

УДК 595.7 : 576.12

Памяти С. И. Тихомирова

О РАННЕЙ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ И ПРОИСХОЖДЕНИИ
PTERYGOTA

А. П. РАСНИЦЫН

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

Насекомые (в узком смысле, без Apterygota Entognatha) происходят, вероятно, от первичноводных многоножкоподобных членистоногих независимо от собственно Myriapoda. Среди Apterygota s. str. Monura являются, по-видимому, неотеническими Archaeognatha и вряд ли заслуживают ранга отряда. Pterygota происходят не от Thysanura s. str., а от более примитивных форм, может быть даже более близких к Archaeognatha. Полет возник скорее всего у дендрофильных насекомых, питавшихся генеративными органами растений. Ему предшествовали прыжки, преимущественно с ветки на ветку, как средство спасения от хищников и способ сокращения пути от одного источника пищи к другому. Крылья возникли из образований, морфологически соответствующих параноталиям, их первичными функциями были контроль положения тела в воздухе и планирование. Вначале, по-видимому, появилась вертикальная подвижность предкрыльев, затем — отведение их назад и крышевидное складывание, и лишь впоследствии — активный полет. Pterygota сформировались не позже начала намюра (конец раннего карбона) и были представлены вначале отрядом Protoptera, давшим впоследствии всех остальных крылатых насекомых. В пределах Pterygota наиболее глубокая граница разделяет не Palaeoptera и Neoptera, а группы, выделенные в качестве инфраотрядов Scarabaeones (=Protoptera+Palaeoptera+Paraneoptera+Oligoneoptera) и Gryllones (=Polyneoptera). Последние возникли как обитатели укрытий, тогда как многие Scarabaeones надолго сохранили образ жизни «предтеритогот».

Как известно, насекомые объединяют большую часть всех видов живых организмов и занимают одну из ключевых позиций в экономике природы. Поэтому пути и условия становления этой группы представляют интерес не только для энтомологии; они имеют и общепалеонтологическое значение. Особое внимание привлекает экологический аспект проблемы (биоценотическая обстановка и способы адаптации к ней, предопределившие возникновение и последующую эволюцию насекомых), поскольку эволюция как процесс адаптивного изменения организмов есть в первую очередь экологическое явление. Основной задачей настоящего исследования была попытка анализа именно этой стороны ранней эволюции насекомых.

Проблема происхождения и ранней эволюции насекомых не относится к числу решенных. Продолжаются дискуссии даже по такому вопросу, как объем этого класса. Многие авторы исключают из его состава три отряда первичнобескрылых — Protura, Diplura и Collembola*, объединяющихся в группу Entognatha (см. Sharov, 1966), другие настаивают на принадлежности их к Insecta. К последним относится Кристенсен, автор последнего обзора по филогении насекомых, содержащего обширную библиографию (Kristensen, 1975). Кристенсен привел лишь немногие и не слишком надежные синапоморфии (общие эволюционные изменения), объединяющие шестиногих (Insecta s. l. = Hexapoda), а

* Независимое от Entognatha происхождение этих групп Hexapoda отмечено Гиляровым (1949) на схеме путей эволюции насекомых (стр. 222).

именно: 1) трехчлениковая грудь с первично шестичлениковыми конечностями; 2) идентичное положение колена, представленного суставом, а не сегментом; 3) присутствие церков; 4) строение лабиума.

По поводу предполагаемых Кристенсенем синапоморфий можно сказать следующее.

1. Олигомеризация конечностей широко распространена среди *Arthropoda*, причем три пары ног оказываются, по-видимому, минимальным числом, обеспечивающим постоянную опору тела на три точки при быстром движении, когда одновременно переносится по одной ноге каждой пары (см. также Гиляров, 1949). Что касается шестичлениковой ноги, то предполагаемая Кристенсенем вторичность пятичлениковой ноги (с нерасчлененным тибготарзом) *Collembola* отнюдь не очевидна, и вообще различия по составу ноги внутри *Entognatha* и между ними и *Symphyla* не менее глубоки, чем между ними и *Insecta s. str.* Все это заставляет считать недоказанным предположение, что шестиногость *Hexapoda* (*Insecta s. l.*) была унаследована от их общего предка, а не приобретена независимо разными их группами.

2. Развитие коленного сустава, по-видимому, коррелирует с олигомеризацией ноги и интенсификацией ее функций, о чем свидетельствует его присутствие у скорпионов, лжескорпионов (особенно на двух задних парах ног), фаланг, многих пауков и т. д. С другой стороны, у *Protura* и некоторых *Collembola* (см., например, Wallace, Mackerras, 1970; Fig. 10. 4) можно говорить скорее о коленном членике, чем о коленном суставе, из-за малой длины бедра сравнительно с трохантером и подвижности сочленения между этими члениками. Более подвижное, чем у *Insecta s. str.*, сочленение между трохантером и бедром сохраняется и у *Diplura*. Все это заставляет считать коленный сустав *Entognatha* приобретенным независимо от *Insecta s. str.*

3. Церки нельзя считать синапоморфией *Hexapoda*, поскольку, во-первых, они развиты и у *Symphyla* и, во-вторых, отсутствуют у *Protura* и *Collembola*, причем это отсутствие вполне может быть первичным.

4. Срастание вторых максилл с образованием лабиума характерно не только для *Hexapoda*, но и для *Symphyla*; определенных указаний на то, что первая группа унаследовала этот признак от общего предка, тогда как у *Symphyla* лабиум возник независимо, по-видимому, нет.

Таким образом, синапоморфии *Insecta s. l.* представляются во всяком случае не более надежными, чем те, что объединяют *Entognatha* с *Myriapoda* и противопоставляют обе эти группы насекомым в узком смысле слова. В частности, данные многих авторов (Насонов, 1887, рис. 8, 41, 55; Berlese, 1910, Fig. XI; Tiegs, 1945, Text-fig. 15; 1947, Text-fig. 16B; Dohle, 1964, Abb. 42a; Bruckmoser, 1965, Abb. 32; Seifert, 1967, Abb. 1—10) свидетельствуют о том, что у *Myriapoda* и *Entognatha* в отличие от насекомых передний конец морфологической оси тела резко изогнут вверх, в результате чего протоцеребрум занимает заднее положение относительно других отделов головного мозга. О. А. Мельников (1974) указывает на важное отличие онтогенеза многоножек и энтогнат от насекомых (а также от ракообразных и хелицерных): в первых двух группах метатрохофоральная стадия гомономно сегментирована, в трех остальных — гетерономно. Следовательно, эмбрионизации подвергались метатрохофоры различного строения, что означает дивергенцию многоножек (вместе с энтогнатами) и насекомых задолго до их выхода на сушу. Все это заставляет усомниться в близком родстве *Entognatha* и *Insecta s. str.*

Экология перехода членистоногих от водного образа жизни к наземному наиболее убедительно реконструирована Гиляровым (1949, 1970; Ghilarov, 1956). Согласно этой концепции «...промежуточной средой (между водной и воздушной. — А. Р.) в филогенезе многих групп наземных беспозвоночных были почва (включая подстилку) и сходные по

водному режиму субстраты (трещины скал, полости под камнями, гнилая древесина и т. п.)...» (Гиляров, 1970, стр. 8). К этому перечню можно добавить растительные выбросы по берегам морей — субстрат, вероятно, служивший и служащий промежуточным для многих групп выходцев из моря. Такую идею развивал, но не успел опубликовать недавно трагически погибший талантливый акаролог С. И. Тихомиров, памяти которого посвящена эта работа.

Приспособление к жизни в глубоких слоях почвы обычно связано, как указывает Гиляров (Ghilarov, 1956) с глубокими специализациями. Следов таких приспособлений у примитивных насекомых, в частности у *Thysanura s. l.*, не прослеживается. Вероятно, основную роль здесь играли не собственно почва, а подстилка и другие перечисленные М. С. Гиляровым субстраты*.

Недавно Б. М. Мамаевым (1975) была выдвинута оригинальная «гравитационная гипотеза происхождения насекомых». На ней следует остановиться подробнее, так как в отличие от других гипотез эти представления еще не обсуждались в литературе.

Основные положения гипотезы Мамаева могут быть кратко сформулированы следующим образом. Становление насекомых было связано с переходом их водных предков к амфибиотическому образу жизни в раннедевонских биоценозах с полуводной растительностью. Лазание по стеблям растений в условиях резко возросших гравитационных нагрузок вызвало олигомеризацию локомоторных придатков до трех передних пар ног, развитие мускулатуры которых потребовало склеротизации покровов и соответственно сокращение поверхности, обеспечивающей газообмен. Это компенсировалось разрастанием межсклеритных мембранизованных участков внутрь тела с последующим их преобразованием в трахеи; кроме того, на груди развивались и наружные выросты — кровяные жабры, последовательно превращавшиеся в трахейные жабры и далее в крылья. Дефицит влажности в число факторов, стимулировавших развитие трахейной системы, не входил, поскольку в зарослях полуводных растений влажность была 100%-ной.

Прежде всего необходимо отметить, что, хотя гравитационная среда при переходе из воды в воздух действительно резко изменяется, наиболее сильно это изменение влияет на крупных животных, в частности на позвоночных. С уменьшением размеров сила мышц и прочность скелетных элементов падают медленнее, чем вес тела, поэтому можно ожидать, что у мелких животных скелетно-мускульный аппарат, способный обеспечить активное движение в столь плотной среде, как вода, окажется достаточным и для движения на суше. Действительно, пример наземных и амфибиотических ракообразных (среди бокоплавов, равноногих и десятиногих) показывает, что для сравнительно мелких организмов увеличение гравитационных нагрузок при переходе из воды в воздушную среду не является серьезным препятствием и не требует существенных изменений в их строении. Уже одно это ставит под сомнение гравитационную теорию происхождения насекомых.

Далее, приведенные случаи, а также пример скорпионов, среди которых известны водные группы (силурийские *Arochropodes*), земноводных пауков и т. д. показывают, что земноводный образ жизни, связанный с активным и регулярным переходом из водной среды в воздушную, в размерном классе членистоногих наиболее доступен сравнительно крупным формам. Это указывает на то, что для амфибиотических членистоногих основное значение имеет не гравитационная нагрузка, а трудность преодоления поверхностного натяжения воды. Отсюда следует, во-первых, что для организма, способного активно преодолевать поверхность

* М. С. Гиляров (1949, Ghilarov, 1956) подчеркивает, что подстилка (A_0) рассматривается почвоведом как один из слоев почвы, что и позволяет ему использовать термин «почва» в широком понимании.

ную пленку воды, гравитационная нагрузка в воздухе будет вполне сильной, во-вторых, что земноводный образ жизни с активным переходом из воды в воздух для беспозвоночных может оказаться более труднодоступной нишей, чем однократный выход в воздушную среду, который может быть и пассивным (например, при отливе).

Существенным аргументом против земноводного образа жизни первичных насекомых служит также полное отсутствие их ископаемых остатков, тем более, что, согласно Б. М. Мамаеву, эти насекомые имели склеротизованные покровы и, следовательно, должны были хорошо сохраняться в ископаемом состоянии. Водные и полуводные насекомые обычно хорошо представлены в палеонтологической летописи, отсутствие же ископаемых остатков наиболее характерно именно для скрытоживущих насекомых.

Утверждение, что шестиногость возникла как приспособление к лазанию по растениям, опровергается вторичной многоногостью хорошо приспособленных к такому образу жизни гусениц и личинок пилильщиков. Вторичность их брюшных ножек (точнее, вторичное и независимое превращение гомологичных зачатков в активные придатки, несущие прицепную и локомоторную функции) однозначно показана Хинтоном (Hinton, 1955). В то же время многие из примитивных трахейных, обитающие в подстилке и подобных субстратах, имеют всего три (Protura, Diplura, Collembola, Thysanura) или четыре пары ног (хелицеровые). Одни эти факты доказывают необоснованность утверждения Б. М. Мамаева, что «ползание в береговом растительном детрите, почве и тому подобных субстратах... не создает предпосылок для олигомеризации конечностей» (l. c., стр. 503), не говоря уже о том общеизвестном факте, что олигомеризация носит общеадаптивный характер и ее развитие часто не связано с переходом в новую адаптивную зону.

Вызывает сомнение трактовка Б. М. Мамаевым эволюции дыхательного аппарата. Полное насыщение воздуха водяными парами в открытой атмосфере, снимающее опасность высыхания, обычно не достигается даже в лесных условиях, гораздо лучше защищающих от иссушающего действия ветра, чем низкорослая болотная растительность (даже если отвлечься от конкретных условий в псилофитовых формациях девона, где растительность была редкой, а сами они граничили с пустынями). Утверждение, что «любой сколько-нибудь существенный и продолжительный дефицит влажности был для таких растений (псилофитов.— А. Р.) губителен» (стр. 501), несправедливо по крайней мере для такой величины и продолжительности дефицита, которые должны были быть существенными для предков насекомых. Поэтому исключение дефицита влажности из числа факторов, влиявших на становление насекомых, представляется недопустимым.

Далее, автор гравитационной гипотезы связывает происхождение трахейной системы насекомых (только насекомых, но не всех трахейных!) со склеротизацией покровов именно в результате усиления мышц и концентрацией дыхательной функции на межсегментной мембране. Метамерность трахейной системы он объясняет гомономностью сегментации, расположения мышц и, следовательно, склеритов (стр. 503). Но страницей раньше сказано: «Усиление мускулатуры трех передних пар ног повлекло за собой укрепление несущих их сегментов тела и усиление склеротизации покровов, служащих для прикрепления двигательной мускулатуры» (стр. 502). Из этих взаимоисключающих положений согласуется с остальным содержанием гравитационной гипотезы и вытекает из него второе, согласно которому брюшко первичных насекомых должно было оставаться слабо склеротизованным. Но в таком случае не остается предпосылки для развития трахейной системы (дефицит влажности, согласно Б. М. Мамаеву, исключен), и происхождение ее в рамках гравитационной гипотезы оказывается необъяснимым.

Наконец, постулируемое гравитационной гипотезой возникновение зачатков крыльев одновременно (в геологическом смысле этого слова) с развитием других признаков насекомых (шестиногость и трахейное дыхание) опровергается существованием шестиногих трахейнодышащих, лишенных даже следов существования таких зачатков (если только не предполагать независимого происхождения крылатых). Что же касается развития зачатков крыльев (разрастания заднебоковых участков грудных тергитов) первично из-за одних только напряжений, вызываемых ножной мускулатурой, то образование наружных выростов кутикулы в местах прикрепления мышц отнюдь не относится к числу широко распространенных явлений, и существование здесь причинной связи не доказано (во всяком случае в работе Э. Г. Беккера, на которую ссылается Б. М. Мамаев, сколько-нибудь надежные доказательства отсутствуют). Равномерное распределение *origio* ножных мышц по поверхности грудных тергитов у щетинохвосток (см., например, Barlet, 1954), группы, наиболее близкой к крылатым насекомым, также свидетельствует против построений Б. М. Мамаева.

Таким образом, гравитационная гипотеза происхождения насекомых представляется совершенно необоснованной и излишней.

Перейдем теперь от происхождения насекомых к их дальнейшей эволюции. В состав класса насекомых помимо *Pterygota* входят три отряда первичнобескрылых насекомых, из которых *Monura* и *Archaeognatha* настолько близки, что разделение их может оказаться неоправданным. Действительно, ископаемая форма *Dasyleptus* Brögn., единственный род в первом отряде, чрезвычайно сходен с молодой личинкой *Machilidae* (включая присутствие в виде бугорков рудиментов церков, не описанных А. Г. Шаровым, 1957а), что вполне допускает интерпретацию его как глубоко фетализованного представителя *Archaeognatha*. Третий отряд, *Thysanura* s. str. (= *Zygentoma*), резко отличается от *Archaeognatha* и *Monura* по многим признакам, так что их разделение вполне оправдано. Именно *Thysanura* s. str. сближают с *Pterygota*, считая их предковой группой для крылатых насекомых или по крайней мере наиболее близкими к предкам *Pterygota* (см. Kristensen, 1975). Наибольшее внимание к этой связи привлекает двойное сочленение мандибул в отличие от одиночного у *Archaeognatha*, однако известны и другие синапоморфии (l. c.). Многие из этих признаков уязвимы для критики, включая и строение мандибул, которые у *Thysanura* еще очень сходны с *Archaeognatha*, со слабо развитым вторичным сочленением, расположенным в отличие от *Pterygota* очень далеко от первичного.

Одновременно *Thysanura* обнаруживают и синапоморфии с *Archaeognatha* (см. Kristensen, l. c.), и весьма глубокие собственные специализации. К последним относится, например, строение мускулатуры брюшка, не допускающее выведения из нее брюшной мускулатуры *Pterygota* (Birken-Smith, Jørgen, 1974), а также своеобразный «фронтальный ганглий» (Chaudonneret, 1950), резко отличающийся от фронтального ганглия *Archaeognatha* и *Pterygota* и, вероятно, не гомологичный ему. Если такая трактовка подтвердится, можно будет говорить не только об аутопоморфии *Thysanura*, но и о синапоморфии по этому признаку *Archaeognatha* и *Pterygota*.

Таким образом, вопрос о предках *Pterygota* среди *Apterygota* далек от ясности: предковая группа может оказаться равно отличной и от *Thysanura* и от *Archaeognatha* или даже более близкой к последним. Однако установление конкретных родственных связей *Pterygota* составляет лишь часть, и притом далеко не самую важную, проблемы происхождения крылатых насекомых. Гораздо важнее и интереснее вопрос о происхождении полета, ибо именно с полетом были связаны появление и расцвет этой гигантской группы.

Вопрос о развитии крыльев в онтогенезе современных насекомых остается в деталях спорным (см. Бочарова-Месснер, 1968). Однако эти разногласия едва ли могут поколебать вывод, что непосредственные предшественники крыльев выглядели, подобно крыловым чехлам нимф современных насекомых, как разросшиеся задние углы параноталий (свободных верхнебоковых закраин груди). Этолого-экологические процессы, сопровождающие и обуславливающие возникновение полета, разные авторы часто рисуют по разному (см., например, Handlirsch, 1906—1908; Мартынов, 1925, 1938; Гиляров, 1949; Залесский, 1949; Carpenter,



Рис. 1. Гипотетические предки Pterygota. Реконструкция А. Г. Пономаренко

1954; Héeg, 1963; Wigglesworth, 1963; Flower, 1964; Расницын, 1965, 1969; Riek, 1971; Smart, 1971, и мн. др.). Объем работы не позволяет дать обзор всех имеющихся точек зрения, поэтому ограничимся изложением и обоснованием той гипотезы, которая представляется автору наиболее правдоподобной. Излагаемые ниже представления нельзя считать вполне оригинальными, скорее это определенная комбинация идей и гипотез, высказанных в перечисленных выше работах, а также предложенных участниками постоянных дискуссий и обсуждений этой проблемы в Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР (В. В. Жерихин, А. Г. Пономаренко, С. П. Расницын), которым автор пользуется случаем выразить свою глубокую признательность.

Гипотетическая группа непосредственных предков Pterygota (рис. 1) по предположению автора была, вероятно, трофически связанной с древесными растениями, в частности с их генеративными органами. Полету исторически предшествовал прыжок-падение, который мог использоваться для разных целей. Во-первых, он позволял спастись при напа-

дении хищников — хелицеровых и многоножек, охотившихся, вероятно, не только на земле, но и на деревьях. Во-вторых, и это особенно важно, перепрыгивание с ветви на ветвь позволяло значительно интенсифицировать процесс питания. Оно делало излишним холостые ходы от терминальных спорангиев одной ветви через ствол к спорангиям на вершине другой ветви. При этом одновременно уменьшалась вероятность встречи с хищниками.

Использование прыжка или падения давало преимущество тем особям, которые могли, во-первых, поддерживать в воздухе правильную ориентацию тела (особенно при прыжке с ветки на ветку, где важно сразу же уцепиться за субстрат) и, во-вторых, планировать возможно дальше в нужном направлении. Обе эти возможности давало расширение параноталий, причем эффект увеличения стабилизирующих и несущих плоскостей был более сильным у крупных насекомых. У мелких поверхность по отношению к массе и без того велика, а скорость падения в воздухе мала, поэтому расширение параноталий у них будет не увеличивать точность планирования, а снижать ее в результате сноса случайными порывами ветра.

Задний конец тела предков *Pterygota* в воздухе поддерживали, вероятно, хвостовые нити, поэтому расширяться должны были преимущественно передние параноталии, особенно на более тяжелых грудных сегментах. Простое расширение параноталий не могло быть слишком сильным: далеко торчащие вбок выросты мешают движению по неровному субстрату, в частности по стволу, ветвям и листьям деревьев, не говоря уже о поверхности земли. Если же эти насекомые не потеряли полностью связь со своими исконными наземными местообитаниями (подстилка, скопление крупномерных растительных остатков и т. д.), то ограничение размера параноталий должно было быть особенно сильным. В какой-то мере ограничения можно ослабить, сделав параноталии скошенными назад, как крыловые чехлы у нимф многих современных насекомых, однако радикально задача решается, по-видимому, только путем отчленения параноталий, дающего им возможность отводиться назад в покое и расправляться в воздухе. Отчленение кутикулярных выростов и, в частности, боковых лопастей тергитов представляет собой не столь уже редкое явление у членистоногих. А. Г. Шаров, например, указывает это для девонского ракообразного *Lepidocaris rhyniensis* Scour., современных *Amphipoda*, некоторых современных и вымерших *Diplopoda* (Sharov, 1966); особенно характерны подвижные боковые пластинки (птероморфы) у крылатых панцирных клещей семейства *Galumnidae*.

Подвижность горизонтальных боковых выростов в вертикальной плоскости (машущие движения) механически осуществляется легче, чем в горизонтальной (складывание и расправление параноталий), и исторически могла предшествовать ему. По мнению А. Г. Шарова (1973), глубокая борозда в основании крыловых чехлов некоторых *Palaeodictyoptera* (табл. I, фиг. 1а) свидетельствует о вертикальной подвижности нимфального крыла. Аналогичное строение имели крылья нимф карбоновых *Protoblattodea* (табл. I, фиг. 2). Такие нимфальные крылья с широким основанием и направленной косо назад вершиной, по-видимому, соответствуют раннему этапу развития предкрыльев и могут указывать на чрезвычайную древность их вертикальных движений. Функцией этих движений едва ли мог быть активный полет, скорее только ориентация тела при прыжке.

Следующий, вероятно, критический этап предистории крыла отражают, по-видимому, старшие нимфы некоторых палеодиктиоптер, в частности *Tchirkovaea* Zal. Крыловые зачатки нимф чирковей были очень крупными: у поздних нимф они достигали трети длины имагинального крыла, и даже у относительно молодых каждый зачаток был в несколь-

ко раз длиннее ширины груди. В случаях, когда крыловой чехол сохранился вместе с половиной тергита, разорванного по линочному шву, он направлен почти прямо в сторону, особенно на более поздних стадиях (ср. табл. I, фиг. 16, в). Если бы такое положение было постоянным, едва ли можно было бы представить себе условия, в которых такое насекомое могло существовать. По-видимому, крыловые чехлы в покое могли отводиться назад, о чем свидетельствует их узкое и сравнительно слабо склеротизованное основание с хорошо развитым аксиллярным аппаратом.

В качестве другой модели насекомого, находящегося на одном из последних этапов перед появлением машущего полета, по-видимому, можно рассматривать *Herdina mirificus* Carpenter et Richardson (табл. II, фиг. 3). Авторы описания считают *Herdina* взрослым насекомым с укороченными крыльями на том основании, что его крылья с хорошо выраженным четким жилкованием не похожи на крыловые чехлы нимф птеригот. Однако и нимфальные крылья чирковей не слишком похожи на обычные крыловые чехлы, хотя и более сходны с ними, чем у гердины. Учитывая облик крыльев линяющего субимаго поденок и *Atactophlebia* Mart. (Protoblattodea; подробнее о линьке крылатых *Atactophlebia* см. Шаров, 1975б), нельзя быть уверенным, что насекомое с такими крыльями, как у гердины, не могло линять. Строение гердины в основном достаточно близко к тому, что можно было бы ожидать у поздних «предптеригот» и у последних преимагинальных стадий первичных Pterygota. Пожалуй, лишь уменьшенная задняя пара крыльев *Herdina* свидетельствует о том, что это скорее всего вторично измененная форма, и делает более правдоподобным предположение Карпентера и Ричардсона (Carpenter, Richardson, 1971).

Весьма существенно, что предкрылья у предков птеригот при складывании прижимались к вальковатому телу и автоматически должны были занимать скошенное положение с опущенным передним и приподнятым задним краем. Это положение соответствует крышевидному складыванию, каковое, вероятно, и появилось в результате последующего расширения крыльев и смыкания их задних краев.

Таким образом, предполагается, что уже первые настоящие Pterygota были способны складывать крылья в покое. Гипотеза Гандлирша (Händlirsch, 1906—1908) и Мартынова (1925) о первичности распростертых, не складывающихся крыльев (у Мартынова только по отношению к Palaeoptera) не может быть принята по двум причинам. Во-первых, распростертые крылья препятствуют свободному передвижению по субстрату и возможны лишь у насекомых, обладающих достаточно совершенным полетом, чего нельзя ожидать от первых птеригот. Во-вторых, мы знаем много примеров утраты способности складывать крылья (многие бабочки и двукрылые, некоторые перепончатокрылые), но достоверные случаи появления этой способности (точнее, способности выводить крылья из плоскости, в которой они движутся в полете), по-видимому, неизвестны. Кроме того, на вторичность постоянно распростертого положения крыльев палеодиктиоптер указывает строение нимфальных крыльев чирковей, свидетельствующее о их способности к движениям в горизонтальной плоскости (см. выше).

Другую гипотезу происхождения складывания крыльев выдвинул А. Г. Шаров (Sharov, 1966). По его мнению, у первых крылатых насекомых крылья могли сдвигаться назад, но недалеко, так что в состоянии покоя они значительно выступали в стороны. Такое положение крыльев уменьшает габариты насекомого, но ненамного и не обеспечивает должной свободы передвижения. При этом приспособительный эффект сдвигания крыльев шаг за шагом увеличивается (поворот крыла на один и тот же угол обеспечивает, до определенного предела, тем большее уменьшение поперечных размеров насекомого, чем сильнее крыло уже было

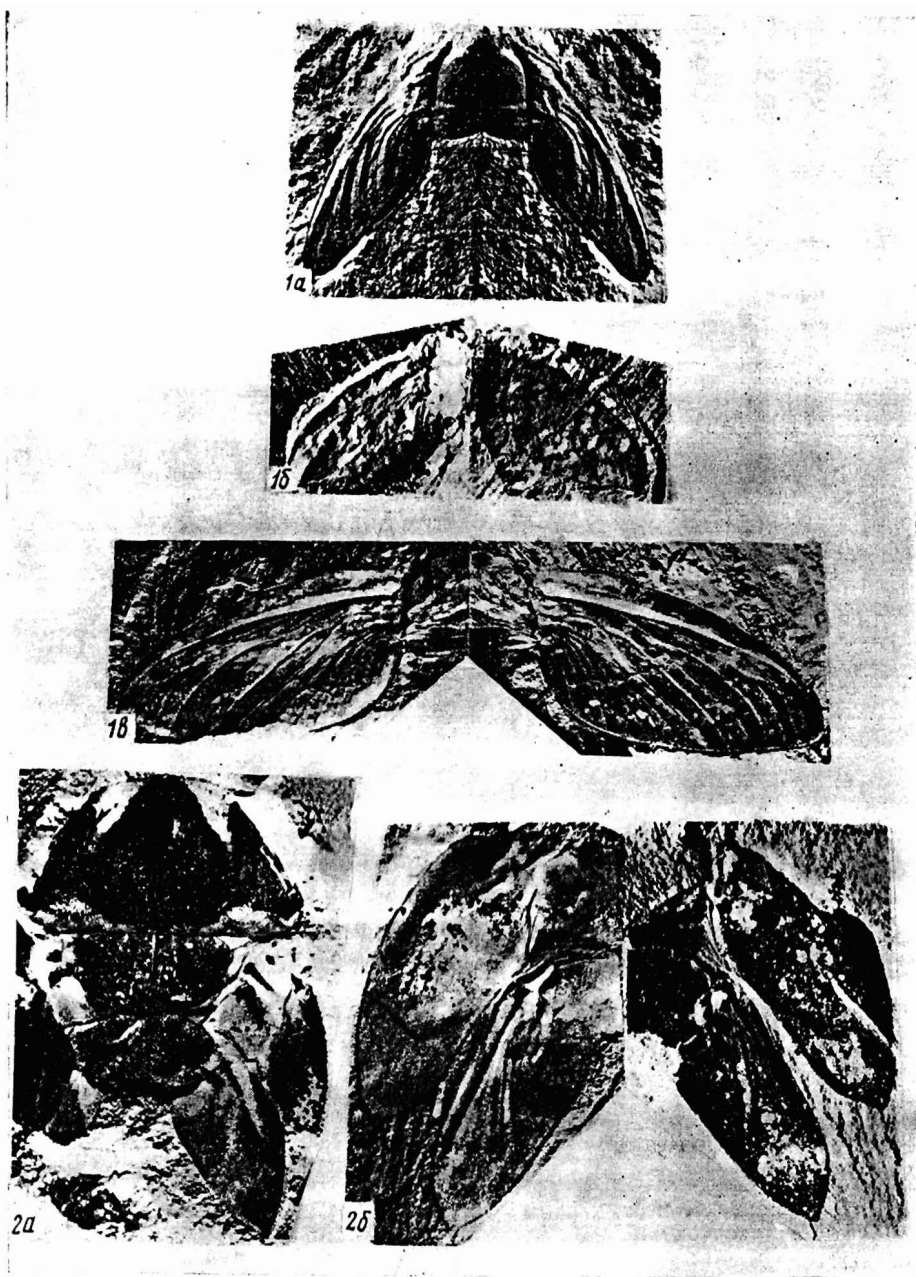


Рис. 3. 1 — Нимфальные крылья *Palaeodictyoptera* (расположены в соответствии с предполагаемой последовательностью онтогенетических и филогенетических стадий). *a* — среднегрудь «*Brodioptera* sp.» (по Шарову, 1973); вероятно, представитель рода, близкого к *Tchirkovaea* Zal. Смонтированные (составленные по линочному шву) фотографии экз. ПИН № 2993/7 (В. Сибирь, р. Панмбу, в. карбон): справа — нормальная, слева — перевернутая (отпечатанная с того же, но перевернутого негатива). $\times 2,3$. 6, в — заднегрудь *Tchirkovaea guttata* Zal. (В. Сибирь, р. Чуня, в. карбон; б — экз. ПИН № 3115/162, в — экз. ПИН № 3115/157). В обоих случаях смонтированы по линочному шву фотографии прямого и обратного отпечатков. $\times 3,1$ 2 — Нимфальные крылья *Narkemina angustata* Mart. (Protoblattodea). *a* — грудь молодой нимфы (экз. ПИН № 3115/270), *б* — нимфы более старшего возраста (экз. ПИН № 3115/264). Оба остатка из того же местонахождения, что изображенные на рис. 1, б, в; рис. 2, б смонтирован так же, как 1, б, в. $\times 4,9$

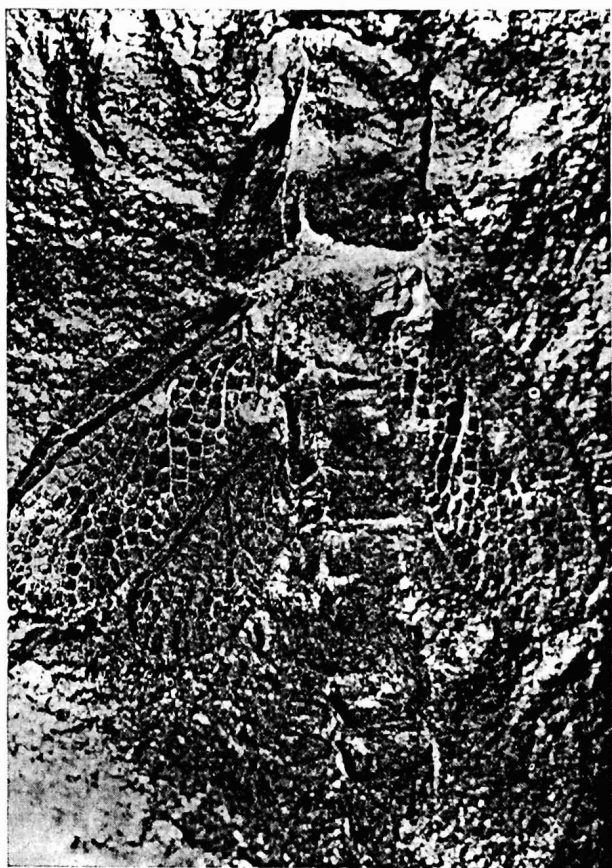


Рис. 4. *Herdina mirificus* Carp. et Rich (Protoptera). Ср.
жарбон США. (из Carpenter, Richardson, 1971). $\times 6,8$

отведено назад к началу данного поворота), и очень трудно представить себе, чтобы подобный процесс, ведомый все усиливающимся отбором (включенный в систему с положительной обратной связью), мог остановиться на полпути. А. Г. Шаров видит подтверждение своей гипотезы в положении крыльев (под углом около 60°) на отпечатке *Sustaia impar* Kuk. (Protoptera). С этим довольно трудно согласиться, поскольку расположение крыльев, подобное таковому у *Sustaia*, часто встречается на отпечатках насекомых, заведомо способных к нормальному складыванию крыльев.

Дополнительным аргументом первичности именно крышевидного складывания служат следующие соображения. Помимо крышевидного существуют также плоское и облегающее складывания, при которых крылья не смыкаются в сагиттальной плоскости, а более или менее широко перекрывают друг друга. При облегающем складывании в отличие от плоского передние отделы крыльев в покое подогнуты вниз и прикрывают бока насекомого. Оба последних способа обеспечивают более компактное положение крыльев в покое, чем при крышевидном складывании, и должны считаться более совершенными. Поэтому переход от какого-либо из них к крышевидному складыванию маловероятен. Достоверных примеров такого рода, как и в случае перехода от распростертых в покое крыльев к сложенным на брюшке, по-видимому, нет.

Обратимся теперь к взаимоотношениям основных групп Pterygota. Как известно, А. В. Мартынов (1925, 1937, 1938) делил крылатых насекомых на Palaeoptera, крылья которых не выводятся из плоскости, в которой они движутся в полете (в покое постоянно распростерты или, вторично, подняты вверх), и Neoptera, способных выводить крылья из этой плоскости и складывать их на брюшке. Обе группы считаются едиными внутри себя, при этом Neoptera, подразделяются на Polyneoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera. Многие факты, однако, не укладываются в схему Мартынова. В частности, существует большое число признаков, объединяющих Palaeoptera, Para- и Oligoneoptera и противопоставляющих их Polyneoptera (Расницын, 1969). Эти признаки, касающиеся строения ротового аппарата, способа складывания задних крыльев, структуры и функций гениталий обоих полов, способа развития, здесь за недостатком места подробнее не рассматриваются. В дополнение к изложенному в упомянутой работе нужно отметить только существование еще одного весьма важного различия между полинеоптерами и остальными Pterygota в характере эволюции яйцеклада. У палеозойских и мезозойских тараканов (Вишнякова, 1968) и Protoblattodea, как нимф (Sharov, 1966; интерпретация яйцеклада имаго в этой работе вызывает большие сомнения), так и имаго (данные автора), нередко сохраняются короткие кокситы и стили девятого сегмента, далеко не достигающие вершины яйцеклада (у нимф они часто даже не входят в состав яйцеклада). Такое строение, аналогичное строению яйцеклада щетинохвосток, заставляет отказаться от предположения, что одинаковый состав яйцеклада крылатых насекомых (три пары створок, образованных гонапофизмами 8-го и 9-го сегментов и кокситами 9-го сегмента вместе с их стилями) был унаследован от общего предка птеригот (Расницын, 1969), и признать его появление у полинеоптер независимым от остальных крылатых насекомых.

Признаки, противопоставляющие полинеоптер остальным птеритотам (палеоптерам, пара- и олигонеоптерам), представляются гораздо более убедительными, чем те, что приводятся в доказательство единства неоптер и обособленности всех или части палеоптер (см. Kristensen, 1975). Во многих случаях с интерпретацией подобных признаков согласиться невозможно. Данные, свидетельствующие, что складывание крыльев — не синапоморфия неоптер, а симплезиоморфия, обсуждались выше; здесь можно упомянуть только, что мышцы третьего аксилляр-

ного склерита, ответственные за складывание крыла, развиты и у поденок (Бродский, 1970). Утверждение, что поденки противопоставляются неоптерам по признаку первично свободного RS, опровергается нормальным отхождением RS от R у древнейших, карбоновых поденок, что указывает на вторичность свободного RS. Третьи створки яйцеклада, по мнению Кристенсена, отсутствующие у стрекоз и свойственные первично всем неоптерам, в действительности у стрекоз развиты (см. Расницын, 1969, рис. 237), а у полинеоптер первично отсутствуют (см. выше). Утверждение, что способность крылатых поденок к линьке не имеет аналогов среди птеригот, связано с недостаточным вниманием к палеонтологическому материалу. Описанные А. Г. Шаровым (1957б) различия в строении крыльев *Atactophlebia termitoides* Mart. (Protoblattodea) Кристенсен отказывается признать за доказательство имагинальной линьки, а работа Кукаловой (Kukalová, 1969), содержащая почти бесспорное доказательство способности палеодиктиоптер к таким линькам, осталась ему, видимо, неизвестной. Эта и другие работы той же серии (Kukalová, 1969a, 1970) демонстрируют также присутствие линочной линии на тергитах многих палеодиктиоптер. С другой стороны, особенности строения крыльев *Atactophlebia*, описанные А. Г. Шаровым (l. c.), повторяются в случае *Narkemina angustata* Mart. (Protoblattodea) и *Tchirkovaea guttata* Zsl. (Palaedictyoptera).

Среди оставшихся признаков, противопоставляющих палеоптер (или только поденок) остальным птериготам, значительное число относится к случаям редукции у последних тех или иных структур, в основном мышц. Такие изменения легко происходят независимо, и доказательность их невелика. Остаются три признака: отсутствие у поденок задней ножной трахеи, прямой нервной связи между *corpora allata* и *corpora cardiaca* и прямых спиракулярных мышц. Первые две структуры у поденок, согласно самому Кристенсену, отсутствуют не всегда, а примитивное (или вторично упрощенное?) строение мускулатуры дыхалец у поденок легко объясняется эфемерностью имаго и, следовательно, сравнительно небольшой ролью имагинального дыхания.

Таким образом, крылатых насекомых целесообразнее разделить не на Palaeoptera и Neoptera (или, согласно Кристенсену, на поденок, стрекоз и неоптер), а на Polyneoptera и остальных птеригот. Для этих двух групп (инфраклассов) предлагаются названия соответственно Gryllones infraordo nov. и Scarabaeones infraordo nov. (названия образованы по схеме, предложенной Б. Б. Родендорфом в его пока не опубликованном проекте рационализации зоологической номенклатуры). В последний инфракласс можно ввести и отряд Protoptera, выделенный Шаровым (Sharov, 1966) для Paoliidae — древнейших насекомых и вероятных предков всех остальных Pterygota (рис. 2). Помимо паолиид к протоптерам относятся, вероятно, Cacurgidae, Herdinidae (табл. II, фиг. 3), Omaliidae, Stygneidae и, может быть, Napalopteridae. Способность протоптер к складыванию крыльев хорошо видна на отпечатках *Sustaia impar* Kuk., *Cacurgus spiloptyerus* Handl. и *Herdina mirificus* Carp. et Rich.

Gryllones возникли, вероятно, в результате ослабления связи с генеративными органами толосемянных и переходом, во-первых, к сапрофагии и хищничеству и, во-вторых, к более скрытому образу жизни (в подстилке, под корой и в гнилой древесине, а в особенности, может быть, в скоплениях мертвых крупномерных остатков растений, т. е. в валежнике и «макроподстилке»). Переход их предков — протоптер или других, но близких к протоптерам примитивных Scarabaeones, к скрытому обитанию мог быть вызван появлением воздушных хищников — стрекоз, появившихся, возможно, немного раньше Gryllones (первые остатки стрекоз известны из позднего намюра, остатки Gryllones — с начала среднего карбона, см. Rohdendorf, 1969, или, может быть, с самого конца позднего

намура, см. Durden, 1969). Существование в тесных пространствах обусловило интенсивный отбор на более компактное по сравнению с крышевидным складывание крыльев. Простое уменьшение размеров крыла, дающее нужный эффект, едва ли было возможно, поскольку первичные Gryllones обладали, по-видимому, крупными размерами и сравнительно несовершенным летательным аппаратом, требовавшим из-за низкой частоты взмаха большой площади крыла. Лучшим адаптивным ответом в этих условиях мог оказаться переход к облегчающему (впоследствии часто плоскому) складыванию крыльев с подгибанием почти всей анальной области заднего крыла. Последнее обстоятельство во многом предопределило дальнейшую эволюцию инфракласса, поскольку, дополненный веерообразным складыванием подвернутой анальной области, этот способ дал возможность при необходимости сильно увеличивать площадь крыла. Результатом была, по-видимому, задержка в совершенствовании аппарата, приводящего крылья в движение. Конечно, подобный путь развития полета трудно считать перспективным, однако при скрытом образе жизни, ослабляющем отбор на усиление полета, этого могло быть достаточно. А при последующем переходе к открытому образу жизни использовались обходные пути: прыжок как дополнительный способ бегства от врагов (у Orthoptera), криптическая окраска, форма тела и поведение, часто сопровождающиеся ослаблением или потерей полета (Phasmatodea, Manteodea), или эфемерность имаго (Plecoptera).

Относительно небольшая роль полета в жизни Gryllones предопределила также экологическое сходство преимагинальных стадий развития и имаго. Это повлекло за собой их морфологическую конвергенцию, которая выразилась в столь характерной для Gryllones эмбрионизации онтогенеза (см., например, Расницын, 1965, 1969).

ВЫВОДЫ

1. Объем класса насекомых принимается в составе Thysanura s. l. и Pterygota.

2. Insecta возникли, вероятно, непосредственно от каких-то многоногих членистоногих (но не от представителей классов современных многоножек), которые перешли к наземному образу жизни, используя такие промежуточные субстраты, как береговые выбросы растительных остатков, скопления растительных остатков наземного происхождения, полости в неорганическом субстрате и другие среды, исключающие дефицит влажности.

3. Возникновение полета автор связывает с дендрофилией и питанием генеративными органами растений; промежуточной формой поведения могли быть прыжки с одной ветви дерева на другую.

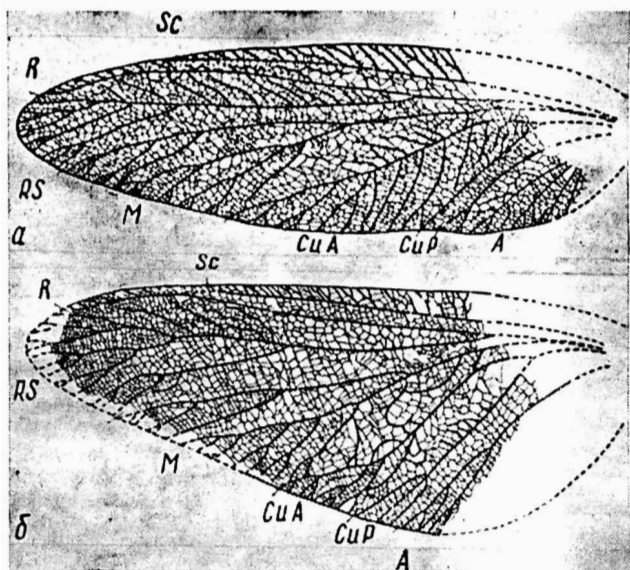


Рис. 2. *Zdenekia grandis* Kuk. (Protoptera, Paoliidae). а — переднее крыло, б — заднее крыло, по-видимому, того же вида. $\times 1,2$. Низы среднего карбона СССР (из Kukalová, 1958)

4. Складывание крыльев, по-видимому, предшествовало появлению активного полета, и крышевидное складывание было исходным как для плоского или облегающего, так и для постоянно распростертых, не складывающихся на брюшке крыльев.

5. Pterygota можно разделить на две группы (инфраклассы): Scarabaeones и Gryllones; первая включает Palaeoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera системы А. В. Мартынова, вторая — только Polyneoptera.

6. Gryllones произошли от примитивных Scarabaeones в результате приспособления к скрытому образу жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Бочарова-Месснер О. М. 1968. Сб.: Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М., «Наука», 3—26.
- Бродский А. К. 1970. Энтومол. обозр., 49, № 2, 307—315.
- Вишнякова В. Н. 1968. В кн.: Юрские насекомые Каратау. М., «Наука», 55—86.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР.—1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., «Наука».
- Залесский Ю. М. 1949. Успехи соврем. биол., 28, вып. 3(6), 400—414.
- Мамаев Б. М. 1975. Энтومол. обозр., 54, № 3, 499—506.
- Мартынов А. В. (Martynov) 1925. Ztschr. Morphol. Okol. Tiere, 4, 465—501.—1937. В кн.: Академику Насонову. М., Изд-во АН СССР, 83—150.—1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota), ч. I. Palaeoptera и Neoptera — Polyneoptera. Тр. ПИН, 7, вып. 4.
- Мельников О. А. 1974. Ж. общ. биол., 35, № 6, 858—873.
- Насонов Н. В. 1887. Изв. имп. о-ва любит. естествозн. антропол., энтогр., 52, вып. 1, 15—86.
- Расницын А. П. 1965. Энтومол. обозр., 44, № 3, 476—485.—1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М., «Наука».
- Шаров А. Г. 1957а. Докл. АН СССР, 115, 796—798.—1957б. Энтومол. обозр., 36, № 3, 569—576.—1973. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1971, 49—63. Л., «Наука».
- Barlet J. 1954. Bull. et ann. Soc. roy entomol. Belgique, 90, 299—321.
- Berlese A. 1910. Redia, 6, 1—182.
- Birket-Smith S., Jørgen R. 1974. Entomol. scand., 5, Suppl. No. 6, 1—67.
- Bruckmoser P. 1965. Zool. Jahrb. Anat., 82, 299—364.
- Carpenter F. M. 1954. Ann. Rep. Smithsonian Institution, 1953, 339—350.
- Carpenter F. M., Richardson E. S. 1971. Psyche, 78, No. 4, 267—295.
- Chaudonneret J. 1950. Ann. sci. natur., ser. 11, 10, 1—26.
- Dohle W. 1964. Zool. Jahrb. Anat., 81, 241—310.
- Durden Ch. J. 1969. Canad. J. Earth Sci., 6, No. 5, 1159—1177.
- Flower J. W. 1964. J. Insect. Physiol., 10, No. 1, 81—88.
- Ghilarov M. S. 1956. Proc. Tenth Intern. Congr. Entom., Montreal, 1956, vol. I, 443—451.
- Handlirsch A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig.
- Heeg J. 1963. J. Sci. Soc., 6, 38—42.
- Hinton H. E. 1955. Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 106, pt. 13, 455—545.
- Kristensen N. P. 1975. Z. zool. System. Evolutionforsch., 13, H. 1, 1—44.
- Kukalová J. 1969a. Psyche, 76, No. 2, 163—215.—1969b. Psyche, 76, No. 4, 439—486.—1970. Psyche, 77, No. 1, 1—44.
- Riek E. F. 1971. Тр. XIII Междунар. энтومол. конгр., I, 292—293. Л., «Наука».
- Rohdendorf B. B. 1969. In: Handbuch der Zoologie, IV, H. 2, Teil 1, 3, 1—27.
- Seifert G. 1967. Zool. Jahrb. Anat., 84, 167—190.
- Sharov A. G. 1966. Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press.
- Smart J. 1971. Тр. XIII Междунар. энтومол. конгр., I, 304—306. Л., «Наука».
- Tiegs O. W. 1945. Quart. J. Microscop. Soc., 85, No. 2—3, 191—328.—1947. Quart. J. Microscop. Sci., 88, No. 2, 165—267.
- Wallace M. M. H., Mackerras I. M. 1970. In: The insects of Australia. Melbourne, 205—217.
- Wigglesworth V. B. 1963. Nature, 197, No. 4862, 97—98.

Статья поступила в редакцию
5.XI.1975

ON THE EARLY EVOLUTION OF INSECTS AND THE ORIGIN OF PTERYGOTA

A. P. RASNITSIN

Institute of Palaeontology, USSR Acad. Sci., Moscow

Summary

The class of Insects, assumed to include Thysanura s. l. and Pterygota, apparently originated directly from some already terrestrial polypodous Arthropods (but not belonging to the recent myriapod classes) which used such intermediate environments as cast ashore plant debris, accumulated plant debris of terrestrial origin, cavities land surface and other media rich in moisture (M. S. Ghilarov, 1949, et al.).

The ability to fly could have arisen from dendrophily and feeding on generative plant organs. Jumps from one tree branch to another might have served as an intermediate pattern of behavior.

The folding of wings probably preceded the appearance of an active flight, with the roof-like folding being original both to the flat, or clinging, folding and to permanently spread, non-foldable wings.

Pterygota can be divided into two groups (infraclasses) of Scarabaeones and Gryllones. The first includes Palaeoptera, Paraneoptera and Oligoneoptera of A. V. Martynov's system; the second Polyneoptera only. Gryllones sprang from the primitive Scarabaeones as a result of adaptation to a hidden mode of life.

ON THE EARLY EVOLUTION OF INSECTS AND THE ORIGIN OF PTERYGOTA

A. P. RASNITSIN

Institute of Palaeontology, USSR Acad. Sci., Moscow

Summary

The class of Insects, assumed to include Thysanura s. l. and Pterygota, apparently originated directly from some already terrestrial polypodous Arthropods (but not belonging to the recent myriapod classes) which used such intermediate environments as cast ashore plant debris, accumulated plant debris of terrestrial origin, cavities land surface and other media rich in moisture (M. S. Ghilarov, 1949, et al.).

The ability to fly could have arisen from dendrophily and feeding on generative plant organs. Jumps from one tree branch to another might have served as an intermediate pattern of behavior.

The folding of wings probably preceded the appearance of an active flight, with the roof-like folding being original both to the flat, or clinging, folding and to permanently spread, non-foldable wings.

Pterygota can be divided into two groups (infraclasses) of Scarabaeones and Gryllones. The first includes Palaeoptera, Paraneoptera and Oligoneoptera of A. V. Martynov's system; the second Polyneoptera only. Gryllones sprang from the primitive Scarabaeones as a result of adaptation to a hidden mode of life.
