

**РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ
ВЫСШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(HYMENOPTERA, APOCRITA)****А. П. РАСНИЦЫН***Палеонтологический институт Академии наук СССР (Москва)*

Предками высших перепончатокрылых (Apocrita) были юрские рогахвосты (Siricoidea) семейства Karatavitidae. Они развивались в древесине и, скорее всего, питались ею, хотя возможность паразитизма каратавитид также нельзя исключать. К Karatavitidae, вероятно, близки паразитические рогахвосты надсемейства Orussoidea. Непосредственными потомками каратавитид были Ephialtitidae — примитивные Apocrita с широко сидячим брюшком, уже несомненные паразиты насекомых (первично личинок древогрызущих жуков или рогахвостов). Ephialtitidae, объединенные вместе со Stephanidae в надсемейство Stephanoidea и инфраотряд Stephanomorpha, известны из поздней юры, но возникли, видимо, раньше, не позднее середины юры. Все остальные Apocrita произошли от эфальтитид 2 или 3 стволами. Один такой ствол (инфраотряд Evaniomorpha) дал надсемейства Evanioidea и Ceraphronoidea (включая Megalyridae и Trigonaliidae). Инфраотряды Vespomorpha (жалоносные перепончатокрылые плюс юрское надсемейство Bethylonymoidae) и Ichneumonomorpha (Ichneumonidae, Proctotrupoidea, Cynipoidea и Chalcidoidea), возможно, отошли от эфальтитид общим стволом, но уверенно говорить об этом еще нельзя). Все 4 инфраотряда появляются в палеонтологической летописи практически одновременно — в поздней юре, лишь Megalyridae из эваниоморф немного раньше, в средней юре. Характерным признаком эваниоморф является строение сочленения средних тазиков, веспоморфы и ихневмономорфы характеризуются сходным и весьма своеобразным строением брюшного сочленения. Становление веспоморф было связано в первую очередь с изменением охотничьего поведения самок и вначале не сопровождалось существенными перестройками их морфологии. У ихневмономорф, напротив, на первых этапах их эволюции не прослеживается заметных изменений поведения, тогда как морфология (особенно строение головной капсулы) изменяется довольно сильно.

Несмотря на гигантский объем литературы по высшим перепончатокрылым, система подотряда, в том числе и на высших таксономических уровнях, остается слабо разработанной. Об этом свидетельствует хотя бы тот факт, что среди большого числа вариантов такой системы, использованных в работах последнего времени (Тарбинский, Плавильщиков, 1948; Grassé, 1949—1951; Muesebeck et al., 1951; Brues et al., 1954; Richards, 1956; Bouček et al., 1957; Krombein, 1958; Расницын, 1966; Krombein, Burks, 1967; Riek, 1970), трудно найти две не только одинаковых, но и просто похожих. Это связано, во-первых, с недостатком широких сравнительноморфологических исследований, проведенных на современном уровне и в масштабе всего подотряда, и, во-вторых, с отсутствием ясных представлений о филогенезе Apocrita, что вызвано отчасти современным уровнем знаний морфологии группы, отчасти же скудостью палеонтологических данных.

На формирование взглядов автора в области гименоптерологии большое влияние оказал Георгий Александрович Викторов, светлой памяти которого посвящается эта работа.

Обработка обширных материалов по мезозойским *Aprocrita* в коллекциях Палеонтологического института АН СССР вынудила автора заняться анализом системы и филогении подотряда с привлечением данных по морфологии современных и вымерших апокрит. Ниже излагаются предварительные результаты этого анализа в той их части, которая относится к происхождению высших перепончатокрылых и их дивергенции на более крупные группы, рассматриваемые здесь в качестве инфраотрядов. Взаимоотношения отдельных надсемейств и тем более семейств *Aprocrita* за недостатком места здесь почти не затронуты; соответствующие данные будут изложены в отдельной работе.

Работа была выполнена в отделе членистоногих Палеонтологического института АН СССР. Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю признательность заведующему отделом проф. Б. Б. Родендорфу за представленную возможность работы, сотрудникам отдела А. Г. Пономаренко и В. В. Жерихину за постоянную помощь в полевой и камеральной работе, обсуждение возникающих проблем и конструктивную критику. Я глубоко благодарен сотрудникам Зоологического института АН СССР М. А. Козлову, В. И. Тобиасу, В. А. Тряпищину, Д. Р. Каспаряну, А. Ф. Емельянову, И. М. Кержнеру, Ю. А. Песенко; сотрудникам Московского университета Г. М. Длусскому, Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР А. А. Захарову и А. Л. Тихомировой, Всесоюзного института защиты растений О. В. Ковалеву — за участие в дискуссиях, оказавших большое влияние на ход данной работы, и за предоставление сравнительного материала. Сравнительным материалом по современным *Aprocrita* и ценными советами автор обязан также А. Н. Желоховцеву (Зоологический музей Московского университета), Кромбайну (K. V. Krombein, Smithsonian Institution, U. S. A.), Таунсу (H. K. Townes, American Entomological Institute, U. S. A.), Эвансу (H. E. Evans, Colorado State University, U. S. A.), Менке (A. S. Menke, U. S. Department of Agriculture, U. S. A.), Маснеру (L. Masner, Biosystematics Research Institute, Canada). Техническую помощь автору оказывали лаборанты Палеонтологического института Е. В. Шнитникова, Н. Д. Синиченкова и А. В. Скиндер и лаборант Зоологического института В. П. Рудольф.

Вопрос о происхождении высших перепончатокрылых, долгое время остававшийся дискуссионным (см., например, Теленга, 1952; Викторов, 1959; Малышев 1966), неожиданно легко разрешился с помощью палеонтологических данных (см. Расницын, 1975). Оказалось, что *Karatavitidae*, юрское семейство, принадлежащее к рогохвостам (*Siricoidea*), которых еще Гандлирш (Handlirsch, 1906—1908) считал предками *Aprocrita*, морфологически настолько тесно смыкаются с примитивными, также юрскими, высшими перепончатокрылыми семейства *Ephialtitidae*, что даже возникают сомнения в том, где именно надо проводить границу между этими семействами, а следовательно, и между самими подотрядами *Symphyla* и *Aprocrita*.

Типичные представители симфит и апокрит отличаются по многим признакам, из которых наиболее важные — растительность личинок у первых и плотоядность их у вторых, и развитие высоко подвижного сочленения между первыми двумя сегментами брюшка у *Aprocrita* в противоположность широко сидячему брюшку *Symphyla*. Оба эти признака не абсолютны. Среди симфит есть формы с плотоядными личинками (*Orussoidea* — группа, параллельная и довольно близкая к *Aprocrita*, см. ниже) и с заметной перетяжкой между I и II сегментами брюшка (*Karatavitidae*, *Cephidae*, в меньшей степени некоторые *Paroryssidae* и *Tenthredinoidea*)¹. С другой стороны, среди *Aprocrita* есть и вторичные фитофаги и формы, утратившие подвижность брюшного сочленения. Тем не менее, хотя сформулировать четкий диагноз подотрядов довольно трудно, гиатус между современными *Symphyla* и *Aprocrita* достаточно ясный и глубокий. Третичные и меловые перепончатокрылые не уменьшают этого гиатуса, но в юрских фаунах появляются группы, сильно сужающие разрыв между *Symphyla* и *Aprocrita* — *Karatavitidae* в первом подотряде и *Ephialtitidae* во втором.

Для сирикоидов, к которым относятся *Karatavitidae*, вообще характерны признаки, сближающие их с высшими перепончатокрылыми. У них

¹ Параллельное усиление подвижности сочленения в одном и том же месте — между I и II сегментами брюшка, а не между брюшком и грудью, как можно было ожидать, обусловлено конструкцией груди перепончатокрылых. Бóльшая часть полости заднегруди занята у них среднегрудной фрагмой, несущей непосредственную мускулатуру, и здесь просто нет места для развития мышц, двигающих брюшко.

трудно управляемый и медленно работающий инструмент, использование которого оправдано лишь при необходимости проникнуть в строго определенную точку в глубине плотного субстрата. Перед рогахвостами такой задачи не стоит, и столь длинные и тонкие яйцеклады у них не известны.

В морфологии типичных *Karatavitidae* ничто не указывает на паразитический или хищный образ жизни, однако ксилофагия их тоже не доказана. Судя по короткому яйцекладу и небольшим (для обитателей глубоких слоев древесины) вискам, указывающим на слабость жевательной мускулатуры, это были, скорее всего, подкорники. Вероятно, их личинки питались растительной пищей, хотя нельзя исключить и другие варианты: поедание случайно попадающихся им других насекомых, активное хищничество или даже настоящий паразитизм на личинках других насекомых-подкорников. Если какое-либо из последних предположений подтвердится или же если строение головы и яйцеклада *Proarocritus* окажется сходным с таковым *Karatavites*, придется несколько изменить нынешнюю точку зрения на биологию первичных *Arocrita*, в частности, признать «короткохвостых» *Ephialtitidae* более примитивными по сравнению с «длиннохвостыми». Кстати, первые примитивнее вторых и по некоторым признакам жилкования (ячейка 2 *r*, иногда почти не расширенная к основанию; дистальное положение поперечной *cu-a*). И, конечно, *Karatavitidae* тогда придется перенести в *Arocrita*.

Приведенные выше данные позволяют, по-видимому, считать обоснованным предположение, что ряд: типичные *Siricoidea* — типичные *Karatavitidae* — *Proarocritus* — *Ephialtitidae* более или менее соответствует эволюционной последовательности форм, приведшей к появлению подотряда *Arocrita*. Становление высших перепончатокрылых заняло, вероятно, небольшую часть первой половины юрского периода. Во всяком случае, в достоверно раннеюрских фаунах насекомых не известны не только *Arocrita*³, но даже и *Siricoidea*. Конечно, эти фауны изучены недостаточно, но все же более поздние, предположительно ранне- или, скорее, среднеюрские фауны, известные нам столь же мало, включают и различных *Siricoidea*, и *Proarocritus*, и первого представителя *Arocrita*, кстати, очень близкого к позднеюрским. А в позднеюрское время уже достоверно существовала обширная фауна *Arocrita*, включавшая, кроме *Ephialtitidae*, представителей всех главных филогенетических линий подотряда, а также разнообразные сирикоиды и в их числе немногочисленные и, видимо, мало разнообразные *Karatavitidae* (см. Расницын, 1969, 1972, 1975). Очевидно, не только становление, но и ранняя дивергенция *Arocrita* заняли относительно очень немного времени.

Большую роль в дальнейшей эволюции высших перепончатокрылых (после появления *Ephialtitidae*) играло совершенствование брюшного сочленения. Только *Stephanidae* длительное время сохраняли относительно широкое и мало измененное заднее отверстие проподоума (рис. 1, 6), несмотря на значительные специализации в других отношениях (редукция жилкования, модификации строения головы и задних ног). Поскольку они при этом лишены особенностей, характерных для других потомков *Ephialtitidae* (см. ниже) и во многих отношениях очень примитивны, степфанид можно рассматривать как группу, наименее укловившуюся от *Ephialtitidae* в существенных признаках, и объединить оба семейства в одном надсемействе (*Stephanoidea*) и инфраотряде (*Stephanomorpha infraordo n.*).

Кроме *Stephanidae*, *Ephialtitidae* дали начало еще трем эволюционным стволам. Один из них включает *Evanioidea* и *Ceraphronoidea* s. l. [*Ceraphronoidea* s. str. плюс *Megalynidae*, которые связаны с типичными церафронаидами через промежуточное семейство *Maimetshidae* (см.

³ Указание на такую находку (Расницын, 1975, стр. 9) ошибочно.

Расницын, 1975) и Trigonalidae]. Важнейший диагностический признак этой группы, рассматриваемый в качестве особого инфраотряда (Evaniomorpha infraordo n.) — своеобразное строение медиального сочленения средних тазиков. У всех остальных перепончатокрылых тазики сочленены с постэпистернами (задним отделом среднегрузки) своим задним краем, у Evaniomorpha же постэпистерны медиально удлинены и ложатся поверх тазика, образуя сочленение на их поверхности, дистальнее края тазика (рис. 1, 7). Характерно также направление совершенствования брюшного сочленения. На первых порах (Megalyridae, Trigonalidae) происходит простое сужение сочленовного отверстия, но затем начинают проявляться другие тенденции — замыкание этого отверстия снизу и обособление его от задних тазиковых впадин (у всех остальных семейств, кроме Maimetshidae), и постепенная утрата II сегментом своей первичной функции (участие в образовании емкости для внутренних органов) и превращение его в узкую сочленовную трубку, короткую у Maimetshidae и Ceraphronoidea s. str., длинную, часто еще расширенную сзади у Evanioidea. Для эваноидов характерно также сильное расширение перемычки между брюшным и тазиковыми отверстиями проподоума, так что первое сдвигается более или менее далеко вверх.

Происхождение Evaniomorpha, на первый взгляд, кажется полифилетическим: юрские церафроноиды (Megalyridae Cleistogastrinae) явно отделены от эфпальтитид совсем недавно, и узкое брюшное сочленение у них еще не стабилизировалось, однако жилкование уже редуцировано характерным для надсемейства способом (рис. 1, 8, 9). Юрские Praeaulacidae, вероятные предки остальных эваноидов, напротив, сочетают типичное верхнее брюшное сочленение с очень примитивным жилкованием (рис. 1, 10). Очевидно, обе группы приобрели узкое брюшное сочленение независимо, но в отношении характерного для них способа сочленения средних тазиков это может быть и несправедливо: перекрывание тазиков постэпистернами могло возникнуть у общего предка эваниоморф до образования узкого брюшного сочленения. Не исключено даже, что представители такой предковой группы уже описаны среди Ephialtitidae, но еще не опознаны, так как характер сочленения тазиков на отпечатках рассмотреть не удастся.

Основная масса высших перепончатокрылых, не входящая в рассмотренные выше, ныне реликтовые инфраотряды Stephanomorpha и Evaniomorpha, распадается на две большие группы — инфраотряды Ichneumonomorpha infraordo n. с надсемействами Ichneumonoidea, Proctotrupoidea, Cynipoidea и Chalcidoidea, и Vespomorpha infraordo n., включающий, помимо Aculeata в общепринятом понимании этой группы, юрское надсемейство Bethyloynymcoidea с единственным семейством Bethyloynymidae. Взаимоотношения этих двух инфраотрядов не вполне ясны. Их объединяет единственный, но достаточно своеобразный признак — узкое сочленовное отверстие, первично не отделенное от задних тазиковых впадин, перегороджено удлиненными треугольными или зубцевидными сочленовными мышелками, между которыми зажата вертикальная часть Т-образного (в сечении) дорсального гребня II тергита; к переднему краю этого гребня подходит сухожилие, поднимающее брюшко (рис. 2, 1). Таким строением обладают все Vespomorpha и более примитивные Ichneumonomorpha (Ichneumonoidea и Proctotrupidae, Vanhorniidae, Heloridae и менее четко — Roproniidae среди Proctotrupoidea). Остальные ихневмономорфы вторично утратили проподоальные зубцы, может быть, в связи с характерным для них уменьшением размеров тела.

Функциональный смысл удлинения мышелков, сдвигающего сочленовные поверхности к средней линии тела, достаточно ясен. Мышелки образуют поперечную ось вращения, определяющую движения брюшка в сагиттальной плоскости. Кроме того, сочленение допускает небольшой люфт, позволяющий брюшку отклоняться от сагиттальной плоскости в

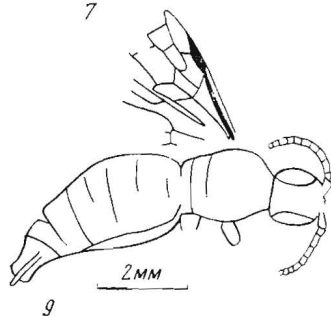
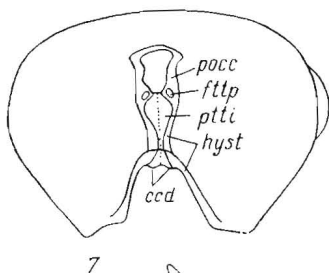
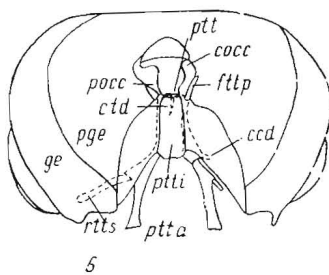
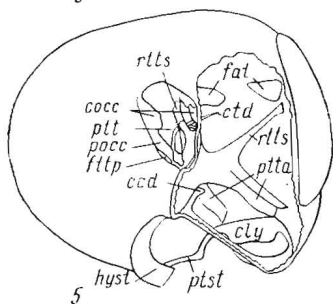
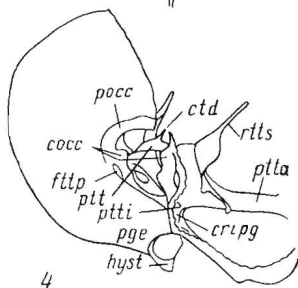
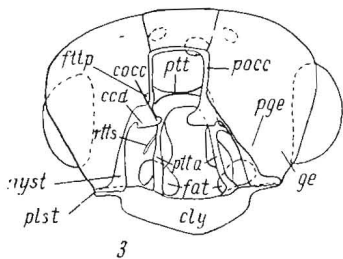
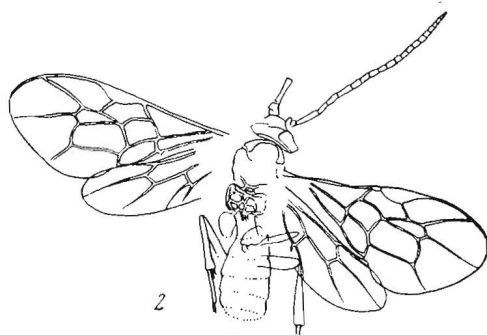
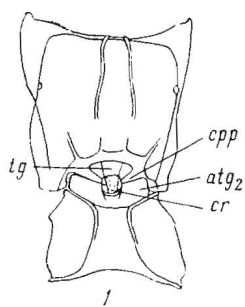


Рис. 2

1 — сочленение II сегмента брюшка с проподоумом у *Scambus* sp. (Ichneumonidae) (ориг.); *atg₂* — акротергит II сегмента брюшка, *crr* — сочленовные мышелки проподоума, *cr* — дорсальный гребень II тергита брюшка (пунктиром показана его суженная вертикальная перегородка), *ld* — сухожилие, поднимающее брюшко; 2 — *Tanychora petiolata* Townes (Ichneumonidae) (из Townes, 1973), нижний мел; 3 — голова *Xyela julii* Bréb. (Xyelidae) сади. (ориг.); *ccd* — сочленовный мышелок кардо максиллы, *clv* — наличник, *сосс* — затылочный сочленовный мышелок, *fat* — антеннальная впадина, *fltp* — задний тенториальный вход, *ge* — щека (гена), *hyst* — гипостом, *pge* — постгена, *plst* — плевростом, *ross* — постокципут, *pit* — мост тенториума (верхний, или первичный), *ptia* — передняя ножка тенториума, *rits* — верхняя ветвь тенториума; 4 — часть головной капсулы и тенториум *Orussus abietinus* Scop. (Orussidae) (ориг.); буквенные обозначения как на фиг. 3, кроме того: *ctd* — корпотендон, *cripg* — гребень, соединяющий интерпостгенальный шов с нижним тенториальным мостом, *ptti* — нижний тенториальный мост (здесь — линия смыкания передних ножек тенториума), *pttp* — задняя ножка тенториума; 5 — голова *Rhyssa* sp. (Ichneumonidae) сади.; часть стенки удалена, чтобы показать тенториум (ориг.); буквенные обозначения как на фиг. 3—4; 6 — голова *Helcon* sp. (Braconidae) сади. (ориг.); буквенные обозначения как на фиг. 3—4; 7 — голова *Diplolepis* sp. (Cynipidae) сади. (ориг.); буквенные обозначения как на фиг. 3—4; 8 — *Mesoserphus karataivicus* Kozl. (Mesoserphidae) (из Козлова, 1968), верхняя юра; 9 — *Bethylonyx curtipes* A. Rasn. (Bethylonyxidae) (из Расницына, 1975), верхняя юра

стороны и поворачиваться вокруг продольной оси; последнее в сочетании с вращением вокруг поперечной оси дает возможность брюшку двигаться в косых плоскостях, отклоняющихся от сагиттальных. Амплитуда всех этих дополнительных движений (точнее, отклонения сагиттальной плоскости брюшка от сагиттальной плоскости груди) определяется амплитудой люфта и расстоянием между мышелками, так что тангенс угла отклонения равен отношению удвоенной величины люфта к расстоянию между мышелками. Увеличение подвижности брюшка в горизонтальной и косых плоскостях может быть достигнуто как увеличением люфта, так и сближением мышелков. Первый путь опасен потерей прочности сочленения, а сближение мышелков путем простого сужения сочленовного отверстия, естественно, не может быть слишком сильным. Вероятно, единственный способ решения задачи — описанная выше конструкция с удлиненными мышелками проподоума и сочленовными поверхностями II тергита, поднятыми над его телом. Поскольку конструктивное решение задачи одно и притом довольно простое, велика вероятность конвергенции в этом направлении. Поэтому в отсутствие других синапоморфий (сходства по иным продвинутым признакам) вопрос о монофилетическом или дифилетическом происхождении Ichneumonomorpha и Vespomorpha остается открытым. Рассчитывать на его решение с помощью палеонтологии еще труднее, чем в случае с общим предком эваниоморф, так как определить форму проподоальных мышелков практически невозможно не только на отпечатках, но даже и на инклюзах в ископаемых смолах.

Рассмотрим теперь процессы, сопровождавшие становление Ichneumonomorpha. Эта группа характеризуется, помимо строения брюшного сочленения, рядом других морфологических признаков. Жилкование Ichneumonomorpha редуцировано и модифицировано: в переднем крыле сокращено число радиомедиальных ячеек — судя по жилкованию раннемеловых Ichneumonidae, за счет редукции поперечной 2 *r-m* (рис. 2, 2) ⁴, в заднем выпрямлена *M* проксимальнее *r-m* (у большинства Ephialtitidae, Vespomorpha и многих Praeaulacidae она изогнута внутрь базальной ячейки). Срединный продольный шов среднеспинки, характерный для примитивных представителей трех других инфраотрядов, у ихневмономорф исчез (у некоторых Cynipoidea и Chalcidoidea он восстанавливается вторично). Однако самый характерный признак Ichneumonomorpha — строение задней стенки головной капсулы.

В голове примитивных насекомых, включая и многих Symphyta [Xyelidae (рис. 2, 3) и большинство Tenthredinoidea] ротовое и затылочное отверстия разделены, помимо максилл и лабиума, только мембраной. Это общее отверстие окружено кольцевым склеритом, впереди расширенным и образующим наличник, а далее назад узким, условно подраз-

⁴ 2 *r-m* есть у Ichneumonomimidae, отнесенных к Ichneumonoidea предположительно (Расницын, 1975).

деляемым на плевростомы (над основаниями мандибул), гипостомы (от плевростом до задних тенториальных входов, лежащих на наружной границе склерита) и постокципут (полукольцо вокруг затылочного отверстия, ограниченное входами тенториума). Латеральное гипостом лежат постгены, а снаружи от них, отделенные затылочным швом, — гены, или щеки. Там, где между гипостомами лежат максиллы, гипостомы завернуты внутрь головной капсулы, образуя бортики ротовой ямы.

Исходное строение рассматриваемой области в эволюции перепончатокрылых сильно изменяется. Между ротовым и затылочным отверстиями возникает жесткий склеротизованный мост, укрепляющий головную капсулу и обеспечивающий более надежную опору мандибулам. У *Paraphiliidae* и многих *Cimbicidae* и *Pergidae* мост образован вентромедиальными отростками тенториума (нижний, или вторичный, тенториальный мост). У *Cephidae* нижний тенториальный мост впереди дополнен гипостомальным. У *Megalodontidae* мост целиком гипостомальный, у *Xiphidriidae*, по-видимому, тоже, но гипостомы очень узкие и неясственные, зажатые между постгенами, сильно расширенными медиально. У *Anaxyelidae* *Syntexinae* постгены на небольшом участке смыкаются, вытесняя гипостомы (Ross, 1937). У *Siricidae* и *Orussidae* мост почти целиком постгенальный⁵. При этом у *Orussidae* основания передних ножек тенториума внизу срастаются друг с другом и с границей сросшихся постген (интерпостгенальным швом), образуя зачаток или, может быть, рудимент нижнего тенториального моста, и протягиваются вперед до сочленовных мышечков (рис. 2, 4). То же самое строение, иногда с небольшими модификациями, характерно для *Stephanomorpha*, *Evaniomorpha* и *Vesptomorpha* (кроме некоторых высших пчелиных).

Тот факт, что по данному признаку *Apocrita* наиболее сходны с представителями *Orussoidea*, а не *Siricoidea* — их предковой группы, не противоречит происхождению высших перепончатокрылых от сирикоидов семейства *Karatavitidae*. Во-первых, строение задней стенки головной капсулы последних не известно и вполне могло быть таким же, как у *Orussidae* и *Apocrita*. Во-вторых, принадлежность *Orussidae* к иному надсемейству, чем *Karatavitidae*, еще не означает, что их эволюционные пути разошлись раньше, чем *Karatavitidae* отделились от предков современных семейств *Siricoidea*. Оруссоиды связаны с *Apocrita* сходством не только в способе замыкания головной капсулы, но и в строении тенториума (узкий, П-образно изогнутый верхний мост тенториума, несущий медиальный отросток — корпотендон, встречается только в этих двух группах), и в общем габитусе (справедливо лишь для более примитивного семейства *Paroryssidae*), и в образе жизни. Правда, паразитизм *Orussoidea* и *Apocrita* возник, скорее всего, параллельно (если только *Karatavitidae* сами не были паразитами, что тоже не исключено), но параллелизм, поскольку он требует для своего осуществления сходных предпосылок, а значит и определенного сходства в организации, тоже указывает на определенную близость параллельно эволюционирующих групп. Поэтому вполне допустимо предположение, что оруссоиды произошли от предков *Karatavitidae* после того, как эти предки обособились от предков *Siricidae* и *Xiphidriidae*, не говоря уже об *Anaxyelidae* (более раннее происхождение последних доказывается тем, что у них еще отсутствует поперечный шов среднеспинки).

Возвращаясь к *Apocrita*, можно сделать вывод, что строение задней стенки затылочной капсулы, сходное с таковым у *Orussidae*, является исходным для высших перепончатокрылых и сохраняется практически

⁵ В предыдущей работе (Пасницын, 1969), где приведены более подробные данные по морфологии и эволюции *Symphyta*, в том числе и по данному вопросу, для *Orussidae* ошибочно указан гипостомальный мост.

в неизмененном виде у *Stephanomorpha*, *Evaniomorpha* и *Vespomorpha*. У *Ichneumonomorpha* такое строение в чистом виде уже не наблюдается. Для этой группы характерно удлинение лабиомаксиллярного комплекса и, в частности, кардо максилл, без удлинения головной капсулы (по крайней мере первично). При этом в первую очередь удлиняется задняя часть бортика ротовой ямы, вынося сочленовные мышелки максилл глубоко внутрь головы (рис. 2, 5). Одновременно расширяется назад сама ротовая яма, освобождая место увеличивающимся стилесам. Когда задний край ямы достигает уровня задних входов тенториума, начинается второй этап изменений — нижние отростки тенториума, которые прежде соединялись друг с другом и с интерпостгенальным швом, расходятся, и между ними образуется непарная пластинка — нижний тенториальный мост (рис. 2, 6). Первый из этих двух этапов демонстрируют очень немногие примитивные *Ichneumonomorpha*, например, *Rhysa* Grav., *Ephialtes* Schrank, *Xorides* Latr. (*Ichneumonidae*), тогда как большинство современных членов инфраотряда находятся на втором этапе (почти все *Ichneumonoidea* и *Chalcidoidea*, примитивные *Proctotrupoidea* — *Proctotrupidae*, *Peleciniidae*, *Vanhorniidae*, *Heloridae*, *Roproniidae*, *Ismarus* Hal. из *Diapriidae*, а также некоторые *Cynipoidea*) или уже миновали его и находятся на третьем этапе (*Paxylommatidae* из *Ichneumonoidea*, некоторые, особенно наиболее мелкие *Chalcidoidea*, высшие *Proctotrupoidea* и большинство *Cynipoidea*). Последний этап состоит во вторичном сокращении лабиомаксиллярного комплекса и ротовой ямы, в результате чего нижний тенториальный мост позади ротовой ямы обычно (но не всегда) вытесняется гипостомами (рис. 2, 7); восстановление постгенального моста происходит, видимо, редко. Переход на третий этап, как и утрата зубцов проподеума (см. выше), могут быть связаны с уменьшением размеров тела, так как миниатюрные насекомые часто эфемерны, имагинальное питание играет в их жизни меньшую роль, а это способствует редукции ротового аппарата.

Ichneumonomorpha появляются в палеонтологической летописи в поздней юре, вместе с остальными инфраотрядами апокрит. Как ни странно, здесь представлена только одна и притом довольно продвинутая группа — *Proctotrupoidea* семейства *Mesoserphidae* (рис. 2, 8). *Mesoserphidae* достаточно примитивны, чтобы быть предками всех остальных проктотрупидов, а также хальцид и орехотворок. Однако ихневмоноиды не могли от них произойти, скорее наоборот, проктотрупиды могли возникнуть от каких-то примитивных ихневмоноидов, сохранявших, подобно *Ichneumonomimidae* (см. сноску на стр. 855) широкое костальное поле. Отсутствие таких форм в известных нам юрских фаунах, вероятно, связано или с редкостью или, скорее, с особенностями их эколого-географического распространения (подробнее см. Расницын, 1975).

Становление *Vespomorpha*, в отличие от *Evaniomorpha* и *Ichneumonomorpha*, было связано в первую очередь не с морфологическими перестройками, а с изменением их биологии, точнее, способа поражения добычи. Если две последние группы в период своего формирования сохранили унаследованный от *Ephialtitidae* эктопаразитизм на личинках насекомых ксилофагов (жуков или рогахвостов) и поражение добычи яйцекладом сквозь субстрат, без прямого контакта (так действуют или действовали *Megalyridae*, *Praeaulacidae*, *Gasteruptiidae* *Aulacinae*, *Mesoserphidae* и многие *Ichneumonidae* и *Braconidae*), то само возникновение *Vespomorpha* было связано с переходом к активному поиску добычи в толще субстрата и к заражению ее в условиях прямого контакта. Добычей служили, вероятно, те же личинки жуков, только обитающие не в плотной, а в разрушенной, гниющей древесине или под отставшей корой. Одной из обычных жертв могли быть личинки хрущей (*Scarabaeidae*), поскольку, во-первых, такова основная добыча современных экологически примитивных ос надсемейства *Scolioidea* и, во-вторых, в

том же местонахождении Каратау, откуда происходит огромное большинство юрских *Arocrita*, включая и первых веспоморф, найдены и остатки *Scarabaeidae* (определение А. Г. Пономаренко).

Изменение поведения, приведшее к возникновению веспоморф, естественно, отразилось на их морфологии. В частности, юрские веспоморфы, относящиеся к надсемейству *Bethylonymtoidea* с единственным семейством *Bethylonymidae* и представляющие, видимо, предков всех остальных *Vespomorphia*, отличаются от *Ephialtitidae* узким брюшным сочленением (вероятно, уже снабженным длинными мышечками и гребнем на II тергите) и коротким яйцекладом и габитуально напоминают современных *Bethylidae* (рис. 2, 9). Однако строение брюшного сочленения *Bethylonymidae* может быть не приобретенным, а унаследованным от общих предков с *Ichneumonomorpha* (см. выше). Современные жалоносные отличаются от остальных *Arocrita* своеобразным строением базальных структур яйцекладущего аппарата (см. Oeser, 1961). На ископаемых эти признаки не видны, но все же есть некоторые основания считать, что у *Bethylonymidae* яйцеклад был гораздо менее измененным. Например, ножны яйцеклада у них наружные и не расчлененные, а у *Aculeata* они вторично расчленены и в покое всегда втянуты в брюшко. Видимо, *Bethylonymidae* еще не обладали жалом и, следовательно, не относились к жалоносным (*Aculeata*) в обычном смысле этого слова.

Итак, укорочение яйцеклада остается пока единственным несомненным изменением, сопровождавшим становление *Vespomorphia*. Однако это изменение весьма неглубокого характера — по таким признакам нередко различаются виды одного рода. Вопрос о том, было ли связано происхождение группы с более существенными морфологическими перестройками, зависит прежде всего от того, как возникла совершенная конструкция брюшного сочленения веспоморф. Если удастся доказать, что она была унаследована, а не приобретена ими, придется признать, что одного только изменения поведения, не сопровождаемого (на первых порах) сколько-нибудь глубокими морфологическими изменениями, может быть достаточно для возникновения таксона высокого ранга. Впрочем, дело не в ранге: инфраотряд *Vespomorphia* включает муравьев и пчел — группы, заслуженно считающиеся наиболее высоко организованными среди всех насекомых и даже беспозвоночных в целом. Ситуация необычная, однако не уникальная — подобные черты отличают и антропогенез.

Изложенное позволяет сделать следующие выводы.

1. Высшие перепончатокрылые (*Hymenoptera Arocrita*) произошли от рогахвостов (*Siricoidea*) семейства *Karatavitidae* в первой половине юрского периода. Среди современных *Symphyta* наиболее близкими их родичами могут оказаться паразитические пилильщики надсемейства *Orussoidea*. Экологически первые *Arocrita* были эктопаразитами личинок жуков-ксилофагов или рогахвостов.

2. В эволюции *Arocrita* можно выделить исходную группу — *Ephialtitidae*, объединяемую вместе с наименее измененными их потомками *Stephanidae* в инфраотряд *Stephanomorpha*, и три главных эволюционных ствола — инфраотряды *Evanioromorpha*, *Ichneumonomorpha* и *Vespomorpha*. *Ichneumonomorpha* и *Vespomorpha* могут образовывать монофилетическую группу. Все четыре инфраотряда появляются в палеонтологической летописи практически одновременно — в позднеюрское время, однако по крайней мере часть из них заведомо существовала и раньше.

3. Становление *Evanioromorpha* сопровождалось в первую очередь изменением сочленений средних тазиков, во вторую — сужением и замыканием заднего отверстия проподоума. *Evanioidea* и *Ceraphronoidea* s. l. разделились, вероятно, еще на стадии широкого сочленовного отвер-

ствия. Биология эваниоморф на первых этапах их эволюции не изменилась сколько-нибудь заметным образом.

4. Ichneumonomorpha также долго не меняли своей биологии, однако морфология их изменилась весьма существенно. Претерпели изменения задняя стенка головной капсулы, жилкование крыльев, расчленение среднеспинки. Совершенная конструкция брюшного сочленения могла появиться в процессе возникновения инфраотряда, но могла и быть унаследована от общего предка Ichneumonomorpha и Vespomorpha. В дальнейшем многие ихневмономорфы утратили почти все эти признаки (кроме редукции жилкования), что было связано, по-видимому, с уменьшением их размеров.

5. В отличие от двух предыдущих инфраотрядов, Vespomorpha отделились от своих предков в первую очередь в результате изменения их биологии — перехода к активному поиску жертвы в толще субстрата; набор хозяев при этом существенно не изменился. Морфологические изменения состояли в основном в укорочении яйцеклада, вначале, вероятно, без глубоких его преобразований (жало как инструмент исключительно для нападения и защиты, но не для проведения яйца, возникло позднее) и в совершенствовании брюшного сочленения. Однако последний признак, как и у Ichneumonoidea, может оказаться не приобретенным, а унаследованным.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов Г. А., 1959. О происхождении паразитизма наездников, Тр. Ин-та морфол. животных, 27: 261—273.
- Малышев С. И., 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции: 1—329, Изд-во «Наука», М.—Л.
- Расницын А. П., 1966. Опыт определительной таблицы надсемейств и семейств перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera), Энтомол. обозр., 45, 3: 599—611.—1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 123: 1—196.—1972. Перепончатокрылые насекомые Praeaulacidae из поздней юры Каратау, Палеонтол. ж., 1: 70—87.—1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 147: 1—134.
- Тарбинский С. П., Плавильщиков Н. Н., 1948. Определитель насекомых Европейской части СССР: 1—1128, Сельхозгиз, М.—Л.
- Теленга Н. А., 1952. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР: 1—137, Изд-во АН УССР, Киев.
- Bouček Z. et al., 1957. Řád Blanokřídli — Hymenoptera. In: Klič zvířeny ČSR. Díl II: 35—406, Praha.
- Brues Ch. T., Melander A. L., Carpenter F. M., 1954. Classification of Insects, Bull. Mus. Compar. Zool., 108: 1—917.
- Grassé P. P., 1949—1951. Traité de Zoologie, 9—10, Paris.
- Handlirsch A., 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: 1—1433, Leipzig.
- Krombein K. V., 1958. Hymenoptera of America North of Mexico. Synoptic Catalog, Suppl. 1. U. S. Dept. Agric., Agric. Monogr., 2: 1—305, Washington.
- Krombein K. V., Burks B. D., 1967. Hymenoptera of America North of Mexico. Synoptic Catalog, Suppl. 2. U. S. Dept. Agric., Agric. Monogr., 2: 1—584, Washington.
- Muesebeck C. F. W., Krombein K. V., Townes H. K., 1951. Hymenoptera of America North of Mexico. Synoptic Catalog, U. S. Dept. Agric., Agric. Monogr., 2: 1—1420, Washington.
- Oeser R., 1961. Vergleichend-Morphologische Untersuchungen über den Ovipositor den Hymenopteren, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 37, 1: 3—124.
- Richards O. W., 1956. Handbooks for the identification of British insects, VI, pt. I. Hymenoptera. Introduction and keys to families: 1—94, London.
- Riek E. F., 1970. Hymenoptera. In: «The insects of Australia»: 867—959, Melbourne.
- Ross H. H., 1937. A generic classification of the nearctic sawflies, Illinois Biol. Monogr., 15, 2: 1—174.