

**ДЕПАРТАМЕНТ КУЛЬТУРЫ
ГОРОДА МОСКВЫ**
DEPARTMENT OF CULTURE
OF MOSCOW

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ФАКУЛЬТЕТ
МОСКОВСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**
ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА
BIOLOGICAL FACULTY
OF LOMONOSOV MOSCOW
STATE UNIVERSITY

МОСКОВСКИЙ ЗООПАРК
MOSCOW ZOO

**ЕВРОАЗИАТСКАЯ
РЕГИОНАЛЬНАЯ
АССОЦИАЦИЯ ЗООПАРКОВ
И АКВАРИУМОВ**
EURASIAN REGIONAL
ASSOCIATION OF ZOOS
& AQUARIUMS

**СОЮЗ ЗООПАРКОВ
И АКВАРИУМОВ**
UNION OF ZOOS & AQUARIUMS

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ В КОЛЛЕКЦИЯХ ЗООПАРКОВ И ИНСЕКТАРИЕВ

INVERTEBRATES IN ZOO AND INSECTARIUM COLLECTIONS

**МАТЕРИАЛЫ СЕДЬМОГО
МЕЖДУНАРОДНОГО СЕМИНАРА
МОСКОВСКИЙ ЗООПАРК,
МГУ ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА,
МОСКВА, 7—12 ОКТЯБРЯ 2019**

PROCEEDINGS OF THE SEVENTH
INTERNATIONAL WORKSHOP
MOSCOW ZOO,
LOMONOSOV MSU,
MOSCOW, 7—12 OCTOBER 2019



**МОСКОВСКИЙ
300
ПАРК**



МОСКВА 2020

СТРАТЕГИИ ЭВОЛЮЦИОННОГО УСПЕХА НАСЕКОМЫХ

А. П. Расницын, проф., д. б. н.

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, г. Москва

Насекомые — самая успешная группа живых организмов: их описано более миллиона видов — $4/5$ всех членистоногих и $2/3$ всех животных. Причины этого неочевидны и заслуживают обсуждения.

Первичнобескрылые насекомые не более разнообразны и успешны, чем мокрицы. Это значит, что дело в крыльях. Конечно, не только Pterygota умеют летать, но они попали в самую благоприятную размерную нишу. Субмиллиметровые формы скорее плавают в воздухе, чем летают, а те, что весят далеко за килограмм, приближаются к верхнему порогу эффективности машущего полета. Разные группы крылатых насекомых были успешны в очень разной степени, и нам важно знать почему. На мой взгляд, дело в том, что обретение полета не только давало большие преимущества, но и создало насекомым свои проблемы. Кто и как их решал — это и был выбор стратегии успеха. Или неуспеха.

Наибольшего успеха достигли четыре отряда насекомых с полным превращением: жуки (392 415 видов), бабочки (158 570 видов), двукрылые (160 591 вид) и перепончатокрылые (155 517 видов). Приближаются к ним всего два отряда насекомых с неполным превращением: полужесткокрылые и равнокрылые (104 165 видов) и прямокрылые (24 481 вид).

Успех насекомых с полным превращением указывает, что способ развития особенно важен для эволюционного успеха, потому что проблема, вставшая перед насекомыми с появлением крыльев, — необходимость оптимизации онтогенеза. Крылатые и бескрылые стадии живут в совершенно разных условиях и поэтому должны иметь разные адаптации. А перестройка с одной системы адаптаций на другую — дело очень затратное. Можно сэкономить на перестройке (метаморфозе), потеряв на приспособленности бескрылых стадий, но это проходит с успехом только при их скрытом образе жизни (тараканы, термиты и т. п.). Успех на этом пути возможен также с приобретением специальных способов защиты, актуальных для всех стадий (прыжок у прямокрылых и цикадок, пахучие железы у клопов). Помогает и уход в паразитизм, в том числе и на растениях, — особенно если еще и под защиту муравьев (у тлей). Можно радикально сэкономить на метаморфозе, отказавшись от полета и крыльев: это делали многие, но успех был ограниченным.

Надежнее оказалось совсем не экономить: успех принесло полное превращение — независимая адаптация стадий развития, пусть даже ценой их максимальной дивергенции и, соответственно, максимальных затрат на метаморфоз. Успешны в этом были не все Holometabola, успех пришел не сразу, и достигнуть его позволили очень разные комплексы адаптаций. Что удалось не всем, это очевидно: из 11 современных отрядов насекомых с полным превращением четыре супергиганта — это 80% всех насекомых, а остальные семь — только 20%. А что успех пришел не сразу, видно по изменению роли четырех нынешних супергигантов во времени: в перми их 2%, в юре уже 77%, а сейчас почти столько же (81%), но с перераспределением ролей: перепончатокрылые уступили давлению бабочек.

Так что же позволило жукам, бабочкам, двукрылым и перепончатокрылым стать супергигантами? Причина эволюционного успеха двукрылых, компенсировавшая затратность онтогенеза, — фантастическое совершенство

полета с предельной олигомеризацией его механизма и приобретением жужжалец — совершенного стабилизатора полета. И конечно, способность их личинок жить где угодно, хоть в нефти, и питаться чем попало. Бабочки оказались удивительно эффективными в роли грызущих филлофагов — сначала на покрытосеменных, а затем и на хвойных растениях. Успех им дополнительно обеспечил чешуйчатый покров — термоизолятор, облегчающий быстрый разогрев и взлет, и поверхность, помогающая уйти от самых разных хищников и от прилипания, в том числе к паутине. И конечно, камуфляж. Жуки пошли на компромисс и обзавелись надкрыльями: они затрудняют полет, но позволяют, не теряя его, уйти в субстрат и жить вместе с личинками, даже стать на них немного похожими и тем уменьшить объем метаморфоза.

Перепончатокрылые тоже уменьшили объем метаморфоза, но радикально и совсем иначе, чем другие насекомые: они сделали личинку похожей на эмбрион, для чего им пришлось стать паразитами. Здесь прямая аналогия с млекопитающими, у которых, правда, младенец паразитирует на собственной матери. И для этого перепончатокрылым пришлось стать почти такими же умными, как млекопитающие. А в конечном итоге у одного из мельчайших наездников (*Prestwichia aquatica* Lubbock, 1864, Mymaridae) развитие стало прямым, без всякого метаморфоза. Почему это не стало ключом к новому грандиозному прорыву — может, просто времени не хватило? Не обязательно дело именно в очень мелких размерах прествичии: по отрывочным данным, медоносная пчела тоже пошла по этому пути, хотя и не так далеко. Но апидологи заняты другими важными делами — до метаморфоза пчелы у них руки не доходят.

• SUMMARY

STRATEGIES OF INSECT EVOLUTIONARY SUCCESS

A. P. Rasnitsyn, Prof., D. Sc. (Bio)

Borisiak Paleontological Institute of RAS, Moscow, Russia

Insects are the most diverse group of living organisms: more than a million species are described which accounts for 4/5 of all arthropods and 2/3 of animals. The reasons for their success are not obvious and deserve discussion.

Apterygota, primary wingless insects, are no more diverse and successful than woodlice. Therefore, the success is all about wings. Of course, not only Pterygota can fly, but they have occupied the most favorable dimensional niche. Animals of sub-millimeter size are floating in the air rather than flying, and those weighing far above a kilo are approaching the upper threshold of the flapping flight efficiency. Different groups of winged insects have been successful to varying degrees, and it is of importance to understand the underlying reasons. In my opinion, the ability to fly not only presented great advantages, but also created problems for insects. Solving them differently, they created the strategies of success. Or failure.

Four orders with complete metamorphosis are the most successful among insects: the beetles with their 392 415 species, butterflies (158 570 species), dipterans (160 591 species) and hymenopterans (155 517 species). Only two orders with incomplete metamorphosis approach them: Hemiptera (104 165 species) and Orthoptera (24 481 species).

The success of Holometabola indicates that the form of ontogenesis is particularly important for evolutionary success, because it was the very emergence

of wings that forced the insects to optimize the ontogenesis. Winged and wingless stages live in substantially different environments and therefore need different adaptations, while the transformation from one system of adaptations into another is very costly. They could save on transformation (metamorphosis) by decreasing the fitness of wingless stage, but this only suited a cryptic lifestyle (cockroaches, termites, etc.). This strategy can also be successful with the acquisition of protection methods that are relevant for all stages (jumping in Orthoptera and Homoptera Cicadina (Auchenorrhyncha), scent glands in Heteroptera). Transition to plant parasitism also helps, especially if accompanied by the protection of ants (in aphids). Losing wings and flight allows to significantly save on metamorphosis: many insects tried this strategy, but with limited success.

However, the most successful strategy was not to save at all: complete metamorphosis demands maximal cost but it allows independent adaptation of ontogenesis stages and their maximal divergence.

Not all Holometabola gained success on this way, and very different sets of adaptations allowed to reach it. It is obvious that not every group was successful: out of 11 living orders of Holometabola, four super-giants include 80% of all insects, and the remaining seven are only 2%. The success did not come immediately, which can be seen from the change in the proportion of the four current super-giants over time: in the Permian they are 2%, in the Jurassic already 77%. It is almost the same now (81%), but with some changes in order: Hymenoptera have yielded to butterflies.

So what allowed Coleoptera, Lepidoptera, Diptera and Hymenoptera to become super-giants? The reason for the evolutionary success of dipterans, compensating for the cost of ontogenesis, is the fantastic perfection of their flight with the ultimate oligomerization of its mechanism and the acquisition of halteres, the perfect stabilizers of flight. And, in addition, the ability of their larvae to live anywhere, even in oil, and to eat whatever available. Butterflies were surprisingly effective in the role of chewing phyllophagous animals — first on angiosperms, and then on conifers. Their success was additionally enhanced by a scaly cover — a thermal insulator that facilitates quick warm-up and take-off, a surface that helps to get away from a variety of predators and from sticking to anything, including the spider web, and a camouflage, of course. The beetles made a compromise and acquired elytra: they complicate flying, but allow, without losing wings, to go into the substrate and live there next to their larvae, even to acquire to some degree similar phenotype and to reduce the amount of metamorphosis.

Hymenoptera also reduced the amount of metamorphosis, but radically and in a very different way than other insects: they made their larva look like an embryo, and for this they had to become parasites. Here is a direct analogy with mammals, in which the baby is parasitic, but on its own mother. Hymenoptera had to become almost as smart as mammals. And in the end, in one of the tiniest species of Parasitica (*Prestwichia aquatica* Lubbock, 1864, Mymaridae), the development became direct, without any metamorphosis. Why didn't this become the key to a new great breakthrough — maybe there simply wasn't enough time? The very small size of the *Prestwichia* is, most probable, not so important: according to fragmentary data, the honey bee also chose this way, although has not go so far. But apidologists are busy with other important things, and unfortunately do not pay much attention to the studies of the bee's metamorphosis.

• ACKNOWLEDGEMENTS

Author thanks to Dmitry Vorontsov (Moscow) for correction of English.