гематофилией (у *Pupipara* и *Glossina*) или термитофилией (у *Termitoxeniidae*). Эмбрионализация развития представляет собой, очевидно, мало перспективный для насекомых путь рационализации развития, что связано, вероятно, с удваиванием веса взрослого насекомого, затрудняющим полет, и малой плодовитостью.

Другой способ сокращения эмбрионального морфогенеза демонстрируют перепончатокрылые. Эволюцию онтогенеза этих насекомых полезно рассмотреть подробнее. У более примитивных пилильщиков с открыто живущими личинками последние обладают большим количеством специальных личиночных органов и тканей, которые при метаморфозе подвергаются глубокой перестройке или (реже) исчезают (Иванова-Казас, 1964). У эндофитных форм, особенно у *Siricoidea* и *Cephoidea*, близких

к предкам *Apocrita*, многие из таких органов редуцируются в большей или меньшей степени. Исчезают глазки и брюшные ножки, грудные ноги, ротовой аппарат (кроме мандибул), покровы и туловищная мускулатура сильно упрощаются.

Еще дальше этот процесс пошел у стебельчатобрюхих. Грудные ноги исчезли полностью, сильно упрощен ротовой аппарат, покровы и мускулатура очень слабые. В результате этого объем эмбрионального морфогенеза сильно уменьшен. Однако некоторые из сохранившихся у личинок органов стали более специализированными и потеряли способность к прямой перестройке в органы имаго, которые возникают у них заново из имажинальных дисков. Такая специализация, усложняющая преимагинальный морфогенез, еще слабо развита у *Aculeata*, их метаморфоз изменен относительно слабо по сравнению с наездниками (по крайней мере с изученными их представителями, Иванова-Казас, 1964). По-видимому, на первых этапах эволюции *Apocrita* в результате упрощения строения личинки, ее деспециализации, происходило все же заметное уменьшение общего объема морфогенеза. Условием такой деспециализации было существование личинок в весьма благоприятных условиях. Как известно, они развиваются в хорошо защищенных условиях на высоко питательном субстрате (первично это живые ткани насекомого-хозяина).

Дальнейшая эволюция паразитизма вызвала еще большее упрощение личинки. Особенно далеко зашли в этом направлении эндопаразиты. Это понятно — существование внутри тела хозяина позволяет личинке избавиться от собственных приспособлений механической защиты и защиты от высыхания. Нахождение прямо в пищевой среде делает возможным крайнее упрощение и пищеварительного аппарата. Развитие *Prestwichia aquatica* Lubb., демонстрирующее последствия обитания в таких условиях, подробно изучено Ивановой-Казас (1961).

Вследствие крайней дезэмбрионизации питание и рост личинки *P. aquatica* обнаруживаются очень рано. Морфогенез протекает одновременно с этими процессами, и никакого ослабления формообразовательных процессов в личиночный период не заметно. Имагинальные диски ног и крыльев появляются лишь немного позже брюшной нервной цепочки и развиваются непрерывно. Личиночные органы, в частности, мускулатура, эпителий средней кишки, лабиальные железы и мальпигиевы сосуды, а также, особенно к концу личиночного развития, ларвальная гиподерма, развиты слабо.¹ Ткани, подлежащие гистолизу в метаморфозе (гиподерма, мускулатура, эпителий средней кишки, лабиальные железы, мальпигиевы сосуды) развиты очень слабо, так что объем гистолиза оказывается небольшим, по-видимому, значительно меньше, чем у жалоносных, несмотря на то, что у *Aculeata* гистолиз не захватывает некоторые из перечисленных тканей полностью (Иванова-Казас, 1964). К сожалению, данные по метаморфозу внутренних органов пилильщика *Pontania capreae* L., вероятно, уже полученные О. М. Ивановой-Казас, еще не опубликованы, так что сравнить объем гистолиза в развитии *Prestwichia* и *Pontania* не удастся. Тем не менее очень большой объем перестроек организма пилильщика, хотя бы и не гистолитических, кажется нам несомненным. Поэтому можно сказать, что в эволюции наиболее специализированных наездников от своих предков — пилильщиков, произошло сильное сокращение общего объема морфогенеза. Морфогенетические процессы при этом широко распространились на период роста (рис. 6); в меньшей степени, чем для *Prestwichia*, это характерно, например, для *Brachistes tricornis* Ratz. (Haeselbarth, 1962).

Однако этот путь рационализации развития принципиально мало отличается от того, что мы наблюдали у куклородных мух и термитоксе-ний, не только из-за необычайно благоприятных условий развития личи-

¹ У *P. aquatica* кутикула настолько слабо развита, что отсутствуют даже личиночные линьки.

зок, но и из-за связанной с этим узкой специализации. Трудно считать случайным совпадением паразитизм (или комменсализм) всех таких насекомых.

Существует еще один путь достижения того же результата, не связанный с узкой специализацией, — забота о потомстве, особенно в той форме, как она развита у перепончатокрылых. Личинки этих насекомых развиваются в закрытой ячейке прямо на пищевом субстрате, и большинство обычных функций личинки — передвижение, механическая заплата, защита от высыхания — постепенно теряют свое значение. Жалые перепончатокрылые в общем значительно моложе, чем наездники (Мартынова, 1962) и еще далеко не использовали всех возможностей развития в таких условиях. Однако в развитии пчелы (*Apis mellifera* L.) уже сжато заметить некоторые черты, общие с развитием, например *P. aquatica*.

По-видимому, у многих стебельчатобрюхих (например, у наездника *danchus femoralis* Thorns. — Bledowsky und Krainska, 1926), так же как у большинства *Oligoneoptera*, развитие сопровождается личиночной пристановкой дифференцировки имажинальных органов. Личинка пчелы развивается в оптимальных условиях — в восковой ячейке улья, при достоянной температуре и влажности, плавая в питательном «молочке». При этом, как показал Майзер (Myser, 1958), никакого перерыва или лабления морфогенеза в этот период роста не происходит. Развитие имажинальных дисков ног и крыльев у рабочей пчелы начинается с 1-го дня личиночной жизни. На 2-й день уже намечается сегментация личиночных ног, крылья и гонапофизы представлены в виде гиподермальных карманов. На 6—8-й день, после прекращения питания, под личиночной утикулой формируется тело куколки. Общая схема развития довольно годна с таковой у *P. aquatica* (рис. 6), во всяком случае морфогенез и здесь идет одновременно с ростом. Этот результат достигнут здесь на основе развития заботы о потомстве. Возможно, для этого не обязателен даже облественный образ жизни, так как строение и условия развития личинок личиных и общественных перепончатокрылых весьма сходны между собой, а отличие от эндопаразитизма забота о потомстве у жалоносных не связана с узкой специализацией (ср. Гиляров, 1945). Более того, эта адаптация, как нам кажется, имеет ароморфный характер и может явиться основой для дальнейшей прогрессивной эволюции.

В эволюции насекомых неоднократно изменялся общий характер онтогенеза. У первичнообескрылых основной объем морфогенеза сосредоточен в яйце, а в постэмбриональный период происходят лишь относительно небольшие изменения. Взрослое насекомое, по сравнению с крылатыми, построено довольно просто, в связи с чем общий объем морфогенетических процессов невелик.

У примитивных крылатых насекомых появляется 2-й, преимагинальный период интенсивного морфогенеза, а общий объем морфогенеза увеличивается. У насекомых с неполным превращением благодаря эмбрионализации (или имажинизации) развития происходит концентрация основных морфогенетических процессов в яйце, а на постэмбриональный период приходится лишь небольшая их часть, даже меньше, чем у *Thysanura*. Поскольку уровень организации *Archemetabola* и *Paurometabola* приблизительно одинаков, общий объем морфогенеза последних несколько сокращается за счет специальных приспособлений личинок, утраченных в результате эмбрионизации этой стадии. У некоторых насекомых с неполным превращением происходит еще более сильное уменьшение объема морфогенеза из-за сокращения постэмбриональной его части.

Насекомые с полным превращением пошли по пути дальнейшего расчленения морфогенеза на 2 периода, каждый из которых сосредоточен в двух покоящихся стадиях — яйце и куколке. Промежуточная стадия личинки, стадия преимущественного роста, приобрела различные цен-

¹ Иванова-Казас (1961) пишет, что развитие имажинальных дисков ног пчелы задерживается до метаморфоза, но это, по-видимому, не вполне точно.

генетические приспособления. В результате этого была достигнута высокая степень приспособленности всех стадий онтогенеза, но общий объем морфогенетических процессов резко увеличился, несмотря на то, что уровень организации существенно не изменился по сравнению с примитивными крылатыми насекомыми. Увеличение морфогенеза насекомых с полным превращением вызвано двукратным построением организма в онтогенезе, поскольку почти все личиночные органы разрушаются в метаморфозе, а имагинальные строятся заново.

В разных группах *Oligoneoptera* наблюдаются попытки сокращения общего объема морфогенеза (и часто совмещения последнего с ростом) за счет упрощения строения личинки. В некоторых случаях это достигается ценой узкой специализации, обычно паразитизма личинок или имаго. Однако у ряда перепончатокрылых тот же эффект достигается в условиях заботы о потомстве и не сопровождается узкой специализацией.

Таким образом, мы видим, что насекомые на первых этапах своей эволюции обладали онтогенезом, в котором процессы морфогенеза и роста были в значительной степени разобщены. Развитие крыльев привело к появлению нового морфогенетического периода, который наложился на конец периода роста. Дальнейшая эволюция крылатых насекомых почти всегда сопровождалась разобщением роста и морфогенеза, достигавшимися самыми различными способами. Это, казалось бы, подтверждает общепринятое мнение, что «в периоды усиленного роста явления дифференцировки отступают на задний план, а в период усиленной дифференцировки рост оказывается заторможенным. . .», потому что «интенсивный рост оказывается несовместимым со значительной дифференцировкой» (Шмальгаузен, 1935а : 76—78). Однако в некоторых случаях наблюдается обратный процесс совмещения морфогенеза и роста, причем необходимым для этого оказывается лишь значительное упрощение условий, в которых они протекают. По-видимому, собственный антагонизм морфогенеза и роста, если он и существует, в большинстве случаев заслоняется антагонизмом между морфогенезом и активными функциями организма (добывание пищи, защита и т. д.), которые действительно едва ли могут быть совмещены с интенсивным морфогенезом.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М. С. 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых. Журн. общ. биол., 6, 1 : 26—36.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Гиляров М. С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых. Зоолог. журн., 36, I : 1683—1697.
- Ежиков И. И. 1929. Метаморфоз насекомых. Изд. Тимирязевск. инет., М.
- Ежиков И. И. 1939. О типах развития многоклеточных из яйца. В кн.: Сб. памяти акад. А. Н. Северцова. Изд. АН СССР, I : 261—279.
- Захваткин А. А. 1953а. К вопросу о происхождении личинки Holometabola. Сб. научн. работ. Изд. МГУ : 195—204.
- Захваткин А. А. 1953б. Конспект курса «Эмбриология членистоногих». Сб. научн. работ. Изд. МГУ : 335—378.
- Иванова-Казас О. М. 1961. Очерки по эмбриологии перепончатокрылых. Изд. ЛГУ.
- Иванова-Казас О. М., Н. А. Иванова. 1964. Метаморфоз ивового пилильщика *Pontania carpeae* L. I. Гиподерма. Энт. обзр., 43, 2 : 309—326.
- Ланге А. Б. и Г. М. Развязкина. 1953. Морфология и развитие табачного трипса. Зоолог. журн., 32, 12 : 1819—1834.
- Мартынов А. В. 1937. Крылья термитов в связи с вопросом о филогении насекомых. В кн.: Сб. в честь Н. В. Насонова. Изд. АН СССР : 83—150.
- Мартынова О. М. 1962. Перепончатокрылые. В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. Изд. АН СССР : 345—354.
- Махотин А. А. 1953. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология их яйцеклада. Тр. Инст. морфолог. животн. АН СССР, 8 : 5—62.
- Родендорф В. Б. 1951. Органы движения двукрылых и их происхождение. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, 35 : 1—180.

- Задендорф Б. В., Е. Э. Беккер-Мигдисова, О. М. Мартынова, А. Г. Шаров. 1961. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. Тр. Палеонтолог, инст. АН СССР, 85.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1959. Экология тетеревиных птиц. Тр. Лапландск. зап., 5.
- Жаров А. Г. 1953. Развитие шетинохвосток в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Инст. морфолог, животн. АН СССР, 8 : 63—127.
- Жаров А. Г. 1957а. Сравнительноонтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых). Зоолог, журн., 36, 1 : 64—84.
- Ларов А. Г. 1957б. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным). Энтон. обзор., 36, 3 : 369—376.
- Ларов А. Г. 1958. О структуре конечностей и способе передвижения Мопига и *Thysanura*. Изв. АН, 122, 4 : 733—736.
- Ларов А. Г. 1959. О системе первичнобескрылых насекомых. Тр. Инст. морфолог. животн. АН СССР, 27 : 175—186.
- Пхальгаузен И. И. 1935а. Определение основных понятий и методика исследования роста. В кн.: Рост животных. Биомедгиз : 8—60.
- Смальгаузен И. И. 1935б. Рост и дифференцировка. В кн.: Рост животных. Биомедгиз : 74—84.
- Пхальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. АН СССР.
- Redowsky R. und K. Grainska. 1926. Die Entwicklung von *Banchus femoralis* Thoms. Bibl. Univers. Liberae Poloniae, 16 : 1—50.
- Wagner E. 1909. Die Verwandlung der Insekten. Sitzungssber. Ges. Naturf. Fr. Berlin : 290—311.
- Wagner E. 1955. The origin and evolution of the class Insecta. Acta Entom. Sinica, V, 1 : 1—43.
- Wagner R. G. 1958. The terminology of the juvenile phases of insects. Trans. Soc. Brit. Ent., 13, 2 : 25—36.
- Wagner P. P. 1949—1951. Traité de Zoologie. Paris, 9—10.
- Wlaeselbart E. 1962. Zur Biologie, Entwicklungsgeschichte und Ökologie von *Brachistes atricornis* Ratz. (Hym., Braconidae) als eines Parasiten von *Pissodes piceae* (Ill.). Zeitschr. angew. Entomol., 49, 3 : 233—288.
- Wilton H. E. 1948. on the origin and function of the pupal stage. Trans. Roy. entom. Soc. Lond., 99 : 395—409.
- Wyer W. S. 1958. The external and internal morphological changes during metamorphosis in work honeybees *Apis mellifera* L. Diss. A-бstr., 1s, 2 : 703—705.
- Wigham E. G. 1958. The terms «larva» and «nymph» in entomology. Trans. Soc. Brit. Ent., 73, 2 : 17—24.
- Wright V. B. 1963. origin of wings in insects. Nature, 97, 4862 : 97—98.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР,
Москва.

SUMMARY

Morphogenetical processes in *Thysanura* take place in general in the egg: the growth carries out in the postembryonal period. Due to the development of wings in *Pterygota* the growth coincides to a considerable extent with morphogenetical processes at the end of postembryonal development. This type of development is still preserved (with some variations) in may flies. The further evolution of other *Pterygota* was accompanied by dissociation of growth periods and morphogenesis. In the majority of *Polyneoptera* and *Paraneoptera* the main part of morphogenetical processes is concentrated in the egg, during postembryonal development growth is of the greatest importance as well as in *Thysanura*. In *Oligoneoptera* and in some *Paraneoptera* a considerable part of morphogenetical processes falls on the last stages of the postembryonal development, these stages having lost the function of growth and feeding. The dissection of the growth processes may disappear when the development of some *Oligoneoptera* carries out under the conditions of maximal isolation and complete provision with food. From the said above follows that antagonism between morphogenesis and growth is to a considerable degree an antagonism between morphogenesis and active functions of the organism (defence, getting the food).