

УДК 595.79 : 591.467

А. П. Расницын

К ЭВОЛЮЦИИ ФУНКЦИИ ЯЙЦЕКЛАДА В СВЯЗИ С ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ПАРАЗИТИЗМА У ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (HYMENOPTERA)

[A. P. RASNITZIN. ON THE EVOLUTION OF THE FUNCTION OF THE OVIPOSITOR
IN RELATION TO THE ORIGIN OF PARASITISM IN HYMENOPTERA]

Типичный яйцеклад насекомых, образованный гонапофизами 8-го и 9-го сегментов, развит уже у таких примитивных форм, как *Thysanura*. Эти насекомые в основном сохраняют первичную связь с почвой, в особенности с подстилкой и разрушающейся древесиной (Гиляров, 1949). Щетинковидный яйцеклад этих насекомых, тонкий и гибкий, хорошо приспособлен к откладке яиц в щели того же субстрата, в котором обитают имаго (Шаров, 1953). Иногда такой яйцеклад может вторично утолщаться и укорачиваться, превращаясь в орган закапывания яиц. Яйца *Thysanura* обладают тонким хорионом, что характерно и для многих других насекомых, так как иначе яйцо не может пройти сквозь тонкий канал яйцеклада (Шаров, 1953). Такие яйца в щелях субстрата легко доступны почвенным хищникам; вероятно, именно поэтому большинство крылатых насекомых перешло к иным, более эффективным способам защиты яиц.

Хорошо развитый яйцеклад *Pterygota* обычно образован тремя парами створок, по-видимому, такое его строение здесь первично. Третья пара створок у некоторых *Polyneoptera* (*Paraplecoptera*) образована, по мнению Шарова (1957), стилями 9-го сегмента, однако у *Palaeoptera* (*Odonata*, рис. 1), *Paraneoptera* (*Archescytinidae*, рис. 2), *Oligoneoptera* (*Rhaphidioptera*, рис. 3), *Coleoptera* — *Cupedidae*, *Cicindelidae*, *Megaloptera* — *Sialis*, *Trichoptera* — *Lipe*, *Hymenoptera* — *Megalodontidea* (Oeser, 1961) и некоторых *Polyneoptera* (*Grylloblattodea*, современные *Blattodea*) эти стили развиваются на вершинах третьих створок.

При одинаковом (первично) составе яйцеклада *Pterygota* его строение и функции весьма разнообразны. Яйцеклад *Palaeoptera*, *Paraneoptera* и *Hymenoptera* в типе приспособлен для помещения яиц внутрь тканей живых растений, в условия постоянной и высокой влажности и почти полной вначале (до появления паразитических перепончатокрылых) защиты от врагов. В соответствии с этим две первые пары створок (соответственно гонапофизы 8-го и 9-го сегментов) превращены в тонкие и острые режущие стилеты, а третьи створки являются ножнами яйцеклада и не принимают участия в проникновении в субстрат (рис. 1, 4, 5). Вторично стилеты могут становиться из режущих колющими, игловидными, а субстратом яйцекладки могут оказываться живые организмы. Редукция яйцеклада происходит сравнительно редко, при этом обычно исчезает яйцеклад целиком, реже в первую очередь уменьшаются в размерах ножны (у некоторых стрекоз, сеноедов).

У большинства *Polyneoptera* и *Oligoneoptera* (кроме *Hymenoptera*) яйцеклад более или менее редуцирован. В тех же случаях, когда он хорошо развит, яйца обычно помещаются в скважины субстрата или активно за-

капываются в него, как и у *Thysanura*, а субстратом тоже служит почва, подстилка, мертвая древесина и т. д. Здесь же живут обычно и первые постэмбриональные стадии развития этих насекомых. Основную нагрузку при проникновении в субстрат несут третьи, в меньшей степени первые створки, вторые же более или менее ослаблены или вовсе редуцированы (рис. 3). Нередко, особенно у *Oligoneoptera*, та же судьба постигает и первые створки. Обладатели описанного яйцеклада вторично могут переходить к откладке яиц в ткани живых растений, но при этом изменяется лишь форма яйцеклада, но не план его строения: ножны не появляются, а основную роль продолжают играть третьи и первые створки (рис. 6—7). Таким образом, яйцеклад типа *Odonata*—*Hymenoptera* не возникает из яйцеклада типа *Orthoptera*—*Coleoptera* даже при соответствующем изменении субстрата яйцекладки, при этом активная функция, изменяясь, сохраняется за теми же самыми створками, а не переносится с одних на другие. Поэтому такой гименоптероидный яйцеклад приходится выводить не из ортоптероидного, а непосредственно из тизануроидного. Условия и причины предполагаемого процесса представляются довольно ясными: переход к более благоприятному субстрату яйцекладки, живым тканям растений, требует превращения рабочих частей яйцеклада, двух первых пар створок, в тонкие и острые, легко повреждаемые стилеты. Поэтому появление дополнительной пары створок, защищающей две первые от повреждения, должно было быть весьма выгодным приспособлением.

Аналогичное и независимое возникновение ортоптероидного яйцеклада непосредственно из тизануроидного представить себе значительно труднее. Для этого необходимо предположить глубокое изменение плана строения яйцеклада в связи с переносом активной функции вторых створок на третьи без какого-либо изменения общей функции яйцеклада (смены субстрата, способа откладки яиц и т. п.). Значительно легче вывести ортоптероидный яйцеклад из гименоптероидного при переходе каких-либо его обладателей к откладке яиц прямо в почву. В такой неоднородный субстрат, включающий песчинки, мелкие камешки и т. д., тонкие и гибкие, хотя и острые стилеты едва ли смогут проникнуть; значительно легче эта задача для прочных, пусть даже и тугих вначале ножен. Конечно, *Polyneoptera* и *Oligoneoptera* проделали этот путь независимо, поскольку во второй группе сохранился отряд с первичным строением яйцеклада, перепончатокрылые. Однако разные *Oligoneoptera* могли пройти его вместе, т. е. до дивергенции. Об этом говорит доминирование третьих створок в развитых их яйцекладах, а не третьих и первых, как у *Polyneoptera*. Большинство отрядов *Oligoneoptera* объединяется и некоторыми другими приспособлениями, противопоставляющими их более примитивным в этом отношении перепончатокрылым. Наиболее важно в этом отношении строение головной капсулы, в которой у перепончатокрылых затылочное отверстие первично не отделено от ротового ни у личинок, ни у имаго. У имаго и большинства личинок других *Oligoneoptera* ротовое и затылочное отверстия вполне обособлены. Весьма примитивны перепончатокрылые также и по строению нижней губы (развитые, хотя и слитые глоссы) и гениталий самца. По-видимому, *Hymenoptera* следует считать первой группой, отделившейся от общего ствола *Oligoneoptera* в процессе его эволюции. Это объяснит и обособленное положение отряда, и спорность всех попыток сближения его с теми или иными группами *Oligoneoptera*.

Перейдем теперь к более подробному анализу эволюции яйцеклада перепончатокрылых. Для большинства *Symphyla*, особенно для более примитивных групп, характерен типичный режущий яйцеклад, короткий или несколько удлинённый, но всегда плоский, мечевидный. У *Siricidae*, *Orussidae* и у некоторых *Xyelidae* из такого яйцеклада развился механически более совершенный игловидный яйцеклад, обладающий меньшей поверхностью и потому испытывающий меньшее сопротивление своему движению в тканях растений. Появился он на сравнительно поздних ста-

днях эволюции, поскольку его использование особенно выгодно при погружении яиц в глубь субстрата, т. е. при скрытом, эндофитном образе жизни личинок. С другой стороны, игловидный яйцеклад не может изменить однажды принятое направление движения, тогда как для мечевидного яйцеклада это возможно хотя бы в одной плоскости. Поэтому использование игловидного яйцеклада требует особого развития органов чувств,

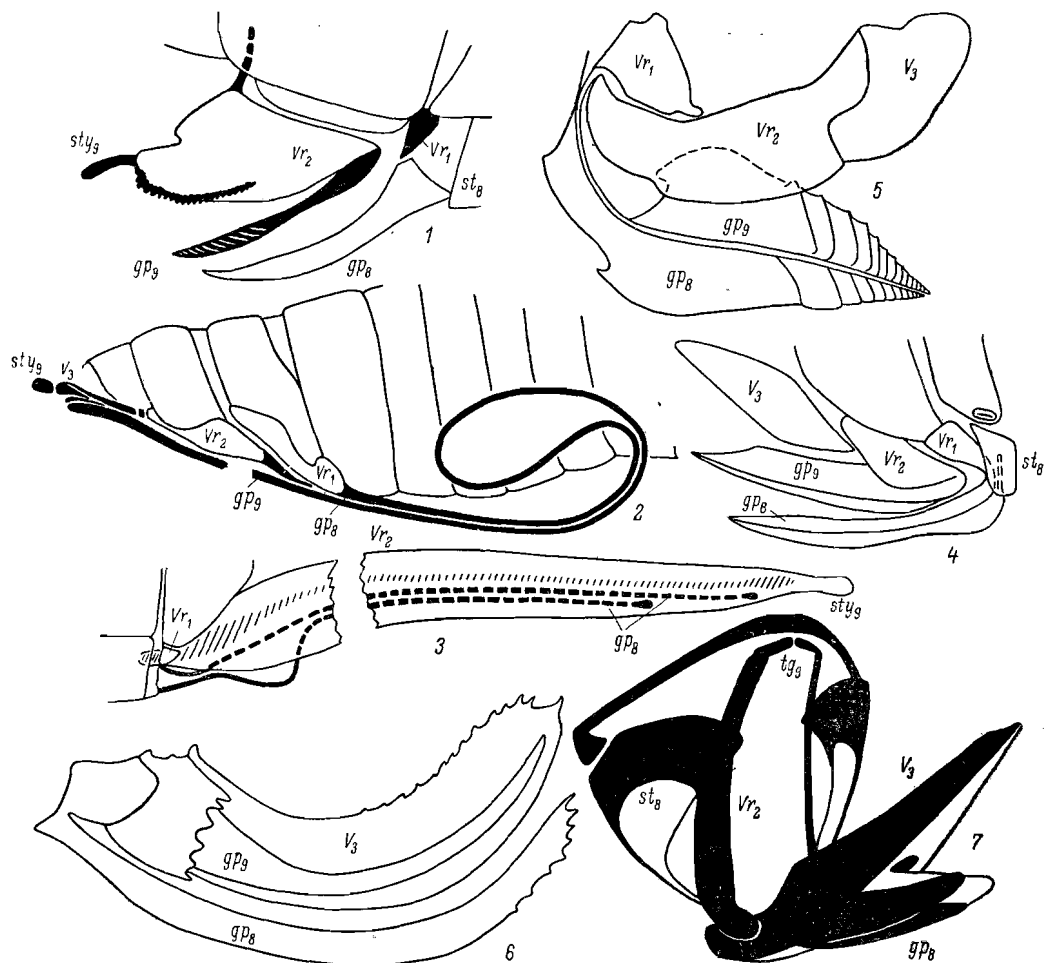


Рис. 1—7. Яйцеклад насекомых.

1 — *Agrion* (Odonata); 2 — *Archescytina* (Homoptera), пермь (по Беккер-Мигдисовой); 3 — *Agulla* (Raphidioptera); 4 — *Cercopis* (Homoptera); 5 — *Pteronidea* (Hymenoptera) (по Снодграссу); 6 — *Scudderia* (Orthoptera) (по Снодграссу); 7 — *Macrodytes* (Coleoptera). st_8 — стернит 8-го сегмента; st_9 — стили 9-го сегмента; V_3 — вальвы; Vr_1 и Vr_2 — вальвиферы; gp_8 и gp_9 — гонапофизы.

необходимых для определения будущего положения яйца (Расницын, 1965).

Наибольшее распространение игловидный яйцеклад получает у *Aproscrita*, где плоских яйцекладов уже нет, и игловидная форма является, по-видимому, исходной. Это может быть обусловлено или происхождением от пилильщиков с игловидным яйцекладом, т. е. от эндобionтов, или скрытым образом жизни первых хозяев паразитических перепончатокрылых. Действительно, для заражения открыто живущих насекомых, особенно малоподвижных, совсем не обязательно использовать игловидный яйцеклад (да и вообще яйцеклад), а паразитизм на активном хозяине

как исходный тип паразитизма мало вероятен, поскольку требует слишком глубоких приспособлений.

Имеются три основные точки зрения на экологические условия становления паразитизма личинок первых *Apocrita*. По предположению Викторова (1959), предков *Apocrita* следует искать среди архаических форм, которые еще не стали фитофагами, а питались растительным детритом. Речь идет, следовательно, о формах с «почвенными» личинками (в смысле Гилярова, 1949, т. е. обитавших также в подстилке и мертвой древесине). Переход к паразитизму в этом случае должен происходить через хищничество.

С другой стороны, переходить к паразитизму могли и формы с эндобионтными личинками, обитавшими неглубоко под поверхностью растений, например в галлах (мнение Малышева, 1959), или же глубоко в древесине (Handlirsch, 1908, и др.). Обе эти гипотезы предусматривают более позднее происхождение стебельчатобрюхих, их филогенетическую связь с определенными эндобионтными пилильщиками (прежде всего *Cephidae* и *Siricidae*).

Против точки зрения Викторова можно привести некоторые возражения. Прежде всего, если мы имеем две достаточно разнообразные группы, независимо произошедшие от какого-то общего предка, то каждая из этих групп, как правило, сохраняет какие-либо примитивные признаки, отсутствующие в другой группе. Однако среди разнообразнейших представителей *Apocrita*, по-видимому, нет ни одного морфологически более примитивного, чем известные нам *Symphyta*. Таким образом, морфологические данные не препятствуют нам считать стебельчатобрюхих потомками пилильщиков.

Далее, предполагаемый Викторовым переход к паразитизму через хищничество в почве (в широком смысле) не требует использования яйцеклада, но с необходимостью предполагает сохранение хотя бы одной стадии подвижной личинки, не утратившей ног. Это можно видеть на примере паразитических жуков, веерокрылых и сетчатокрылых (Clausen, 1940). Личинки *Apocrita*, наоборот, первично безногие, а подвижные личинки, как показал Викторов (1959), появляются вторично.

Наконец, о позднем становлении паразитизма перепончатокрылых говорит и тот факт, что личинки *Trigonalidae* снабжены челюстями с режущим краем, перпендикулярным плоскости движения мандибул (рис. 8). Такие челюсти характерны для форм, питающихся достаточно плотной пищей, образующей единое целое, порции которой приходится отгрызать. Грызущие челюсти характерны прежде всего для фитофагов (личинки бабочек, пилильщиков и многих жуков, многих прямокрылых и т. д.). Хищники, полифаги, многие сапрофаги и даже некоторые фитофаги сохраняют, по-видимому, более примитивные режущие мандибулы с острым краем, расположенным в плоскости движения. Таковы мандибулы стрекоз, тараканов, прямокрылых, сеноедов, личинок *Coleoptera Adephaga* и многих *Polyphaga*, *Megaloptera*, *Rhaphidioptera*, *Mecoptera* и многих других насекомых. Среди *Hymenoptera*, *Symphyta*, личинки которых давно перешли к фитофагии, типично режущих челюстей не сохранилось, острый край их мандибул расположен более или менее перпендикулярно к плоскости движения (часто несколько косо). Поэтому сохранение у личинок *Trigonalidae* грызущих челюстей (грызущих по происхождению, а не по функции — у них слишком длинные и тонкие зубцы, приспособленные для разрывания мягких тканей хозяина) может свидетельствовать о происхождении *Apocrita* от фитофагов, а не от исконных хищников. Это тем более вероятно, что сходными редуцированными грызущими челюстями обладают и паразитические личинки *Orussus* (рис. 9), несомненного деривата древогрызущих сирикоидов (Ross, 1937).

Гипотеза Малышева предполагает происхождение *Apocrita* от цефоидных предков через инквилинизм в галлах. Однако в этих условиях длин-

ный игловидный яйцеклад не развивается. Все известные *Cephidae*, так же как и галлообразующие *Tenthredinidea*, сохраняют обычную «шпилу». Поэтому совершенно непонятно, почему все стебельчатобрюхие, включая первых ископаемых, обладают тонким игловидным яйцекладом, причем у более примитивных форм, в том числе у многих юрских, часто довольно длинным (порядка длины брюшка и более). Кроме того, галлообразование для цефид совсем не характерно — их личинки активно прокладывают ходы. По образу жизни, на который собственно и опирается Малышев, более примитивные *Cephidae* (*Hartigini*) вообще гораздо меньше отличаются от сирицид, чем морфологически. Многие авторы сближают *Apocrita* с цефидами и по их морфологии (Ross, 1937; Oeser, 1961, последний, впрочем, сирицид для сравнения почти не использует), но с этим все же трудно согласиться. По совокупности признаков (табл. 1) *Cephidae*, по-видимому, не ближе к *Apocrita*, чем *Siricidae*.

Против гипотезы Гандлирша выдвигались различные возражения. Однако прежде чем их разбирать, попытаемся сформулировать наиболее вероятный, по нашему мнению, вариант этой гипотезы.

Предками стебельчатобрюхих скорее всего были какие-то древние ствологрызущие пилильщики, экологически близкие к цефидам и особенно к сирицидам, так как развивались глубоко в древесине. В связи с этим у них был умеренно длинный игловидный яйцеклад, аналогичный яйцекладу *Siricidae*. Личинки этих насекомых питались не столько самой древесиной, сколько разрушающими ее грибами, так же как у современных *Siricidae* (Малышев, 1959). Поэтому поедание других личинок насекомых существенно не нарушало их пищевого режима. Встреча молодой личинки будущего паразита с крупной жертвой, особенно подготовившейся к окукливанию и малоподвижной, вероятно и была решающим шагом на пути к паразитизму (точнее, биофагии).

Наиболее вероятной причиной описываемого перехода могла быть перенаселенность древесины личинками насекомых (Теленга, 1952), обусловленная почти полной защитой последних от врагов. Основной формой борьбы за существование в условиях перенаселения обычно является конкуренция из-за пищи, поэтому те из личинок, которые могли использовать более выгодную животную пищу, имели большие шансы выжить.

Описанный процесс является гипотетическим: мы не знаем примеров его промежуточных этапов. Впрочем, они не сохранились и у оруссид, которые почти наверное эволюционировали по этому пути. Реликтовый характер оруссид не умаляет возможностей такого направления эволюции, так как причиной его может быть более поздний, чем у *Apocrita*, переход к биофагии или какая-то последующая специализация, нам еще не известная.

С точки зрения нашего варианта гипотезы Гандлирша отпадают многие возражения против происхождения наездников от ствологрызущих предков. Наиболее серьезным остается указание Викторова, что гипотеза Гандлирша не предполагает такого изменения способа откладки яиц, которое могло бы вызвать появление характерного брюшного сочленения *Apocrita*. Действительно, паразитические *Orussidae* обладают широко сидячим брюшком. Однако у нас, по-видимому, нет оснований предполагать, что появление брюшного сочленения не только произошло одновременно с возникновением *Apocrita*, но и вообще было связано с паразитизмом.

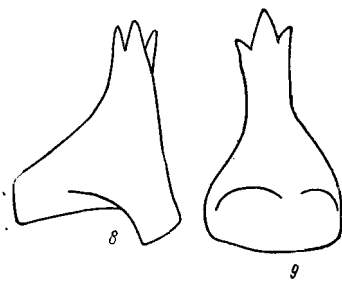


Рис. 8—9. Мандибулы личинок.

8 — *Taeniogonalos* sp. (*Trigonaliidae*), личинка 5-го возраста (по Рикю); 9 — *Orussus occidentalis* Cresson (*Orussidae*) (по Паркеру).

Т а б л и ц а 1

Сравнение *Cephidea*, *Siricidea*, *Orussidea* и *Apocrita* по некоторым признакам

Признаки	<i>Cephidae</i>	<i>Siricidea</i> + <i>Orussidea</i>	<i>Apocrita</i>
Мост между ротовым и затылочным отверстиями.	Без шва, гипостомальный.	С продольным швом, у <i>Xiphydria</i> и <i>Orussus</i> гипостомальный, у <i>Sirex</i> гипостомы вытеснены постгенами.	С продольным швом, гипостомальный или постгенальный.
Прококсотрохантеральное сочленение.	Сдвинуто базально (преапикальное).	Нормальное (апикальное) у <i>Xiphydria</i> .	Нормальное (апикальное).
Передние мышцы спинистернума.	Развиты.	Редуцированы.	Редуцированы (вместе со спинистернумом).
Поперечный шов среднеспинки, отделяющий аксиллы.	Не развит.	Развит, первично отсутствует только у <i>Anaxyelidae</i> .	Развит (у <i>Chalcididae</i> , некоторых <i>Braconidae</i> , <i>Ichneumonidae</i> , <i>Trigonidae</i> etc.) или вторично отсутствует.
Костальное поле.	Сужено.	Широкое (у <i>Xiphydria</i>) или сужено.	Широкое или сужено.
I тергит брюшка.	Расщеплен.	Расщеплен или сросшийся (у <i>Orussidae</i>).	Сросшийся.
Яйцеклад. Гоностили.	Мечевидный. Срослись с гонококками.	Игловидный. Свободные у <i>Siricidea</i> и <i>Paroryssidae</i> , сросшиеся у <i>Orussidae</i> .	Игловидный. Свободные (у <i>Trigonidae</i> и многих <i>Aculeata</i>) или сросшиеся.

II. Признаки, использовавшиеся для сближения *Apocrita* и *Cephidae*, в действительности нейтральные

Переднеспинка.	Подвижная.	Подвижная по крайней мере у некоторых <i>Siricidae</i> .	Иногда подвижная (у <i>Bethylidae</i>).
----------------	------------	--	--

III. Признаки, сближающие *Aracrita* и *Cephidae*

Антенны.	Удалены от наличника.	Не удалены от наличника.	Нередко удалены от наличника, но явно вторично.
Ценхры (кожистые лопасти заднегруди).	Не развиты.	Развиты.	Не развиты.
Подвижность сочленения 1—2-го сегментов брюшка по сравнению с последующими.	Увеличена.	Не увеличена.	Обычно сильно увеличена, но у юрских и некоторых современных мале (первично?).

Среди многочисленных юрских представителей подотряда, хранящихся в коллекциях Палеонтологического института АН СССР, едва ли не большинство обладает типичным сидячим брюшком (рис. 10). Одна из таких форм со смятыми крыльями вначале даже была отнесена к *Symphyla* («*Anaxyela*» *dubia* A. Rasn.; Расницын, 1963), и лишь новые сборы позволили обнаружить эту ошибку. Очень широкое и малоподвижное сочленение 1-го и 2-го сегментов брюшка сохраняется и у некоторых современных *Apo-crita* среди *Stephanidae* и *Chalcidi-dea*. Однако даже там, где оно более подвижное, строение сочленения очень разнообразно и свидетельствует о независимом развитии его подвижности у разных групп *Apocrita*. Действительно, у *Ichneumonidea* и *Aculeata* сочленовное отверстие перегорожено тонкими боковыми зубцами (рис. 11), вокруг которых и вращается 2-й сегмент, снабженный сверху грибовидным в разрезе отростком, входящим своей ножкой между зубцами. Сочленовное отверстие этих насекомых первично остается соединенным с тазиковыми впадинами. У *Trigonalidae*, относящихся к той же группе, сочленение более примитив-

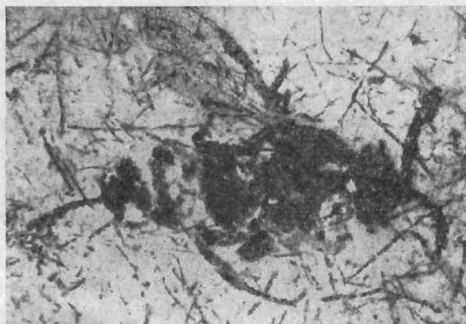


Рис. 10. *Mesaulacinus* sp.
Юра Казахстана.

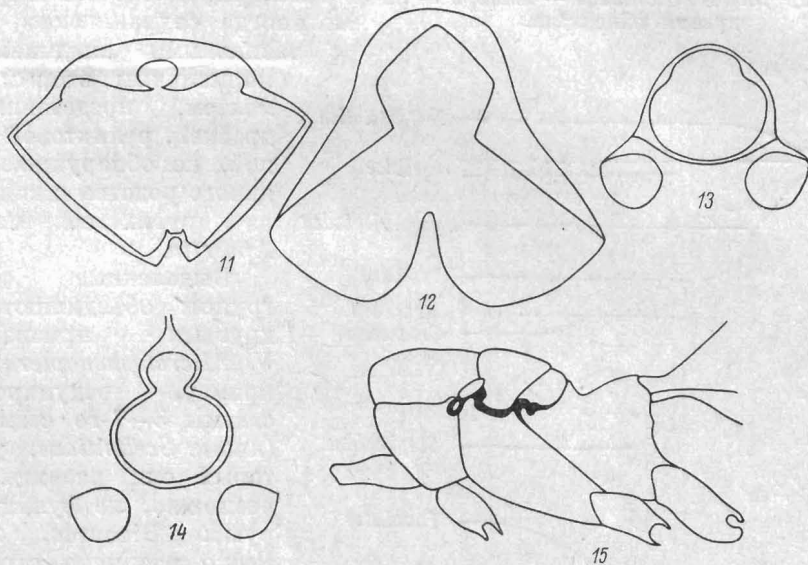


Рис. 11—15.

11—14 — сочленовное отверстие брюшка и задних тазиков:
11 — *Philanthus* (*Sphacidae*), 12 — *Pseudogonalos* (*Trigonalidae*),
13 — *Leucospis* (*Chalcidae*), 14 — *Helorus* (*Proctotrupidae*), 15 — *Odon-
taulacus* (*Evaniidea*), сочленение брюшка и груди (по Снодграссу).

ное, зубцы еще слабые (рис. 12), но грибовидный отросток уже хорошо развит. У *Proctotrupidae*, *Cynipidea* и *Chalcididea*, образующих, по-видимому, единую группу («*Microhymenoptera*»), сочленовное отверстие простое, округлое, но всегда обособленное от тазиковых впадин (рис. 13). Значительно сильнее изменен 2-й сегмент брюшка, превращенный в уз-

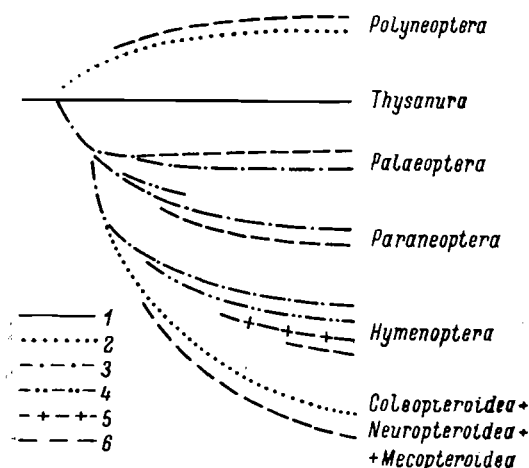


Рис. 16. Схема эволюции яйцекладов насекомых.

1 — щетинковидный яйцеклад, образованный только первой и второй парами створок; 2 — щетинковидный, мечевидный или игловидный яйцеклад с доминированием третьих или первых и третьих створок; 3 — мечевидный яйцеклад из первых и вторых створок и ножен (третьи створки); 4 — игловидный яйцеклад того же состава; 5 — жало; 6 — редукция яйцеклада.

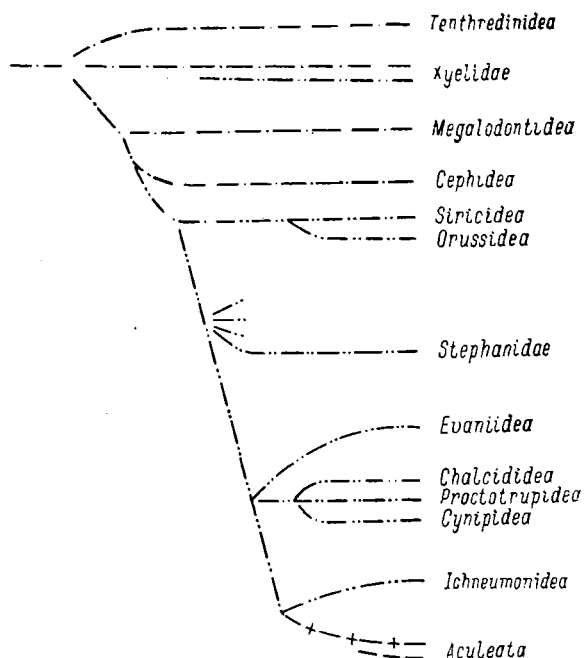


Рис. 17. Схема эволюции яйцеклада перепончатокрылых. Условные обозначения те же, что на рис. 16.

кое или очень короткое кольцо, реже в диск, не способный вмещать заметное количество внутренних органов. Такая редукция 2-го сегмента и превращение его только в орган сочленения мало характерна для других *Apocrita*. У некоторых *Microhymenoptera*, именно у *Proctotrupidae* и *Heloridae*, вторично развиваются и сочленовные зубы, и грибовидный отросток, но зубы при этом остаются широкими, на них заходит гребень, окаймляющий сочленовное отверстие, и скульптура склерита (рис. 14), что не известно для *Aculeata* и *Ichneumonidae*. *Evaniidea* сохранили простую форму сочленовного отверстия и 2-го сегмента брюшка, но само сочленение сдвинулось далеко вверх от задних тазиков (рис. 15). Наконец, *Stephanidae* с их мало измененным сочленовным отверстием, нередко очень широким и иногда сохраняющим связь с тазиковыми впадинами, и

нормальным вторым сегментом, представляются древней, реликтовой группой, не обнаруживающей явного родства с кем-либо из других современных *Apocrita*.

Выделенные четыре группы объединяются и другими признаками. У *Microhymenoptera*, например, редуцированы стигмы 3—7-го сегментов (кроме *Scelionidae*, у которых они развиты, но, возможно, не функционируют: Richards, 1956). Резко различно строение задних крыльев всех групп (Расницын, 1966).

Таким образом, наиболее вероятным представляется происхождение *Apocrita* от ствологрызущих форм, экологически и морфологически близких к *Siricidae* и *Cephidae*, особенно к первым. При этом появление самого сте-

бельчатого брюшка, видимо, не было связано с переходом к паразитизму и произошло позже, может быть в связи с использованием свободно живущих, подвижных хозяев. При этом развитие многих современных форм на ксилофагах может оказаться вторичным, хотя и приобретенным очень давно.

В заключение можно предложить вероятные схемы эволюции яйцеклада (рис. 16—17) и сравнительные характеристики строения и функций яйцекладов разных насекомых (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Строение и функция яйцекладов различных насекомых

Группа	Строение	Функция	Образ жизни личинок и нимф
<i>Thysanura.</i>	1—2-я пары створок, щетинковидный.	Откладка яиц в щели субстрата (первично).	В щелях субстрата.
<i>Orthoptera Ensifera</i> , <i>Grylloblattodea</i> и некоторые вымершие <i>Polynoptera.</i>	1—3-я пары створок, 2-я часто не развита. Мечевидный или игловидный.	Откладка яиц в почву (первично).	Открыто живущие.
<i>Orthoptera Caelifera.</i>	Короткий из когтевидных первых и третьих створок.	Прокапывание субстрата (первично почвы).	То же.
<i>Rhaphidioptera</i> , <i>Neuroptera (Dilar)</i> , <i>Mecoptera (Boreus)</i> , <i>Trichoptera (Lipe)</i> , <i>Coleoptera.</i>	3-я пара створок, иногда сросшаяся, часто также 1-я, обычно рудиментарная. Щетинковидный, у <i>Dytiscidae</i> мечевидный, у <i>Geodephaga</i> копающий.	Откладка яиц первично в щели субстрата, вторично в ткани растений или закапывание в почву.	Первично в щелях субстрата или водные.
<i>Odonata.</i>	1—2-е пары створок свободные, 3-я — ножны. Мечевидный.	Откладка яиц в ткани живых растений.	Водные.
<i>Paraneoptera.</i>	То же, но створки 1-е сросшиеся между собой и сочлененные со вторыми.	То же.	Первично открыто живущие на растениях.
<i>Hymenoptera Symphyta</i> (кроме <i>Siricidae</i> , <i>Orussidae</i> и некоторых <i>Xyelidae</i>).	То же.	» »	То же.
<i>Xyela longula</i> Dalm., <i>X. alpigena</i> Strobl, <i>X. linsleyi</i> Burd. etc., <i>Siricidae.</i>	Игловидный того же состава.	Откладка яиц в глубь тканей растения.	Эндобионты.
<i>Orussidae</i> , <i>Parasitica.</i>	То же.	Откладка яиц на тело хозяина, часто скрытого в субстрате, или внутрь его, часто с парализацией.	Паразиты (биофаги).
<i>Aculeata.</i>	» »	Парализация, вторично защита.	То же.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность проф. Б. Б. Родендорфу, Г. А. Викторову, Д. В. Панфилову, А. Г. Пономаренко и А. Г. Шарову за помощь и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А. 1959. О происхождении паразитизма наездников. Тр. Инст. морфологии животных АН СССР, 27 : 261—273.
- Гил я р о в М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд. АН СССР : 1—280.
- М а л ы ш е в С. И. 1959. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. Изд. Советская наука : 1—292.
- Р а с н и ц ы н А. П. 1963. Позднеюрские перепончатокрылые Каратау. Палеонтолог. журн., 3 : 86—99.
- Р а с н и ц ы н А. П. 1965. К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства *Xyelinae* (Hym., Xyelidae). *Polskie Pismo Entom.*, 35, 2 : 483—519.
- Р а с н и ц ы н А. П. 1966. Опыт определительной таблицы надсемейств и семейств перепончатокрылых насекомых. Энтом. обзор., 45, 3 : 599—611.
- Т е л е н г а Н. А. 1952. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Изд. АН УССР : 1—137.
- Ш а р о в А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Инст. морфологии животных АН СССР, 8 : 63—127.
- Ш а р о в А. Г. 1957. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно онтогенетическим и палеонтологическим данным). Энтом. обзор., 36, 3 : 569—576.
- Clausen C. P. 1940. *Entomophagous Insects*. New-York—London : 1—668.
- Handlirsch A. 1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Leipzig : 1—1433.
- Oeser R. 1961. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über den Ovipositor den Hymenopteren. *Mitt. Zool. Museum Berlin*, 37, 1 : 3—124.
- Richards O. W. 1956. *Handbook for the identification of British Insects*, 6, 1. Hymenoptera. Introduction and keys to families. London : 1—194.
- Ross H. H. 1937. A generic classification of the Nearctic Sawflies. *Illinois Biol. Monogr.*, 15, 2 : 1—174.
- Tuxen S. L. 1956. *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Copenhagen : 1—284.

Палеонтологический институт АН СССР,
Москва.

ВЫВОДЫ

Яйцеклад перепончатокрылых близок к анцестральному типу яйцеклада насекомых.

Яйцеклад ортоптероидного типа должен выводиться от гименоптероидного, а не наоборот, как принято в настоящее время.

Анализ строения яйцеклада и других морфологических признаков перепончатокрылых говорит в пользу происхождения паразитических перепончатокрылых от сидячебрюхих, биологически подобных рогохвостам.