

А. Л. ТИХОМИРОВА

ПЕРЕСТРОЙКА ОНТОГЕНЕЗА КАК МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА

А. Л. ТИХОМИРОВА

**ПЕРЕСТРОЙКА
ОНТОГЕНЕЗА
КАК МЕХАНИЗМ
ЭВОЛЮЦИИ
НАСЕКОМЫХ**



МОСКВА "НАУКА" 1991

Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых / А.Л. Тихомирова. — М.: Наука, 1991. — 168 с. — ISBN 5-02-005842-4

На материале, относящемся к различным группам, показано единство морфогенетических процессов в пределах класса насекомых и выявлены механизмы, позволяющие менять организацию свободных стадий в очень широких пределах за счет обратимого перевода тех или иных этапов морфогенеза в скрытое состояние на покоящихся стадиях (яйцоб, куколка). Описана методика выявления последовательности этапов, скрытых в покоящихся стадиях. Дана целостная концепция эволюции онтогенеза насекомых.

Рассчитана на энтомологов, филогенетиков, специалистов по онтогенезу и теории эволюции.

Таблица. Ил. 15. Библиогр.: 393 назв.

Ontogeny transformation as a mechanism of the insect evolution / A.L. Tichomirova. — М.: Nauka, 1991. — 168 p.

A succession of the morphogenetic events in the late embryogenesis and postembryonic development is studied in various insects, basing on specimens both intact and treated with juvenile hormone analogues. The varying interrelation between the morphogenesis and the developmental stages is found to be important mechanism of evolutionary changes, with the resulting taxonomical changes ranging from closely related species to different infraorders.

Ответственный редактор
доктор биологических наук А.П. Расницын

Рецензенты
доктора биологических наук А.А. Панов, М.А. Шишкин

Редактор издательства Г.П. Панова

Научное издание

Тихомирова Анна Львовна

ПЕРЕСТРОЙКА МОРФОГЕНЕЗА КАК МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

*Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова*

Заведующая редакцией *Н.Ф. Промашкова*. Редактор издательства *Г.П. Панова*
Художник *Б.М. Рябышев*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технические редакторы *Г.Л. Каренина, Л.В. Русская*. Корректор *Т.И. Шеполова*

Набор выполнен в издательстве на компьютерной технике

ИБ № 48138

Подписано к печати 07.06.91. Формат 70 × 100 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Сов. Кириллица. Печать офсетная. Усл.печ.л. 13,7. Усл.кр.-отт. 10,8. Уч.-изд.л. 15,7
Тираж 470 экз. Тип. зак. 1402. Цена бр. 80к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34 9-я линия. 12

Т 1907000000-192
042(02)-91 556-91, I полугодие

© Издательство "Наука", 1991

ISBN 5-02-005842-4

ОТ РЕДАКТОРА

Предлагаемая читателю монография должна стать заметным событием в эволюционной онтогенетике — области науки, принципиальная важность которой для дальнейших успехов в познании основ жизни общепризнана, а реальные успехи последних десятилетий хотя и серьезны, но касаются больше высокой теории и изучения немногих модельных объектов. В книге же, лежащей перед читателем, основным сделан классический сравнительный метод, а в качестве материала взяты насекомые — группа, не имеющая равных по разнообразию, в том числе онтогенетическому. В результате автору удалось показать, что несмотря на мозаичность развития насекомых и крайнее многообразие их онтогенетических адаптаций, включая полное превращение с гистолизом части тканей, гиперметаморфоз и т.п., морфогенез каждой структуры проходит в общем по одному и тому же пути, а все морфологическое разнообразие насекомых связано с тем, какие из этапов пути фиксируются у личинки и имаго, а какие скрыты в яйце и куколке. Это открытие позволяет понять многие важнейшие особенности эволюции насекомых.

К сожалению, безвременная смерть А.Л. Тихомировой (1941—1987) сделала публикуемую работу последним, но и самым ярким вкладом в науку этого незаурядного и разностороннего исследователя. Исследования ее носили комплексный характер, охватывая от частной таксономической обработки одной из групп стафилинид до обобщений по системе, морфологии, палеонтологии, эволюции, сравнительной экологии и биогеографии этого гигантского семейства в целом. Результаты этих исследований, впоследствии опубликованные отдельной монографией [Тихомирова, 1973], были представлены в 1968 г. в качестве кандидатской диссертации, но оценены коллегами как соответствующие докторскому уровню, и лишь ее собственный отказ от докторской защиты помешал присуждению Анне Львовне степени доктора биологических наук.

Работая со стафилинидами, Анна Львовна все время расширяла круг своей деятельности. Прежде всего она не удовлетворилась своими личными успехами в этой области, а воспитала целую группу специалистов по таксономии разных родов и подсемейств стафилинид. По существу это была целая школа стафилинидологов, продолжающая успешно работать и ныне. В то же время изучение экологии стафилинид, а с ними и другой почвенной мезофауны, привлекло ее внимание к биоценологии. Оценив теоретическое и эвристическое значение концепции динамики биоценоза (см. [Разумовский, 1981]), она организовала целую серию почвенно-зоологических исследований в рамках этой концепции. Да и сама публикация монографии Разумовского, опередившей свое время в геоботанике, едва ли была бы возможна без энергии и энтузиазма Анны Львовны.

Наконец, сравнительно-онтогенетическое изучение стафилинид, объяснившее многие парадоксы признаков этих насекомых, позволило Анне Львовне увидеть в этой капле воды то, что до нее, кажется, не замечали и изучавшие сам океан, — все разнообразие форм развития насекомых, привлекавшее внимание столь

многих ученых в прошлом и ныне. Взгляд с неожиданной стороны позволил увидеть преемственность изменений в едва ли не самой катастрофической форме развития — в полном метаморфозе насекомого. Дальнейшая разработка этого направления дала результаты, сведенные в книгу, которая и предлагается вниманию читателя.

Исследование закономерностей онтогенеза насекомых А.Л. Тихомирова подытожила в виде докторской диссертации, которую так и не успела защитить из-за болезни, приведшей к смерти 12 января 1987 г. При подготовке публикации текст диссертации пришлось несколько изменить. В частности, был исключен объемистый обзор литературных данных по гормональной регуляции развития, не отличавшийся по заключению специалистов в этой области высоким уровнем новизны. Напротив, оригинальные материалы Анны Львовны были дополнены исключительно важным разделом по развитию комнатной мухи, обнаруженным в ее архиве в практически законченном виде. Вероятно, он не был включен в основной текст диссертации из-за фиксированного ее объема. Остальные изменения текста, кроме нескольких связующих фраз на месте исключенного обзора гормонов развития, носят чисто технический характер.

Хочу надеяться, что интереснейший материал и неординарные идеи Анны Львовны Тихомировой о путях и закономерностях эволюции онтогенеза насекомых будут высоко оценены коллегами и найдут достойное продолжение в дальнейших исследованиях этого все еще во многом загадочного явления.

А.П. Расницын

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа посвящена проблеме перестроек онтогенеза насекомых и роли процессов рекапитуляции и педоморфоза в их эволюции. Термины "рекапитуляция" и "педоморфоз" использованы здесь, в общем, в трактовке Дж. Гулда [Gould, 1977], т.е. под рекапитуляцией понимаются случаи проявления в онтогенезе морфологических признаков, свойственных имагинальному состоянию предковых групп и сохранившихся в результате эволюции онтогенеза путем надставок над этим состоянием новых стадий, становившихся имагинальными. Соответственно под педоморфозом понимаются противоположные случаи проявления у имаго признаков, свойственных преимагинальным стадиям предков. Кроме того, как рекапитуляции рассматриваются случаи обнаружения в скрытых стадиях онтогенеза признаков, у предковых групп соответствующих свободным преимагинальным стадиям, которые в силу описываемых далее особенностей онтогенеза насекомых могут и не быть связаны с надставками имагинальных стадий, касаясь только перестроек преимагинального онтогенеза в ходе процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации развития. Слабая представительность преимагинальных стадий насекомых в палеонтологической летописи обусловила необходимость делать большинство заключений о состоянии тех или иных признаков предков по аналогии, основываясь на морфологии ныне живущих родственных групп, признаки которых по сумме знаний об их эволюционной продвинутости могут считаться плезиоморфными по отношению к изучаемой группе.

Обращение к старой проблеме рекапитуляции обусловлено двумя причинами. Первая из них та, что большинство классических эволюционных обобщений по этой проблеме, начиная с биогенетического закона и кончая работами А.Н. Северцова, Г. де Бира, И.И. Шмальгаузена, сделано на материале позвоночных, в то время как беспозвоночные, особенно насекомые, представляют для таких работ крайне благоприятный объект. Работа с ними позволила выявить некоторые новые филогенетические механизмы такого плана, не реализующиеся у позвоночных, которые сами по себе представляют значительный теоретический интерес. Они отчасти связаны с относительным постоянством клеточного состава насекомых, допускающим в ряде случаев сохранение в скрытых стадиях онтогенеза морфологических структур свободных стадий предковых групп в значительно более полном виде, чем это возможно у позвоночных. Особенно существенно значение в этом плане приобретения насекомыми полного метаморфоза, т.е. возникновения в онтогенезе второй покоящейся стадии интенсивных дифференцировок (кроме яйца) — предкуколки и куколки, что делает возможным более свободную рекомбинацию в онтогенезе процессов основных дифференцировок между этими покоящимися стадиями. Это нередко способствует сохранению многих морфологических структур, теряющих свое адаптивное значение и исчезающих у активных стадий, но тем не менее необходимых в качестве промежуточного морфогенетического этапа. Появление этого второго

покоящегося периода позволило насекомым активно эволюционировать в направлении дезэмбрионизации развития, что у позвоночных неизбежно связано с удлинением онтогенеза и выработкой сложных форм заботы о потомстве, и тем способствовало расцвету класса. Вторая причина обращения к вопросу о перестройках онтогенеза — расширение работ по проблеме гормональной регуляции онтогенеза, искусственным аналогам гормонов метаморфоза у насекомых, а также нахождение большого числа активных соединений такого типа у растений. В работе выявлен ряд аналогий между перестройками онтогенеза насекомых под действием таких гормоноподобных соединений и теми изменениями, которые прослеживаются в филогенезе группы. Это позволяет предположить определенное влияние подобных веществ, получаемых от растений, на эволюцию онтогенеза насекомых — еще одно проявление сопряженной эволюции растений и насекомых. Изучение такой сопряженности особенно существенно теперь, когда интересы эволюционистов в значительной мере расширяются от уровня изучения конкретных филогенезов отдельных видов и групп до выяснения механизмов филогенеза — исторического развития сообществ [Жерихин, 1978; Чернов, 1983; и др.], представляющих собой одну из актуальнейших задач современной биологии [Чернов, 1984], а также эволюции биосферы в целом [Камшилов, 1979; Шипунов, 1980; и др.].

Работа представляет собой обращение на новом уровне знаний к гипотезе Берлезе—Ежикова о дезэмбрионизации развития, как механизме морфологического упрощения личинок голометабола. Эта гипотеза в первой половине нашего века была практически общепринятой [Imms, 1937]. Позднее она была почти оставлена энтомологами из-за кажущейся сложности механизмов эмбрионизации и дезэмбрионизации развития и некоторых частных ошибок ее основоположников (см. далее). Однако в последнее время, главным образом, в результате работ В. Новака и его школы выявлены гормональные механизмы таких онтогенетических перестроек, показавшие их достаточную простоту и обратимость (см. [Novak, 1975]). Одной из слабых сторон гипотезы Берлезе, а также работ В. Новака, не являющегося морфологом, были несколько поверхностные морфологические аналогии, позволяющие различные толкования, а детальные эмбриологические работы И.И. Ежикова содержат обобщения лишь на уровне крупных групп (насекомых с полным и неполным превращением). Поэтому основным направлением нашей работы было сопоставление под этим углом зрения большого морфологического материала по группам разного таксономического ранга (от видов до подклассов).

Автор приносит свою искреннюю благодарность Е.Н. Приданцевой и Т.А. Йованович за предоставление искусственных аналогов ювенильного гормона и консультации по их использованию; коллективам лабораторий почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии и структуры и динамики сообществ ИЭМЭЖ АН СССР, где проводилась работа, за постоянное внимание и помощь, коллективу энтомологической лаборатории ПИН АН СССР за квалифицированные консультации, особенно ее руководителю А.П. Расницыну, который является вдохновителем работы, ее всегдашним консультантом и доброжелательным судьей.

Глава I

РЕКАПИТУЛЯЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР В СКРЫТЫХ И СВОБОДНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ

ПРИЗНАКИ ВИДОВОГО И РОДОВОГО РАНГА

Изложенные здесь представления о рекапитуляции на уровне низших таксонов основаны на исследованиях автора [Tichomirova, Melnikov, 1970; Тихомирова, 1973, 1974в, 1976б, 1978; Tichomirova, 1979; Тихомирова, Филатова, 1979] по выявлению аналогий между диагностическими признаками, разделяющими таксономические группировки жуков стафилинид, и состояние тех же признаков на разных стадиях эмбриогенеза или куколочного развития в родственных группах внутри семейства. Они были предприняты для выяснения некоторых спорных вопросов систематики и эволюции стафилинид. Основным объектом исследований был избран генитальный аппарат самцов, строение которого в большинстве групп стафилинид является основным, а часто и единственным надежным критерием видовой диагностики. Нередко и между родами имеются четкие различия по строению гениталий. Наружные гениталии у стафилинид полностью отсутствуют у личинок и впервые появляются только в предкуколке. Дифференцировка всех диагностических признаков происходит целиком в период куколочного развития.

Поводом для сравнительно-онтогенетического изучения этого признака послужила полемика о статусе *Sectophilonthus rossicus* Coiff., втором виде моно-типического мадагаскарского рода, выделенном А. Куаффе [1966] внутри одного из наиболее обычных европейских видов стафилинид — *Philonthus decorus* Grav.

Анализируя небольшую серию жуков (два самца, одна самка), выведенных из личинок в лабораторных условиях, А. Куаффе обнаружил, что один из самцов кардинально отличается от нормальных *Philonthus* по строению мужских гениталий. Для этого рода характерна непарная парамера (рис. 1, 1), иногда в большей или меньшей степени разделенная на вершине. Она прикрепляется на стороне эдеагуса, несущей базальное отверстие (рис. 1, 1), которую А. Куаффе вслед за Женнелем и Полианом [Jeannel, Paulian, 1944] называет стеральной. Базальная часть (луковица) эдеагуса подогнута под углом к медиальной доле и эдеагус в покое занимает в брюшке насекомого боковое положение базальным отверстием в сторону. У экземпляра же, описанного А. Куаффе, имеются две свободные парамеры (рис. 1, 2), лежащие по бокам пениса (медиальной доли) и соединенные между собой не только на стороне, несущей базальное отверстие (как у других групп стафилинид с парными парамерами), но и на противоположной, образуя общую фаллобазу (рис. 1, 2). При этом эдеагус почти прямой и располагается в покое в брюшке насекомого согласно описанию Куаффе базальным отверстием вниз. Такой тип строения эдеагуса характерен для одного мадагаскарского вида, выделявшегося ранее [Tottenham, 1949] в особый подрод *Sectophilonthus*

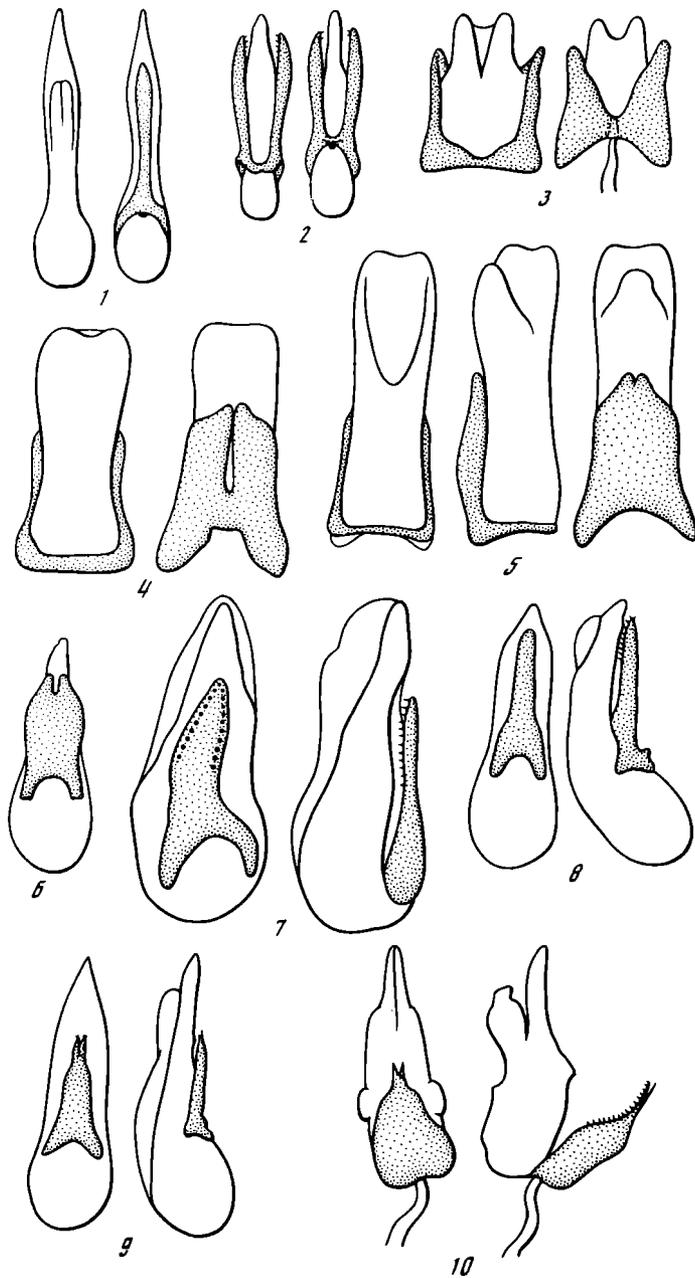


Рис. 1. Эдеагус жуков рода *Philonthus* Curt. (по: [Тихомирова, 1978])

1 — *Ph. decorus* Grav., эдеагус в двух положениях, имаго; 2 — *Sectophilonthus rossicus* Coiff., то же; 3 — *Ph. decorus*, то же, ранняя куколка; 4 — то же, средняя стадия куколичного развития; 5 — то же, поздняя стадия, три положения; 6 — эдеагус *Ph. marginipennis* Woll.; 7 — то же, поздняя куколка, два положения; 8 — то же, *Ph. carbonarius*; 9 — то же, *Ph. quisquiliarius* Gyll.; 10 — то же, куколка *Ph. decorus*, подвергнутая воздействию АЮГ

рода *Philonthus* — *Philonthus biparamerosus* Toth.¹ Придавая этому признаку родовой ранг (что вполне справедливо, учитывая его распределение в других родах и подсемействах стафилинид), А. Куаффе выделил *Sectophilonthus* в самостоятельный род, к которому отнес два вида — *S. biparamerosus* Toth. с Мадагаскара и вновь описанный им по вышеупомянутому экземпляру *S. rossicus* Coiff. из Вологодской обл. Однако такая странная дизъюнкция ареала, необъяснимая с точки зрения зоогеографии и фауногенетики, а также обнаружение единственного типового экземпляра *S. rossicus* среди особей обычного вида, практически неотличимых от него внешне, вызывают сомнения в его статусе. Поэтому Р.А. Кроусон [Crowson, 1970] высказал мнение, что *S. rossicus* — уродливая форма *Ph. decirus*, и, следовательно, *Sectophilonthus* — монотипический мадагаскарский род. Эту точку зрения подверг резкой критике М. Абдулла [Abdullah, 1970], который, сопоставив известные ему случаи уродств эдеагуса у жуков (весьма разрозненные и незакономерные), не нашел среди них аналогичного случая и восстановил статус *S. rossicus* как самостоятельного вида. Однако, говоря о невозможности подобного уродства, М. Абдулла не приводит никаких доказательств и не рассматривает механизмов образования тех или иных уродств.

В самых разных группах животных часты случаи проявления у современных форм отдельных признаков предковых групп, сохраняющихся в онтогенезе и проявляющихся либо в чистом виде, либо в виде потенциалов органа к развитию в ранее утраченном направлении. Поскольку строение гениталий интересующего нас экземпляра явно плезиоморфно по сравнению с нормальными гениталиями *Philonthus*, мы попытались найти его аналогию в онтогенетическом развитии (на стадии куколки) *Philonthus*. Изучены гениталии более чем 30 куколок разного возраста *Ph. decorus* и *Ph. chalceus* Steph., сходного с ним по всем интересующим нас признакам (парамера непарная, цельная, длинная и узкая, прикрепляется целиком на стороне, несущей базальное отверстие).

У обоих этих видов парамеры закладываются еще у предкуколки как парные, вполне разделенные придатки (видимо, конечности; [Тихомирова, 1975]) девятого сегмента. У ранних куколок (рис. 1, 3) они сливаются в основании вначале на передней (впоследствии вентральной), а затем и на задней стороне. Внутри образованного их основания кольца (фаллобазы) формируется медиальная доля, которая также на ранних стадиях (1—2 сут) имеет отчетливые следы парной закладки и выглядит как широкая трубка, глубоко вырезанная на вентральной стороне и более мелко — на дорзальной (рис. 1, 3). Парамеры в это время выглядят как две симметричные суживающиеся к вершине лопасти, лежащие по бокам от медиальной доли и соединенные друг с другом в основании. Это общее основание имеет на дорзальной стороне глубокую выемку (рис. 1, 3), через которую проходит *ductus ejaculatorius* и которая впоследствии после образования луковички охватывает базальное отверстие. Таким образом, с самого начала (и почти до конца развития, когда происходит поворот на 90° в дефинитивное боковое положение) эдеагус располагается в брюшке насекомого базальным отверстием вверх. Поскольку такое же положение имеет эдеагус стафилинид большинства менее продвинутых групп, в том числе и близких к непосредственным предкам *Staphylinini*, именно его, видимо, следует считать плезиоморфным, а боковое (с поворотом на 90°) апоморфным признаком для семейства. А. Куаффе, напротив, считает, примитивным положение эдеагуса базальным отверстием вниз (поскольку именно так он ориентирован при копуляции) и

¹О положении эдеагуса в брюшке *Ph. biparamerosus* в первоописании не сказано.

называет эту сторону эдеагуса стеральной. Как уже говорилось, именно в таком положении он обнаружил эдеагус *S. rossicus* (хотя оба эти положения — базальным отверстием вверх или вниз — легко спутать при быстром извлечении эдеагуса, привлекает внимание лишь то, что он не занимает обычного для *Philonthus* бокового положения). Во всяком случае важно, что в онтогенезе стафилинид, как и в филогенезе [Тихомирова, 1973], происходит инверсия эдеагуса, которая могла у данного уродливого экземпляра зайти дальше нормы. В целом на этой стадии (в возрасте² примерно 2 сут) эдеагус по общей структуре (парные парамеры по бокам от медиальной доли с общей охватывающей ее фаллобазой) напоминает гениталии более примитивных родов (*Erichsonius*, *Sectophilonthus*), хотя, конечно, отличается формой, отсутствием специфического вооружения и т.д. Характерно, что девятый стернит брюшка, у имаго превращенный в узкую длинную, двураздельную на вершине пластину, на этой стадии выглядит как обычный брюшной стернит, выемчатый посредине, а задний край восьмого стернита еще совершенно прямой, без медиальной вырезки, свойственной всем имаго *Philonthus*.

Затем парамеры начинают сближаться и располагаются параллельно друг другу на общем основании дистальнее выхода семязыносающего канала, маркирующего будущее базальное отверстие (рис. 1, 4), подобно их расположению у имаго групп *Ph. rectangulus* Sharp. и *Ph. salinus* Kiesw. Однако они еще соединены на вентральной стороне тонкой перемычкой (рис. 1, 4). На следующем этапе лежащие рядом парамеры срастаются в одну цельную пластинку, так что разделенными остаются лишь самые их вершины (рис. 1, 5в), подобно парамерам *Ph. marginipennis* Woll. в имагинальном состоянии (рис. 1, 6). На медиальной доле, к этому времени превратившейся в мясистую трубку с узким апикальным отверстием, начинает формироваться округлый выступ перед вершиной (рис. 1, 5). Постепенно удлиняясь и заостряясь, этот выступ (будущая вершина пениса) перерастает по длине мясистую трубку с дистальным отверстием, которая оказывается смещенной базальнее, затем вворачивается внутрь пениса, образуя часть внутреннего мешка. Общая фаллобаза в это время уже очень тонка (рис. 1, 5), а затем размыкается на вентральной стороне. Девятый стернит сильно суживается, на заднем крае восьмого образуется мелкая широкая вырезка. Далее, примерно в середине куколичного развития, парамеры полностью сливаются и весь эдеагус начинает постепенно удлиняться и утончаться. Вначале он еще сравнительно короток и широк (рис. 1, 7), напоминая по форме эдеагусы *Ph. carbonarius* Gyll. (рис. 1, 8) и *Ph. nitidus* F., а парамера, как у этих видов, постепенно суживается в дистальном направлении. Во второй половине куколичного развития начинает постепенно увеличиваться в размерах базальная часть (луковица) эдеагуса. При этом она постепенно подгибается под углом к апикальнее лежащим частям, так что весь эдеагус постепенно изгибается на уровне базального отверстия и поворачивается вокруг продольной оси тела, занимая в брюшке насекомого боковое положение.

Таким образом, в течение онтогенеза *Philonthus* общая структура гениталий проходит последовательные этапы, сопоставимые с состоянием тех же признаков у близких родов (разделенные парамеры, общая фаллобаза, как у *Erichsonius* и *Sectophilonthus*) и групп видов. Вначале проявляются признаки групп, сравнительно далеких от описанных выше по строению гениталий (одна глубоко разделенная парамера, как у *Ph. bionotatus*, потом парамера, лишь немного разделенная на вершине, как у *Ph. marginipennis* или видов группы *Ph. quisquiliarius*

²Все сроки очень сильно варьируют в зависимости от температуры и других причин.

Gyll. (рис. 1, 9), а затем и довольно близких (короткий и широкий эдеагус с параметрой, постепенно суживающейся к вершине, как у *Ph. carbonarius*). Однако это сходство охватывает лишь более общие признаки: общую форму, расчленение и относительные размеры основных частей эдеагуса. Оно не затрагивает по понятным причинам более частных признаков: деталей склеротизации, хетотаксии, вооружения и т.д. Однако, воздействуя на однодневных куколок *Philonthus decorus* аналогом ювенильного гормона Altozar 4 E (ZR-512), удалось получить промежуточные формы, у которых такие признаки были выражены в разной степени. Например, был получен экземпляр, у которого эдеагус по общей форме сходен с эдеагусом *Ph. quisquiliarius*, т.е. остановлен в смысле общей дифференцировки на относительно ранней стадии, когда у нормальных куколок *Ph. decorus* он еще не склеротизован и не несет щетинок. Однако эдеагус описываемого экземпляра был частично склеротизован и имел специфическое вооружение на параметре (рис. 1, 10). По остальным признакам этот экземпляр был полностью сформирован и даже окрашен за исключением глаз и надкрылий, т.е. находился на стадии, когда у нормальных экземпляров *Ph. decorus* эдеагус имеет уже дефинитивную форму. Иными словами, была получена форма, у которой гениталии, сохраняя симметрию и правильность, задержаны в развитии как в целом (по срокам), так и по сравнению с другими признаками того же организма, и сходны с дефинитивным состоянием другого вида. Поэтому и появление отдельного экземпляра с признаками соседнего рода (которые также сохраняются в онтогенезе), особенно в культуре, где не исключен контакт насекомого с одним из весьма многочисленных аналогов ювенильного гормона (например, в бумаге, в которую личинок помещали для окукливания) или могло произойти нарушение собственной гормональной системы организма из-за неестественных условий содержания, можно легко объяснить подобной же гетерохронией. Поэтому мы считаем, что экземпляр, описанный Куаффе как *Sectophilonthus rossicus*, представляет собой уродливую форму, и это название следует рассматривать как синоним *Philonthus decorus* [Тихомирова, 1977а]. Однако симметрия, правильность и полная дифференцировка деталей эдеагуса (Куаффе даже счел его функционирующим) указывают на жизнеспособность подобных форм. Поэтому такие отклонения (конечно, гораздо меньшие по масштабу), появляющиеся при нарушении баланса гормонов метаморфоза (генетическом или связанном с изменением химизма среды, например, пищи), могут рассматриваться как материал для отбора при видообразовании. При этом проявление сразу комплекса признаков, свойственных более ранней онтогенетической стадии (одних и тех же у разных особей), повышает вероятность их закрепления как видовых отличий. Это объясняет частые случаи одинаковых изменений при интенсивном видообразовании в соседних группах, например независимое появление в разных группах *Philonthus* вильчатой параметры (цельная параметра у *Ph. punctus* Grav. и вильчатая у соседнего с ним *Ph. binotatus*, цельная у *Ph. albipes* Grav. и вильчатая у близких *Ph. intrudens* Totth. и *Ph. reitteri* Epp.). Поэтому нам представляется искусственной классификация групп рода *Philonthus*, составленная А. Куаффе на основании исключительно строения гениталий [Coiffait, 1967], где, в частности, *Ph. binotatus* отделен от *Ph. puctus*, объединявшегося с ним по комплексу признаков в естественную группу всеми предыдущими авторами [Reitter, 1909; Smetana, 1958; Horion, 1965; и др.]. В ряде случаев частичной ювенилизацией можно объяснить признаки целых групп, например широкий притупленный эдеагус с параметрой, не расширенной к вершине, у видов группы *Ph. longicornis* (*longicornis* Steph., *cochleatus* Scheerp., *sorophilus* Latr., *agilis* Grav.) по сравнению с узким длинным эдеагусом и

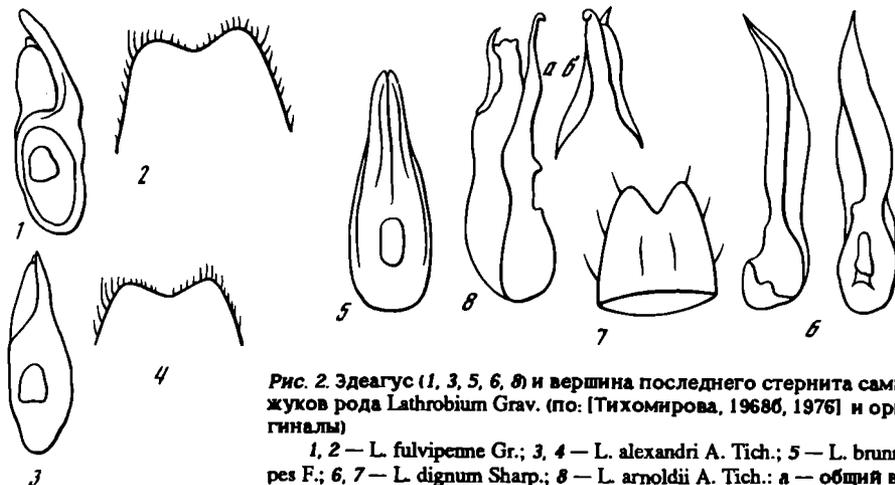


Рис. 2. Эдеагус (1, 3, 5, 6, 8) и вершина последнего стернита самца жуков рода *Lathrobium* Grav. (по: [Тихомирова, 1968б, 1976] и оригиналы)

1, 2 — *L. fulvipenne* Gr.; 3, 4 — *L. alexandri* A. Tich.; 5 — *L. brunni* pes F.; 6, 7 — *L. dignum* Sharp.; 8 — *L. arnoldii* A. Tich.: а — общий вид, б — вершина эдеагуса сбоку

парамерой, образующей на вершине расширенную пластинку у родственных им видов группы *Ph. varians* (*variens* Payk, *pseudovariens* A. Strand, *confinis* A. Strand, *jurgans* Totth.). Легко представить себе подобный же механизм формирования родовых различий. Так, генитальный аппарат обширного, продвинутого и морфологически очень однородного рода *Gabrius*, по-видимому, производного от *Philonthus*, по ряду признаков (короткий и широкий эдеагус, глубоко двураздельные парамеры большинства форм) сопоставим с ювенильным состоянием эдеагуса *Philonthus*.

Такой же способ формирования видовых отличий путем частичной ювенилизации в строении эдеагуса прослеживается при сопоставлении морфологии гениталий родственных видов стафилинид. Так, например, обнаруженная автором [Тихомирова, 1968б, 1976б] группа видов двойников рода *Lathrobium* из подсемейства *Paederinae* (*L. latum* A. Tich., *L. alexandri* A. Tich., *L. arnoldii* A. Tich.), по-видимому, происшедшая от одного широко распространенного вида *L. fulvipenne* Grav. (эдеагус и восьмой стернит самца — рис. 2, 1, 2), отличается от него более короткой и слабее изогнутой вершиной стернальной пластинки эдеагуса, образующей менее резкий угол с базальной частью этой пластинки (рис. 2, 3), и более мелкой и широкой вырезкой посредине заднего края восьмого стернита самца (рис. 1, 4), которая, как мы видели на примере *Philonthus*, формируется лишь в конце куколочного развития. Поскольку для *Lathrobium* плезиоморфна симметричная стернальная пластинка с прямой дистальной частью (рис. 2, 5), а ее смещение в сторону и изгибание проявляются лишь в описанной группе, то естественно ожидать, что разные стадии этого процесса рекапитулируются в онтогенезе и наблюдаемое сейчас состояние эдеагуса *L. latum* и *L. alexandri* может быть отражением частичной ювенилизации в их эволюции. Поскольку эта группа крайне близких видов явно очень молода и ни одна из форм не может рассматриваться как предковая для *L. fulvipenne*, строение эдеагуса, свойственное видам группы, не может считаться переходным между предковыми формами и *L. fulvipenne*. Такой промежуточной формой, возможно, является *L. dignum* Sharp. (эдеагус, рис. 2, 6), который также относится к группе *L. fulvipenne*, но не имеет в строении черт ювенилизации: у него узкая глубокая вырезка на восьмом стерните брюшка самца (рис. 2, 7) и контрастно окрашенное тело —

черное с ярко-красными надкрыльями. Напротив, *L. latum*, *L. alexandri* и *L. arnoldii* отличаются сравнительно однотонной красновато-коричневой окраской, свойственной молодым не вполне окрашенным особям *L. fulvipenne*, а также некоторым популяциям этого вида, например, обитающим в муравейниках. Строение здеагуса *L. dignum* с широкой слабо изогнутой стеральной пластинкой (рис. 2, б), по-видимому, можно считать плезиоморфным для всей группы, тогда как его аналогия у *L. latum* и *L. alexandri* — результат ювенилизации. Наблюдающееся у *L. arnoldii* отгибание вершины стеральной пластинки в вертикальной плоскости (рис. 2, в), по-видимому, представляет собой надставку уже над этим вторично ювенилизированным состоянием.

Таким образом, на примере стафилинид можно наблюдать, что плезиоморфные состояния признаков, используемых для диагностики родов и видов, рекапитулируются в онтогенезе производных групп и могут вновь проявляться в эволюции в ходе частичной ювенилизации имаго, позволяя данной структуре эволюционировать далее от того же менее специализированного состояния в новом направлении.

В целом для стафилинид эволюция в направлении частичной ювенилизации имаго, по-видимому, довольно характерна, особенно в группах, развивающихся по пути интенсификации хищничества (*Paederinae*, *Staphylininae*). Она проявляется, в частности, в очень большом внешнем сходстве имаго и личинок этих форм, позволяющем "узнавать" в личинках имагинальные черты соответствующих групп. Некоторые формы (например, *Nadropinus fossor* Sharp. — [Тихомирова, Филатова, 1979]) очень сходны на имагинальной стадии с личинками не только внешне, но и по способу движения и деталям поведения, что говорит о значительном сходстве их мышечной и нервной системы.

ПРИЗНАКИ РАНГА ПОДСЕМЕЙСТВА И ГРУППЫ ПОДСЕМЕЙСТВ

Рекапитуляции на этом уровне будут рассмотрены на примере признаков личинок стафилинид разных групп в сравнении с их состоянием в позднем эмбриогенезе. Изучение формирования этих признаков в эмбриональный период было предпринято для выяснения некоторых спорных вопросов филогении семейства, связанных, в частности, с несовпадением эволюционных схем, построенных для имаго и личинок.

Вначале будут рассмотрены признаки, разделяющие группы подсемейств. Исследователи личинок стафилинид [Paulian, 1941; Потоцкая, 1967] выделяют в семействе два типа личинок, довольно однородных внутри себя и сильно отличающихся друг от друга, — алеохароморфный и стафилиноморфный, что породило даже мнение о полифилии стафилинид. Алеохароморфных личинок имеют подсемейства *Oxytelinae*, *Tachyporinae* и *Aleocharinae*, стафилиноморфных — *Paederinae* и *Staphylininae*. В сводке В.А. Потоцкой [1967] приводятся следующие основные признаки, характеризующие эти два типа личинок (см. с. 14).

Личинки подсемейства *Steninae* по ряду признаков занимают промежуточное положение между этими двумя группами: у них имеется зубчатое назале, однако, согласно Уилчу [Welch, 1965], отчленена верхняя губа, антенны четырехчлениковые, но отчлененная галеа не выражена. Большинство авторов, затрагивающих в своих работах филогению стафилинид [Crowson, 1955; Smetana, 1958; Kasule, 1966], считает сходство личинок *Steninae* со стафилиноморфами (в особенности с *Paederinae*) результатом конвергенции. Это не очень понятно, поскольку, по данным В.А. Потоцкой [1966], личинки *Steninae* гораздо более открытоживущие формы, чем *Paederinae*. Сходство в их экологии, по-видимому, ограничивается

Шейный перехват отсутствует

Верхняя губа отчлененная с гладким, зазубренным, дольчатым или округлым передним краем, назале отсутствует (рис. 3, 1)

Усики мясистые, трехчлениковые, со стеко-видным чувствующим выростом на втором членике (рис. 3, 1) Жвалы часто несут один или два предвершинных зубца (рис. 3, 1), их внутренний край обычно зазубрен

Стипес максилл сливается с лацинией, которая всегда сильно развита и может быть вытянутой, серповидной, треугольной, четырехугольной или округлой. Галеа отсутствует, либо представлена перистым образованием или простой лопастью на внешнем крае лацинии (рис. 3, 3)*

Язычок конусовидный или поперечный, иногда отсутствует

Склеротизация грудного отдела и всего тела слабо выражена

Коготок с 1—2 шипиками.

Тергиты и стерниты брюшка нередко представлены единой не разделенной вдоль пластинкой

Стигмы либо свободные, либо включены в пластинку тергитов

Урогомфы одно-двухчлениковые

Анальная подпорка довольно короткая и широкая**

*Как показали наши наблюдения над развитием *Philonthus* и *Tenebrio*, образование, названное здесь лацинией, представляет собой общую mala с еще не отчлененной галеей.

**Последний признак в обзоре В.А. Потоцкой специально не оговорен, но мы используем его, основываясь на приведенных в работе многочисленных рисунках.

Шейный перехват имеется

Верхняя губа, наличник и лоб слиты в единую лобную пластинку, передний край которой образует зубчатое или дольчатое назале (рис. 3, 2)

Усики склеротизованные, четырехчлениковые с крупным чувствующим выростом на третьем членике (рис. 3, 2) Жвалы серповидные, с простой вершинной и гладким или зазубренным внутренним краем (рис. 3, 2)

Лациния максилл отсутствует, галеа отделена от стипеса и имеет вид членика (рис. 3, 4)

Язычок удлинненный или конусовидный

Грудной отдел сильно склеротизован

Коготок с 2—3 шипиками

Тергиты и стерниты состоят из двух пластинок, разделенных более менее широкой несклеротизованной полоской

Стигмы свободные

Урогомфы двух-трехчлениковые

Анальная подпорка имеет вид удлинненной трубки

хищничеством, тогда как наиболее фундаментальные отличия от стафилиноморф наблюдаются именно в строении ротовых частей.

До недавнего времени разделение стафилинид на алеохароморфную и стафилиноморфную группировки не находило подтверждений в морфологии и экологии имаго и не согласовывалось с мнением об уровне организации отдельных групп стафилинид, поскольку наиболее примитивные *Oxytelinae* и считавшиеся наиболее продвинутыми *Aleocharinae* имеют весьма сходных друг с другом алеохароморфных личинок, а *Paederinae* и *Staphylininae*, считавшиеся группами "среднего" филогенетического уровня, — резко отличных от них стафилиноморфных. Спорным был и вопрос о том, какой из этих типов личинок более примитивен. К. Ферхёфф [Verhoeff, 1917] предлагал несколько иное

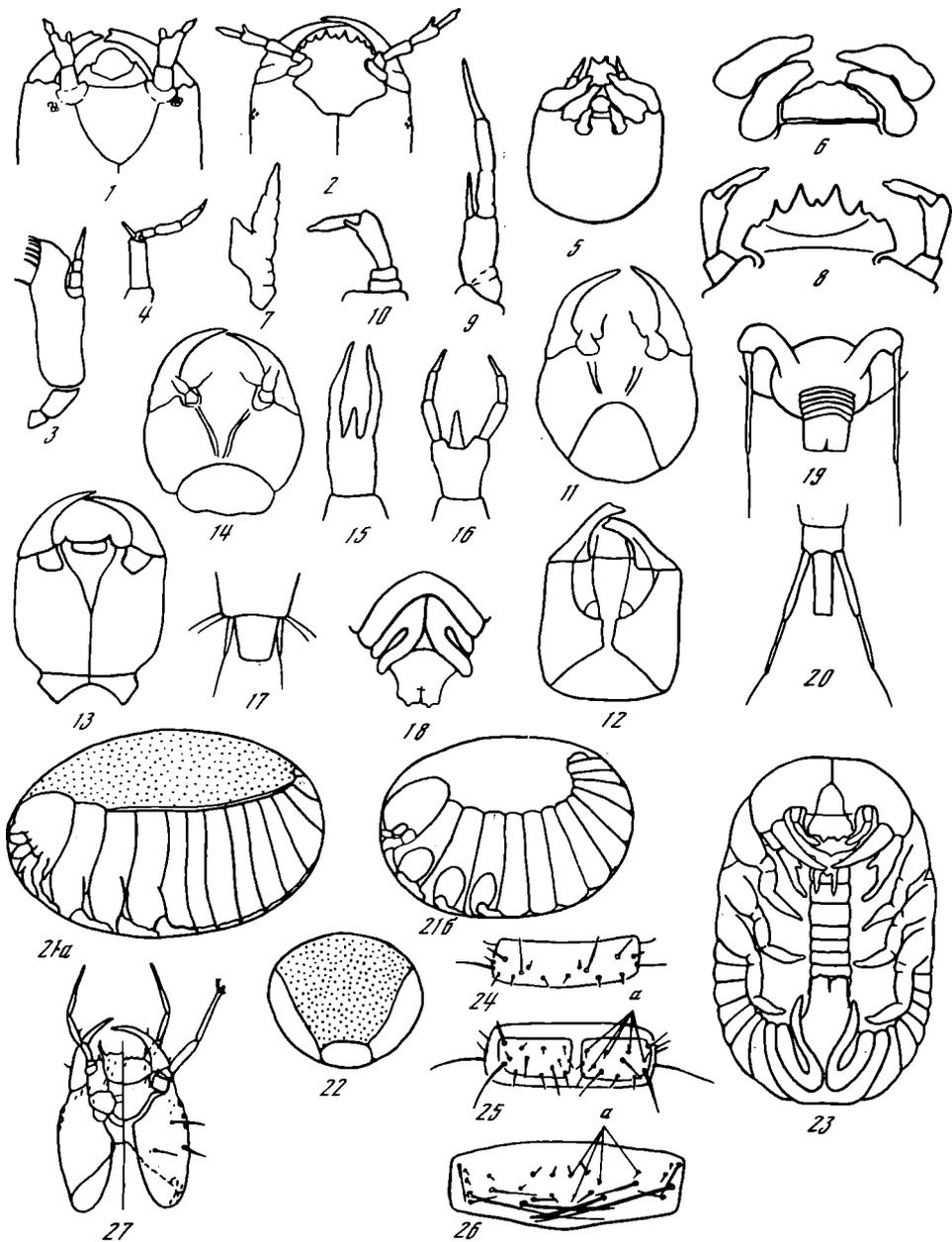


Рис. 3. Морфология эмбриона и личинки жуков *Aleochara curtula* Goeze (1, 3, 5, 12, 17, 21б), *Philonthus chalcus* Steph. (2, 4, 6—11, 13—16, 18—21а, 22—25), *Ocupus fuscatus* Grav. (26) и *Stenus canaliculatus* Gyll. (27) (по: [Tichomirova, Melnikov, 1970])

1, 2 — передняя часть головы личинки сверху; 3, 4 — максилла; 5 — голова эмбриона сверху; 6 — верхняя губа, антенны и мандибулы эмбриона на стадии I; 7 — максилла эмбриона на стадии I; 8 — эмбрион на стадии II, верхняя губа и антенны; 9 — то же, максилла; 10 — начало стадии III, антенна; 11—14 — головная капсула снизу у эмбриона на стадиях II (11) и III (14) и у личинки (12, 13); 15, 16 — нижняя губа эмбриона на стадиях II (15) и III (16); 17—20 — урогомфы и анальная подпорка личинки (17, 20) и эмбриона на стадиях I (18) и II (19); 21 — положение в яйце эмбриона (а — на стадии I); 22 — поперечный разрез яйца с эмбрионом на стадии I; 23 — эмбрион в конце стадии I; 24—26 — хетотаксия третьего брюшного тергита личинки I (24) и II (25) и позднего эмбриона (26; а — хеты третьего порядка); 27 — голова личинки

деление личинок стафилинид на "примитивный" и "дериват-адаптивный" типы, тем не менее от считал ряд признаков алеохароморфной группы более примитивным. Кроме того, он приводит еще один весьма существенный признак, характеризующий более примитивных личинок, — отсутствие гуларного шва и прикрепление максилл вблизи от заднего края головной капсулы (также свойственный алеохароморфам). Согласно В. Уайтхеду [Whitehead, 1932] и Б.Р. Стригановой [1966], у личинок жуков слияние отдельных склеритов головы (признак, характерный для стафилиноморф) является результатом специализации. А. Сметана [Smetana, 1958] также рассматривает алеохароморфный тип личинок как более примитивный. Однако выведению стафилиноморфных личинок от алеохароморфных предков до сих пор препятствовало более полное расчленение придатков стафилиноморф — антенн, максилл с отчлененной галеей, урогомф. При этом пришлось бы признать, что расчленение придатков увеличивается в ходе эволюции личинок. В то же время, как известно, в филогенезе насекомых и членистоногих вообще постоянно реализуется противоположная тенденция к олигомеризации сегментов тела и придатков у более продвинутых групп. Однако известны случаи, когда более примитивные формы обнаруживают менее полное расчленение придатков (например, конечностей *Thysanura*). Для объяснения этого факта существует широко известная [Vöbner, 1909; Гиляров, 1949, 1958; Захваткин, 1953; Шаров, 1958] гипотеза о соответствии стадий развития *Thysanura* ранним этапам онтогенеза *Pterygota*, все последующие крылатые стадии которых рассматриваются как надставка над тизануроидным состоянием предков. По аналогии и более полное расчленение придатков личинок у стафилинид может рассматриваться как онтогенетически более позднее по сравнению с меньшим расчленением. В этом случае образование стафилиноморфного типа личинок из алеохароморфного можно себе представить как сдвигание момента выхода из яйца на онтогенетически более позднюю стадию, т.е. эмбрионизацию в смысле И.И. Шмальгаузена [1938], А.А. Захваткина [1953] и др. При этом естественным было попытаться обнаружить диагностические признаки, отделяющие алеохароморфную группу от стафилиноморфной, в эмбриогенезе последней. Для этого нами была предпринята специальная работа, в которой основное внимание уделено эмбриогенезу стафилиноморф. Большая часть наблюдений проведена на эмбрионах *Philonthus chaldeus* Steph., несколько меньше — на *Ph. decorus* Grav., *Staphylinus erythropterus* L. и *Aleochara curtula* Goeze (рис. 3). Для сравнения использовались личинки перечисленных видов. Все интересовавшие нас в данном случае процессы происходят уже в позднем эмбриогенезе, на стадии сформированного зародыша. Приводимые далее стадии позднего эмбриогенеза стафилиноморф достаточно условны, поскольку представляют собой отрезки непрерывного процесса и использованы лишь для удобства изложения.

ПОЗДНИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ ALEOCHARA CURTULA GOEZE (ГРУППА АЛЕОХАРОМОРФ)

Изучались эмбрионы на сравнительно поздней стадии, когда весь желток уже заключен внутри зародыша. В начале ее эмбрион располагается в яйце ротовыми частями вперед, его ноги далеко раздвинуты на выпуклой брюшной стороне, а верх головы и три вершинных сегмента брюшка загнуты на спинную сторону. Затем эмбрион сворачивается в обратном направлении, перед вылуплением его голова и брюшко заходят на вентральную сторону, два-три вершинных брюшных сегмента заходят под голову.

Глазки вначале отсутствуют, появляются незадолго до вылупления. Антенны

вначале мясистые, со слабо заметным будущим разделением на три членика (рис. 3, 5), перед вылуплением трехчлениковые, с чувствующим придатком на втором членике. Отчленение верхней губы из-за отсутствия склеротизации заметно лишь в виде поперечной складки, перед выходом личинки в виде чуть более светлой поперечной полоски. Мандибулы вначале неправильной формы, лопастевидные, несколько дистальнее середины коленообразно изогнуты внутрь и вентрально, едва заметно двувёршинные (рис. 3, 5), к концу эмбриогенеза становятся правильными, изогнутыми, явственно двувёршинными. Максиллы в начале стадии неправильные, лопастевидные со слабо намечающимся расчленением щупика, к концу ее сходны с личиночными. Ноги с полным личиночным расчленением, которое вначале слабо намечено, постепенно становится все более явственным. Урогофмы вначале бугорковидные, затем постепенно удлиняются, но остаются одночлениковыми. Анальная подпорка в виде короткого усеченного конуса с явственными следами парной закладки, исчезающими перед вылуплением.

ПОЗДНИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ PHILONTHUS CHALCEUS STERN. (ГРУППА СТАФИЛИНОМОРФ)

Эмбриогенез сравнительно детально описан с момента, когда становится заметным расчленение придатков, позволяющее сопоставлять эмбриональные и личиночные признаки.

Этому моменту предшествует ряд более ранних эмбриональных состояний, которые не описываются подробно, поскольку они прямо не сопоставимы с личиночными признаками в пределах семейства. Эти состояния лишь демонстрируют общие черты в эмбриогенезе данной группы с эмбриональными состояниями других насекомых, которые будут описаны позднее, и позволяют представить себе общие тенденции развития некоторых из рассматриваемых признаков.

На стадии длинной зародышевой полоски (рис. 4, IV), занимающей лишь небольшую часть объема яйца, заполненного желтком, ноги эмбриона короткие и лопастевидные, головная капсула (рис. 4, 11) еще не замкнута на вентральной стороне, максиллы и вторые максиллы (еще не слившиеся зачатки нижней губы) выглядят трехлопастными: имеют очень слабо выраженные бугорковидные лацинию и галею и более длинный щупик, мандибулы и антенны лопастевидные без членистости, а верхняя губа явственно двухраздельная. Постепенно следы продольного разделения верхней губы утрачиваются (рис. 4, 4), максиллы (рис. 4, 12) изменяют форму, удлиняются, причем рост лацинии тормозится и она становится неразличимой на разрастающемся стипесе, а галеа занимает на нем терминальное положение, имея вид постепенно удлиняющегося выступа. Зачатки нижней губы сливаются друг с другом вначале в области прементума, а затем ментума и субментума. В это время субментум (основание нижней губы) и располагающиеся латеральнее его основания максилл прилегают непосредственно к груди (на одном уровне). Позднее (рис. 4, 13) головная капсула начинает обрастать ротовые части сзади, смыкаясь вначале в одной точке, а затем на небольшом протяжении, так что сочленение ротовых частей с грудью утрачивается³. Начинает намечаться расчленение конечностей, в которых раньше всего различимы коксы, вначале короткие и широко расставленные.

Дальнейшее развитие, прослеженное более детально, условно подразделено

³ Как нам удалось показать на примере *Tenebrio molitor* (см. далее), часть мембраны, по-видимому, стернального происхождения, гомологичная личиночному гуларному склериту *Tenebrio*, сливается с субментумом и вместе с ним образует общий склерит в составе головы, который у личинки *Philonthus* лежит впереди гуларного шва и обычно трактуется исследователями личинок стафилинид как субментум.

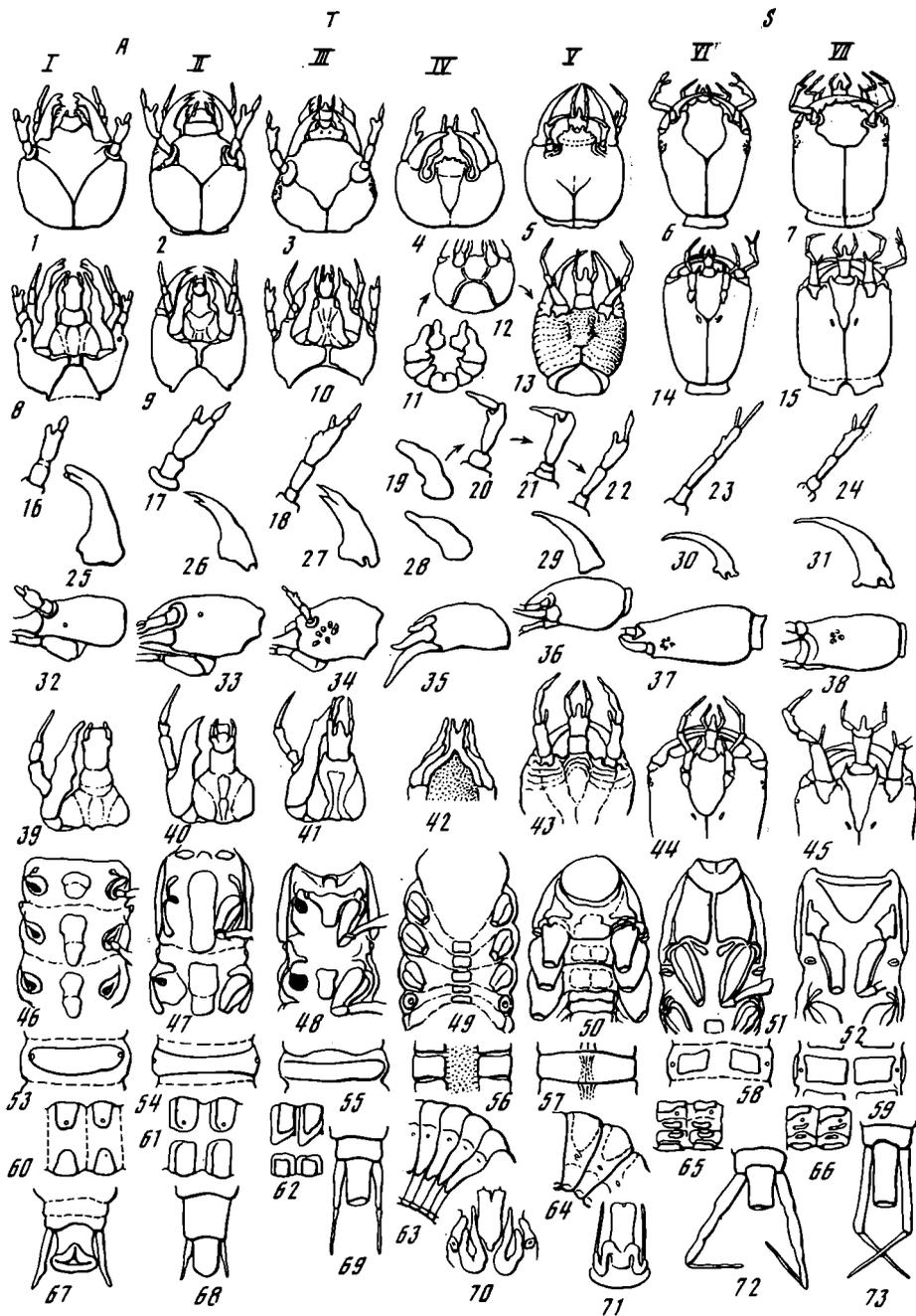


Рис. 4. Сравнительная морфология личинок (I—III, VI—VII) и эмбрионов (IV—V) жуков семейства Staphylinidae (по: [Тихомирова, 1974в])

1—7 — головная капсула сверху; 8—15 — снизу; 16—24 — антенна; 25—31 — мандибула; 32—38 — головная капсула сбоку; 39—45 — максилла и нижняя губа; 46—52 — грудь снизу; 53—59 — брюшной сегмент сверху; 60—66 — брюшные сегменты сбоку; 67—73 — урогомфы и анальная подпорка; I — подсемейство Oxytelinae (*Oxytelus rugosus* F.); II — подсемейство Aleocharinae (*Astilbus canaliculatus* F.); III — подсемейство Tachyporinae (*Tachinus rufipes* Deg.); IV, V, VII — подсемейство Staphylininae (*Philontus chalcus* Steph.: IV — более ранний и V — более поздний эмбрион, VII — личинка); VI — подсемейство Paederinae (*Lathrobium brunripes* F.)

на три стадии, соответствующие этапам дифференцировки некоторых важных диагностических признаков.

I стадия. При температуре около 25°C соответствует возрасту 1,5—2 сут.

В начале стадии эмбрион занимает в яйце горизонтальное положение, так что лобная поверхность головы направлена вперед, а последние брюшные сегменты прямо назад или даже чуть загнуты на дорзальную сторону (рис. 3, 21а) подобно более ранним из изученных эмбрионов *Aleochara* (рис. 3, 21б), у которых на этой стадии желток уже полностью заключен внутри эмбриона. Здесь же он еще занимает всю верхнюю треть яйца и, кроме того, заполняет углубление между разрастающимися в дорзальном направлении стенками тела эмбриона (рис. 3, 22). Затем передний и задний концы тела постепенно подворачиваются на вентральную сторону, так что к концу стадии голова и три-четыре каудальных сегмента уже располагаются на нижней стороне яйца (рис. 3, 23). Боковые части формирующихся тергитов почти образуют желток, так что лишь вдоль спинной стороны остается широкая щель. Сегментация тела к началу этой стадии уже полностью завершена, брюшко состоит из 10 сегментов.

Голова короткая и широкая, швы на ее нижней поверхности неразличимы. Основания максилл уже удалены от заднего края головы, субментум, по-видимому, слит с гуларной мембраной, которая не отделена от груди. Шейный перехват отсутствует. Верхняя губа, уже почти утратившая следы парной закладки, выглядит как самостоятельное образование, отделенное от остальной головы более прозрачной полоской. Вначале она имеет форму поперечного округленного треугольника с немного волнистыми боковыми сторонами и выемкой на переднем углу, по бокам от которой расположены два округленных бугорка (рис. 3, 6). К концу этой стадии лабрум приобретает полукруглую форму, с пятью тупыми зубчиками на переднем крае. Мандибулы вначале представлены лопастями неправильной формы со слабо заостренными вершинами (см. рис. 3, 6), имеют небольшой выступ на внутренней стороне чуть дистальнее середины. На уровне этого выступа они немного изогнуты вентрально, так что вершины мандибул не лежат в плоскости, проходящей через их базальные половины (подобно более ранним из изученных эмбрионов *Aleochara*). К концу этой стадии мандибулы принимают более или менее правильную форму, обе от основания до вершины лежат в одной плоскости, общей с плоскостью лба. В максилле (рис. 3, 7) удается различить короткий базальный членик (видимо, кардо), следующий членик неправильной формы с широкой, сильно выступающей лопастью на внутреннем углу, и довольно длинный щупик. В последнем различимы четыре отдельности, первая из которых, здесь еще весьма крупная, по-видимому, гомологична щупиконосцу, а три остальные — членикам щупика. Нижняя губа с трехчлениковыми щупиками и коротким бугорковидным язычком.

Среднегрудное дыхальце располагается на границе передне- и среднегруды. В конечностях уже на этой стадии различимы все сегменты, имеющиеся у личинки: тазик, вертлуг, бедро, голеноплапка и коготок. Коксы небольшие, очень широко расставленные (рис. 3, 23). Щетинки и шипики на ногах, как и на всем теле, отсутствуют.

В брюшке явственно различимы 10 сегментов, разделенных на маленькие прямоугольные стерниты и соединенные с ними нечленистой мембраной крупные полукольца, дающие начало тергитам и плейритам. Дыхальца включены в пределы этих терго-плейральных полукольцев (рис. 4, 64). Девятый брюшной сегмент подобно личинке *Aleochara* (рис. 3, 17) несет пару неотчлененных и нерасчлененных урогомф, которые в начале этой стадии еще коротки (рис. 3, 18), а в конце ее уже довольно длинные и несколько изогнутые (рис. 3, 23). Анальная подпорка вначале очень короткая и широкая, обнаруживает явственные следы слияния из двух парных придатков десятого сегмента (рис. 3, 18). В конце стадии она уже довольно длинна и раздвоена лишь на вершине (рис. 3, 23).

II стадия. При температуре 25° С соответствует возрасту эмбриона 2-2,5 сут.

В течение этой стадии продолжается сворачивание эмбриона, так что к концу ее брюшко полностью подвернуто на нижнюю сторону и до основания урогомф заходит под голову. Эмбрион уже занимает все яйцо, причем происходит дорзальное смыкание полутергитов, так что к концу стадии весь желток уже полностью замкнут внутри зародыша.

Головная капсула короткая, поперечная, ее задний край снизу глубоко выемчатый, так что максиллы прикрепляются недалеко от него (рис. 3, 11). Отсутствие склеротизации и здесь не позволяет проследить степень развития гуларного шва, однако общая форма головы на этой стадии более сходна с таковой алеохароморф (рис. 3, 12), чем стафилиноморф (рис. 3, 13). Шейный перехват отсутствует. В начале стадии глазков еще нет. Появляются все четыре глазка одновременно, тесно приближенные друг к другу, затем несколько расходятся, принимая кольцевое положение, характерное для личинки. Назале (рис. 3, 8) вполне развитое, девятизубцовое, но зубцы его несколько короче, чем у личинки. Следы отчленения верхней губы заметны в виде двух глубоких поперечных бороздок, из которых передняя отделяет пять внутренних зубцов назале, а задняя — всю переднюю часть головы вперед от основания антенн (рис. 3, 8). Эти бороздки сохраняются и у следующей стадии и чуть заметны даже у личинки. По положению они сходны с передним и задним краями сочленовой мембраны, соединяющей лабрум и фронтотрипеус личинки *Aleochara* (рис. 3, 1). Участок покровов эмбриона *Philonthus* между этими бороздками приподнят в виде небольшой складки. Антенны явственно трехчлениковые (рис. 3, 8), основания их помещаются в характерной кольцеобразной чашечке, сохраняющейся у более поздних эмбрионов и у личинки. Первый членик антенн короткий, второй и третий по форме напоминают соответственно третий и четвертый членики личинки. При этом второй членик подобно третьему членику личинки *Philonthus* (и второму членику личинки *Aleochara*) несет на внутреннем крае у вершины чувствующий вырост. Мандибулы вполне сформированные, сходные с личиночными, в конце стадии слабо склеротизованные в вершинной половине. Максиллы подобны личиночным, галеа палочковидная, уже явственно отделенная от стипеса, щупики трехчлениковые, на явственном, но коротком щупиконосце (рис. 3, 2). Нижняя губа с трехчлениковыми щупиками и удлиненно-конусовидным язычком (рис. 3, 15).

Конечности, как у личинки, с длинными коническими коксами вооружены, как и все тело, отдельными длинными щетинками. Урогомфы двучлениковые (рис. 3, 19), их первый членик более широкий, свернут петлеобразно, второй очень тонкий, палочковидный. Анальная подпорка довольно длинная, в основании собрана складками (рис. 3, 19). Следы ее разделения на вершине еще заметны.

III стадия. При температуре 25° соответствует возрасту эмбриона 2,5—3 сут.

На этой стадии формируются основные диагностические признаки сафилиноморфных личинок. Положение эмбриона то же, что и в конце второй стадии. Желток полностью заключен внутри него и не виден под покровами и мускулатурой. К концу этой стадии он, по-видимому, полностью расходуетсся.

Головная капсула в течение этой стадии постепенно приобретает форму, все более сходную с личиночной (рис. 3, 14). Вначале швы нижней поверхности головы отсутствуют, затем намечаются следы гуларного шва и становятся различимыми задние тенториальные ямки. Границы участка покровов, образованного субментумом и эмбриональной гулой, в начале стадии плохо различимы, особенно в передней части головы, задний конец его, по-видимому, лежит на уровне задних тенториальных ямок. Окончательное формирование швов головы происходит лишь у личинки после расправления складок нижней по-

верхности головы и ее склеротизации. Гуларный шов сильно удлиняется, задний край склерита, образованного субментумом и эмбриональной гулой, вытягивается назад между задними тенториальными ямками, образуя острие, продолжающееся гуларным швом. Дифференцируются и швы, ограничивающие переднюю часть этого склерита от основания максилл. Глазки расположены, как и у личинки, светло-красного цвета. Верхняя губа и зубцы назале по форме сходны с личиночными. Задняя из двух бороздок, ограничивающих предполагаемый го-молог верхней губы, несколько сглаживается, однако передняя остается глубокой и явственной. Следы этих бороздок сохраняются и у личинки. В начале этой стадии образуются четырехчлениковые антенны путем разделения в основании второго членика (рис. 3, 10).

Вновь образованный второй членик вначале короток и широк, но быстро вытягивается и суживается, принимая к концу развития размеры и форму членика, сходного с последующим. При этом чувствующий вырост оказывается на третьем членике, как это свойственно всем стафилиноморфам (ср. рис. 3, 2). Третий и четвертый членики антенн склеротизируются, принимая желтоватую окраску. Мандибулы на этой стадии уже полностью склеротизованные, светло-коричневые, явственно видны через хорион яйца. Максиллы и нижняя губа к концу стадии не отличаются от личиночных (рис. 3, 4, 16), причем четырехчлениковые челюстные щупики образуются путем отделения вершины последнего членика.

Среднегрудное дыхальце смещается вперед, к концу стадии располагается топографически уже в пределах переднегруди. Ноги имеют характерное для личинки вооружение, причем к концу развития щетинки, шипики на ногах и на всем теле окрашиваются, становятся заметными через хорион.

К концу стадии начинают дифференцироваться плевральные элементы брюшка, слабо заметные ранее из-за отсутствия склеротизации, участки, отделяющие их от тергитов, мембранизуются и брюшные дыхальца лежат на этой вновь образующейся мембране. Урогомфы по форме и положению такие же, как на второй стадии, несколько удлиняются, анальная подпорка также удлиняется, складки в ее основании постепенно распрямляются, но завершается этот процесс лишь по выходе из яйца (рис. 3, 20).

Сходным образом с небольшой разницей в сроках протекает поздний эмбриогенез *Philonthus decorus*. При той же температуре I стадия примерно соответствует возрасту эмбриона 2—3 сут, II — 3—4 и III — 4—5 сут.

Кроме двух видов *Philonthus*, изучались вполне развитые эмбрионы *Staphylinus erythropterus* L. незадолго перед вылуплением, отличающиеся от личинки лишь отсутствием склеротизации. Как показали лабораторные наблюдения за развитием этого вида и *S. caesareus* Cederh. [Тихомирова, Мельников, 1975], у них в отличие от всех *Philonthus* и *Ocupus fuscatus* Grav. имеются только два личиночных возраста. Личинка этих видов выходит из яйца более сформированная, с сильно склеротизованными грудными сегментами и более развитой хетотаксией. По этим признакам она сходна с личинками *Philonthus* второго возраста. На рис. 3, 24—26 показана хетотаксия третьего брюшного тергита личинок первого (рис. 3, 24) и второго (рис. 3, 25) возрастов *Philonthus chalcus* и позднего эмбриона *Staphylinus erythropterus* (рис. 3, 26). Как видно из рисунков, хеты третьего порядка (рис. 3, 25, 26a), отсутствующие у личинки *Philonthus* первого возраста, вполне развиты уже у позднего эмбриона *S. erythropterus*, сходного по этому признаку с личинками *Philonthus* второго возраста.

Из приведенных описаний легко видеть, что поздние эмбрионы личинки *Aleochara* весьма сходны с эмбрионами *Philonthus* первой из трех описанных стадий. Сходство проявляется в расчленении антенн и урогомф, форме и

расчленении максилл, форме мандибул (на более раннем этапе), лигулы и анальной подпорки. Отделение верхней губы у *Aleochara* становится явственным лишь при склеротизации головной капсулы, в то же время следы этого отделения прослеживаются и в эмбриогенезе *Philonthus*, постепенно уменьшаясь с возрастом. Таким образом, большинство диагностических признаков, отличающих алеохароморфную группу личинок от стафилиноморфной, по отношению к ней носит эмбриональный характер (исключение составляют чисто ценогенетические признаки, связанные со склеротизацией и вооружением). Напротив, специфические признаки стафилиноморф не имеют аналогов в эмбриогенезе алеохароморф. Поэтому можно предполагать, что личинки *Aleochara* выходят из яйца на стадии, примерно соответствующей по уровню дифференцировки концу первой из выделенных стадий эмбриогенеза *Philonthus*. Морфология личинок других алеохароморф, в том числе триб *Proteinini* и *Omalini* подсемейства *Oxytelinae*, по-видимому, близкая к исходной для семейства, сопоставима (см. далее) с состоянием диагностических признаков эмбриона *Philonthus* на второй стадии. Специфические признаки группы стафилиноморф появляются в эмбриогенезе *Philonthus* лишь в конце эмбриогенеза (на третьей стадии), что позволяет считать возникновение стафилиноморфного типа личинок результатом эмбрионизации в развитии этой группы. Такая трактовка различий между личинками алеохаро- и стафилиноморф позволяет, в частности, объяснить существование промежуточных форм (например, *Steninae*, рис. 3, 27) выходом из яйца на одной из более поздних стадий, т.е. уже начавшейся, но менее далеко зашедшей эмбрионизацией развития.

Яйцо *Philonthus* в конце первой стадии (что примерно соответствует моменту выхода из яйца *Aleochara*) богато желтком, который еще препятствует дорзальному смыканию стенок тела⁴. Поэтому можно предполагать, что эмбрионизация развития у стафилиноморф стала возможной благодаря большему количеству желтка в яйцах (об этом говорят и относительно более крупные их размеры). Такое обогащение яиц желтком, сделавшее возможной эмбрионизацию развития, может быть связано с интенсификацией хищничества, которая является ведущей тенденцией в эволюции стафилиноморф [Тихомирова, 1973]. Характерно, что у наиболее крупных и активных хищников (виды рода *Staphylinus*) далеко зашедшая эмбрионизация развития проявляется и в другой форме — в поглощении яйцом первого личиночного возраста. В свою очередь выход более сформированной и лучше вооруженной личинки необходимо обусловлен ее крупными размерами и потребностью в большем количестве пищи, так что процессы активизации хищничества и увеличения размеров тела, с одной стороны, и эмбрионизация развития — с другой, по-видимому, взаимно активизируют друг друга.

Таким образом, разделение личинок стафилинид на алеохароморфную и стафилиноморфную группировки объясняется различным уровнем дифференцировки личинок к моменту выхода из яйца, т.е. не является доказательством полифилии группы. При этом в эмбриогенезе стафилиноморф как производной группы рекапитулируется подавляющее большинство диагностических признаков алеохароморф.

Специальное филогенетическое исследование морфологии, экологии и палеонтологии имаго стафилинид [Тихомирова, 1967, 1968а, 1968в, 1973; Tichomirova, 1971] показало реальность существования алеохароморфной и стафилиноморфной группировок и на имагинальном материале. Выяснено, что эти группы

⁴ Возможно, что их смыкание на морфогенетически более поздней стадии является причиной продолжного разделения тергитов личинки, часто отсутствующего в группе алеохароморф (см. выше).

представляют собой две эволюционные ветви стафилинид, берущие начало от подсемейства *Oxytelinae*, которое относится к группе алеохароморф. Далее эти ветви развиваются независимо, и подсемейства *Staphylininae* и *Aleocharinae* представляют собой одинаково продвинутые группы, завершающие собой каждую из них. При этом эволюция личинок стафилиноморфной группы (видимо, в связи с активизацией хищничества) идет по линии эмбрионизации развития, чего не наблюдается у алеохароморф.

Успешное применение сравнительно-онтогенетического подхода для объяснения различий личинок алеохароморфной и стафилиноморфной групп подсемейств позволило попытаться объяснить таким же способом различия отдельных подсемейств. Эти различия на примере личинок из пяти подсемейств *Oxytelinae* (*Oxytelus rugosus* F.), *Aleocharinae* (*Astilbus canaliculatus* F.), *Tachyporinae* (*Tachinus rufipes* Deg.), *Paederinae* (*Lathrobium brunripes* F.), *Staphylininae* (*Philonthus chaldeus* Steph.) приведены на рис. 4. Здесь же для сравнения показано состояние тех же морфологических признаков *Philonthus* (относящегося к подсемейству *Staphylininae*, т.е. к группе с наиболее эмбрионизованным развитием) на разных стадиях его позднего эмбриогенеза. Как и при рассмотрении различий групп подсемейств, здесь не приводятся признаки, связанные с хетотаксией и вооружением. Хотя они очень ценны при диагностике родов и видов, однако имеют сугубо ценогенетический характер и, видимо, не связаны с рассматриваемыми здесь явлениями смещения момента выхода из яйца по отношению к морфогенезу, в значительной мере определяющими различия более крупных групп.

Как показано на рис. 4, основные диагностические признаки не сочетаются у рассматриваемых личинок произвольно, а образуют комплексы, характеризующие, с одной стороны, личинок *Oxytelus* и *Astilbus* (I и II столбцы), а с другой — *Lathrobium* и *Philonthus* (VI и VII столбцы). Личинка *Tachinus* (III колонка) занимает промежуточное положение. Эти три группы, которые мы условно обозначим (по названию подсемейств) как алеохароидную (А), тахипороидную (Т) и стафилиноидную (S), образуют ряд постепенного усложнения организации, параллельной со стадиями последовательной дифференцировки эмбриона *Philonthus* (IV и V столбцы). Личинки алеохароидного типа соответствуют по рассмотренным признакам более ранним этапам развития *Philonthus*, тахипороидные — промежуточным, а стафилиноидные — наиболее поздним. Литературные данные о морфологии личинок стафилинид [Kasule, 1966, 1968, 1970; Steel, 1966, 1970; Welch, 1965; Потоцкая, 1967] позволяют выделить еще омалиоидную (О) и стеноидную (St) группировки.

На рис. 4 прослеженное ранее развитие признаков в эмбриогенезе *Philonthus* (столбцы IV и V) сопоставляется с основными личиночными типами, которые соответствуют каждому состоянию признаков (в дальнейшем эти типы для краткости помечены буквами).

Головная капсула вначале поперечная, не замкнутая на нижней стороне (вентральное соединение правой и левой частей головы вначале отсутствует — рис. 4, 11, затем осуществляется только за счет прементума — рис. 4, 12 и лишь позднее — ментума и субментума), затем округлая (рис. 4, 4), соответствующая уровню А, О, Т (рис. 4, 1—3), с коротким гуларным расстоянием (от глубоко выемчатого заднего края до основания субментума), причем у личинок этих типов часто имеется различной длины и формы гуларная пластинка (рис. 4, 8, 9). Наконец, голова становится удлинненно-овальной с прямым задним краем (рис. 4, 5) и замыкается на большом протяжении длинным общим гуларным швом без гуларной пластинки (как у S — рис. 4, 14, 15).

Шейный перехват вначале отсутствует (рис. 4, 4, 12), как у А, О, Т, S (рис. 3, 27; 4, 8—10), появляется лишь на поздних стадиях перед выходом личинки (рис. 4, 13), что соответствует уровню S (рис. 4, 14, 15).

Верхняя губа вначале отчлененная (рис. 4, 4), как у А, О, Т, (рис. 4, 1—3), затем сливается с фронтотемпальной областью образуя назале (рис. 4, 5), характерное для St, S (рис. 3, 27; 4, 6, 7).

Глазки появляются все одновременно на довольно поздней стадии. Поэтому меньшее число глазков у личинки не может считаться эмбриональным признаком. Прimitивное в эволюционном плане состояние разбросанных глазков без глазкового поля (рис. 4, 3, 34) не имеет аналогов в эмбриогенезе *Philonthus*, однако их компактное расположение в пределах четкого глазкового поля (рис. 4, 37, 38) более сходно с единственным сложным глазом имаго. Наличие лишь одного глазка у личинок вторично дезэмбрионизованных групп (см. далее) позволяет предположительно говорить о его образовании из еще недифференцированного общего зачатка глазков, имевшихся у предковой группы. Характерно, что личинки, имеющие на личиночной стадии один глазок (часть А, рис. 4, 32) и даже вообще лишенные глазков (часть А, рис. 4, 33), по образу жизни не отличаются от личинок, имеющих несколько разбросанных (Т: рис. 4, 34) или компактно расположенных глазков (S: рис. 4, 37, 38). В каждой группе имеются и скрытоживущие личинки и формы, посещающие дневную поверхность, так что корреляция между числом и степенью развития глазков и их биологической необходимостью как зрительных органов у личинок стафилинид не наблюдается.

Антенны, как мы видели, разделяются весьма рано, причем сразу на три членика (рис. 4, 19, 20), как у А, О и большинства Т (рис. 4, 16, 17), и сохраняются в таком виде долгое время. Разделение их второго членика с образованием четырехчлениковых антенн (как у St и S, рис. 4, 23, 24) происходит относительно поздно у уже сформированного стафилиноморфного эмбриона (рис. 4, 21, 22). Поэтому четырехчленистость антенн *Tachinus* (рис. 4, 18), который по этому признаку отличается от остальных *Tachyropinae*, имеющих трехчлениковые антенны, видимо, объясняется гетерохронией в развитии этого признака.

В строении мандибул аналогии между эмбриональным и филогенетическим развитием наименее строги. Это понятно, поскольку из всех ротовых частей мандибулы претерпели в ходе эволюции наиболее сильные структурные модификации, далеко предшествовавшие возникновению даже современных отрядов насекомых, а тем более подсемейств стафилинид. У эмбриона *Philonthus* мандибула превращается из лопастевидной со следами расчленения, с широким основанием и округленной вершиной (рис. 4, 28), сходной с частью А, О, отчасти Т, в удлинненную и заостренную на вершине (рис. 4, 29), однако лишенную предвершинного зубца, который имеется у большинства алеохарин и тахипорин (рис. 4, 26, 27), и, наконец, в серповидную с узким основанием и крайне острой вершиной, как у S, St.

Максилла на самых ранних этапах трехлопастная (рис. 4, 11), хотя и менее явственно, чем у других жуков (жужелиц, мертвоедов — см. далее), несет бугорковидные лацинию и галею и удлинненный щупик. Затем, как уже говорилось, рост лацинии тормозится, и она становится неразличимой на разрастающемся стипесе, а галеа выглядит как терминальный постепенно удлиняющийся выступ (рис. 3, 7), аналогия с А, О, Т, St (см. рис. 3, 27, 39—41). На поздних стадиях вся максилла удлиняется и суживается, ее дистальная часть (на месте ранней эмбриональной галеи) также вытягивается, становится палочковидной (рис. 4, 43) и, наконец, отчленяется от стипеса, давая галею личинки, характерную для S (рис. 4, 44, 45). Челюстной щупик из лопастевидного

становится сразу трехчлениковыми, как у А, О, Т и части S, и лишь незадолго до выхода личинки в процессе склеротизации придатков головы его последний членик разделяется на два, что характерно для S.

Нижняя губа, которая закладывается разделенной (рис. 4, 11), сливается вначале в области прементума (рис. 4, 12), а затем ментума и субментума³. Позднее правая и левая половины головной капсулы, обрастая ротовые части сзади, смыкаются вначале в одной точке, как у части А, затем на небольшом протяжении (подобно другим А, а также О, Т; см. рис. 4, 9, 10). На более поздних стадиях при удлинении головы удлиняется общий гуларный шов, а задний край гуламентума вытягивается назад, сдвигаясь каудальнее оснований максилл, как у S (рис. 4, 44, 45). В этот период происходит формирование личиночных покровов головы, которые на нижней стороне ее собраны в складки. В это время границы субментума в передней части слабо заметны (рис. 4, 13), подобно части S (*Paederinae*). Наконец, в процессе окончательного удлинения головы при вылуплении личинки складки покровов распрямляются и швы, ограничивающие переднюю часть субментума и расположенные медиальнее оснований максилл, становятся явственными (часть *Staphylininae*). При этом ранее округленный (рис. 4, 13) задний край гуламентума (как у части S, см. рис. 4, 14) вытягивается в острие между задними тенториальными ямками, продолжаясь гуларным швом, как у высших *Quediini* и *Staphylinini* (рис. 4, 15).

Среднегрудное дыхальце, на ранних стадиях принадлежащее среднегрудному сегменту, хотя и расположенное у самого его переднего края, позднее перемещается к переднегрудю, занимая вначале среднее положение между этими сегментами подобно А, О, Т, (рис. 4, 46—48) и затем под задними углами переднеспинки (рис. 4, 50), как у S (рис. 4, 51, 52). Характерно, что у имаго всех стафилинид эти дыхальца уже глубоко втянуты под переднеспинку, создавая полное впечатление переднегрудных.

Коксы на ранних стадиях короткие кольцеобразные, как у части А (*Oxytelus*, рис. 4, 46), затем удлиняются (рис. 4, 49), как у некоторых А (*Astilbus*, рис. 4, 47), становятся удлиненными коническими (рис. 4, 50) подобно Т (рис. 4, 48) и, наконец, очень длинными, почти цилиндрическими, как у S (рис. 4, 51).

Плевриты на брюшке вначале не выражены, дыхальца включены в общее тергоплевральное полукольцо (рис. 4, 53, 54, 60, 61, 63). Процесс дифференцировки плевральных элементов брюшка у эмбриона не прослеживается до самых поздних стадий (рис. 4, 64) из-за отсутствия склеротизации, однако у личинок разных групп (Т, S) наблюдается разная степень их развития. Во всех этих группах дыхальца лежат на мембране ниже боковых краев тергитов (рис. 4, 62, 65, 66).

Урогофмы вначале лопастевидные, затем удлиняются и суживаются (рис. 4, 70), но остаются нерасчлененными, как у А и части О (рис. 4, 67, 68), затем разделяются на два членика (рис. 4, 71) подобно некоторым О, а также Т, St, S (рис. 4, 69, 72, 73).

Анальная подпорка вначале парная, превращается в короткую суженную книзу мягкую спадающую трубку (рис. 4, 70), как у А и О (рис. 4, 67, 68). Постепенно она удлиняется и утоньшается (рис. 4, 71), как это свойственно Т (рис. 4, 69), и, наконец, становится плотной, круглой в сечении и узкой (ср. рис. 4, 72).

Нетрудно заметить, что порядок чередования личиночных типов, соответствующих стадиям эмбрионального усложнения, один и тот же для всех признаков: алеохароидный (А) — омалиоидный (О) — тахипороидный (Т) — стеноидный (St) — стафилиноидный (S). Этот ряд использован как горизонтальная развертка на

³В состав последнего, как уже говорилось, видимо, входит и часть эмбриональной гулы.

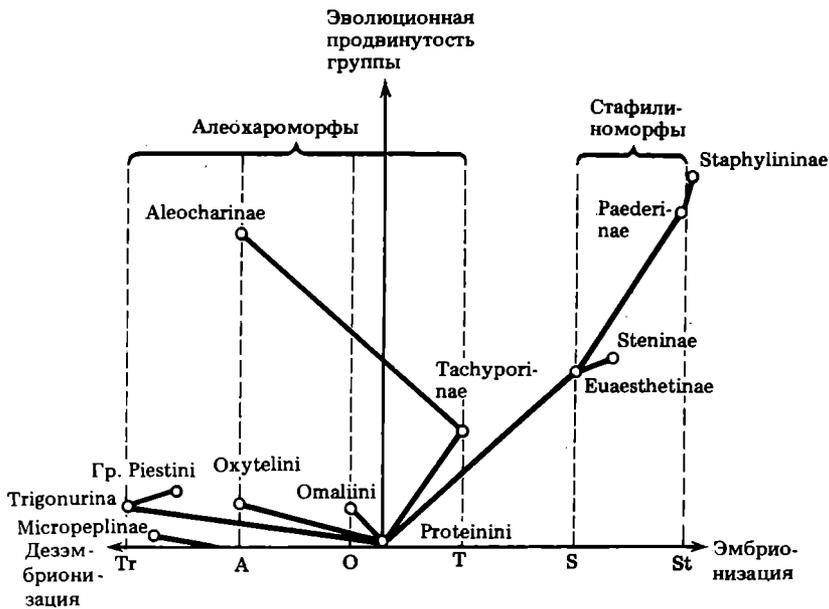


Рис. 5. Схема филогенеза стафилинид, построенная по морфологии личинок с учетом процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации развития (по: [Тихомирова, 1974a])

рис. 5, на котором отражено предполагаемое соотношение между процессами эмбрионизации и дезэмбрионизации и эволюционной продвинутостью разных групп на схеме, отложенной по вертикали.

Опыт эволюционных построений показывает, что в крупных разветвленных группировках, подобных семейству стафилинид, предковая группа редко бывает крайней по всем признакам, а сочетает довольно пестрый набор признаков и тенденций, реализующихся и определяющихся в производных группах. Этому требованию удовлетворяют личинки омалиоидного и тахипороидного типов и особенно промежуточные между ними личинки Proteinini подсемейства Oxytelinae (относящихся скорее к омалиоидному типу). Эта группа сочетает признаки, появляющиеся в онтогенезе *Philonthus* сравнительно поздно (удлиненную палочковидную, хотя и не отчлененную галею максилл и двучлениковые урогомфы), с наличием простеки (очень примитивный признак, отсутствующий у всех высших групп стафилинид и в эмбриогенезе *Philonthus*) и незамкнутой снизу головной капсулой. Можно предположить, что в период становления этой примитивной группы еще не вполне сложилась специфическая для семейства система корреляций в развитии разных признаков, которую мы наблюдаем в эмбриогенезе высшей группы (*Staphylinini*). Подобное же смешение признаков, хотя и менее резкое, наблюдается в трибе *Omaliini* того же подсемейства, однако здесь преобладание ранних эмбриональных признаков более определенное. Видимо, в данном случае можно говорить об известной специализации этих процессов в направлении более раннего выхода личинки, т.е. некоторой дезэмбрионизации развития по сравнению с предполагаемой предковой формой. Еще более определена эта тенденция в трибе *Oxytelini*, характеризующейся стабильным набором весьма ранних эмбриональных признаков. Однако единственный глазок и своеобразные длинные, как бы трехвершинные (благодаря наличию двух тесно приближенных к округлой вершине тупых зубцов) мандибулы не имеют аналогов в эмбриогенезе высших групп. Этот личиночный тип мог возникнуть в результате дезэмбрионизации омалиоидного типа личинок пред-

ков, специфические эмбриональные черты которого в эмбриогенезе высших групп не сохранились.

Напротив, личинки тахипорин (тахипороидный тип) имеют определенный набор более поздних эмбриональных признаков и могут быть выведены из омалионидных личинок, если допустить некоторую эмбрионизацию в их развитии. С ними довольно сходны личинки алеохарин, которые, однако, обладают рядом более ранних эмбриональных признаков (гуларная пластинка, короткие широко расставленные коксы, общие тергоплевральные склериты с включенными в них дыхальцами, одночлениковые или отсутствующие урогомфы). По этим признакам и наличию у ряда форм одного глазка они сходны с личинками *Oxutelini*, образуя общий алеохароидный личиночный тип. Однако у алеохарин он возник, по-видимому, в результате дезэмбрионизации не омалионидного, а тахипороидного типа.

Таким образом, в пределах алеохароморфной ветви процесс изменения объема эмбрионального морфогенеза, обуславливающий появление в разной степени дифференцированных личинок, не однонаправлен, процессы эмбрионизации и дезэмбрионизации могут сменять друг друга (например, в эволюции личинок алеохарин). Однако в целом для алеохароморфной группы более характерна тенденция к дезэмбрионизации, к выходу из яйца менее дифференцированных личинок.

Напротив, магистральный путь развития стафилиноморф сопровождается прогрессирующей тенденцией к эмбрионизации развития, к выходу сформированных личинок с сильнее дифференцированными придатками, более близки к имаго (не только стафилинид, но и жуков вообще — см. далее) и в особенности к личинкам *Adephaga*. Так, личинки *Steninae* и *Euaesthetinae* (стеноидный тип) уже имеют зубчатое назале и четырехчлениковые (у *Steninae*) антенны, гуламентум у них выступает назад каудальнее оснований максилл, однако гуларного шва и шейного перехвата еще нет (зачатки того и другого имеются у *Euaesthetinae*) и галеа максилл еще не отчленена.

Наибольшая в семействе степень эмбрионизации развития наблюдается у стафилиноидных личинок *Paederinae* и *Staphylininae*. При этом личинки *Paederinae* несколько менее эмбрионизованы, чем *Staphylininae*, — имеют всегда двухчлениковые губные и трехчлениковые челюстные щупики, тогда как у некоторых *Staphylininae* губные щупики трех-, а челюстные четырехчлениковые. Склерит гуламентума у педерин в передней части не ограничен по бокам швами от боковых частей головной капсулы, а сзади округленный, не оттянут в острие между задними тенториальными ямками, анальная подпорка в этой группе более короткая. Однако все эти отличительные признаки формируются у стафилинин очень поздно, перед самым выходом личинки, так что для их образования достаточно очень незначительной дезэмбрионизации развития. Единичные изменения такого масштаба могут происходить внутри отдельных подсемейств или даже родов. Например, внутри подсемейства *Staphylininae*, как уже говорилось, и даже рода *Staphylinus* встречаются трех- и четырехчлениковые челюстные и двух- и трехчлениковые губные щупики. Интересно, что четырехчлениковые челюстные и трехчлениковые губные щупики имеют личинки трибы *Xantholiniini*, по другим признакам (округленный задний край гуламентума, более широкие мандибулы, короткая анальная подпорка) менее эмбрионизованные, чем, например, личинки *Quediini* и части *Staphylinini*, у которых челюстные щупики трех-, а губные двухчлениковые. Возможно, здесь имеет место частичная гетерохрония — ускорение развития этого признака в ходе специализации группы к облигатному обитанию в скважинах субстрата, что характерно и для имаго в этой группе [Тихомирова, 1966, 1967; Матвеев,

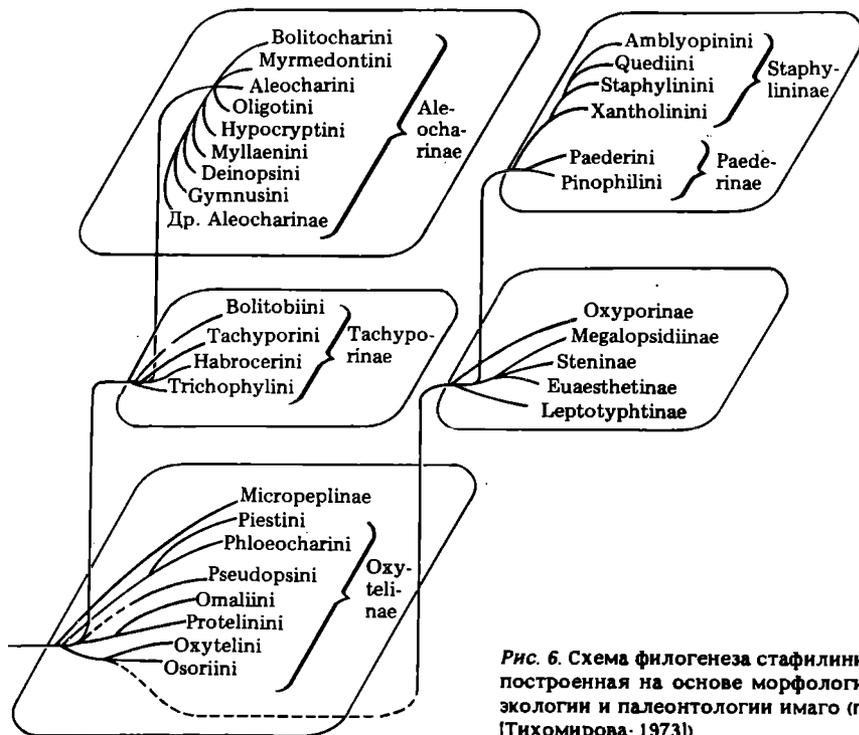


Рис. 6. Схема филогенеза стафилинид, построенная на основе морфологии, экологии и палеонтологии имаго (по: [Тихомирова, 1973])

Тихомирова, 1975]. Такой образ жизни должен приводить к усилению тактильных и химических механизмов ориентации (например, за счет зрительных — глазки у личинок Xantholinini редуцируются до одного или даже вообще отсутствуют), что, в свою очередь, должно вызывать ускоренную дифференцировку соответствующих органов.

В целом филогенетическая схема (рис. 5), построенная по личиночным признакам стафилинид с учетом роли процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации и возможных изменений их направленности (особенно в более примитивных группах), совпадают со схемой, построенной ранее [Тихомирова, 1973], где личиночные признаки учитывались в меньшей степени, чем морфология, экология и палеонтология имаго (рис. 6).

Интересно, что ряд признаков личинок, отличающих алеохаро- и стафилиноморфную группировки и отдельные подсемейства, коррелирован с аналогичными различиями имаго тех же групп, используемых для их диагностики. Такими являются форма головной капсулы, расположение оснований и отчасти форма мандибул, характер прикрепления максилл. Различия в расположении и форме жевательных лопастей максиллы имаго алеохаро- и стафилиноморф также легко объяснимы при сравнении их с личиночными. Лациния стафилиноморф, развитие которой у личинок подавлено по сравнению со сформированной и функционирующей галеей, занимает у имаго на стипесе боковое положение и не вытягивается в длину. Напротив, у алеохароморф обе жевательные лопасти образуются из общего недифференцированного у личинки зачатка стипеса и жевательных лопастей и достигают у имаго одинаковых размеров и сходной формы. К числу таких признаков относятся размеры и даже форма тазиков (кроме задних), местоположение характерных изгибов оси тела при движении, некоторые детали поведения. Можно предполагать, что эта корреляция не случайна и объясняется частичной передачей имаго личиночных признаков

путем уменьшения объема морфогенетических перестроек в предкулке и кулке. Такой механизм сближения личинок и имаго, которое экологически вполне оправдано сходным образом жизни [Гиляров, 1957], является наиболее простым и морфогенетически выгодным и объясняет глубину их сходства легче, чем просто конвергенция.

Итак, сравнительный анализ личиночных, имагинальных и эмбриональных признаков крупных групп (подсемейств и групп подсемейств) стафилинид позволяет предполагать, что их формирование в большей мере определяется тенденцией к сдвиганию границ отдельных стадий развития относительно процесса морфогенеза, что позволяет обнаруживать диагностические признаки личинок многих групп в эмбриогенезе других. Так, высшим (и некоторым специализированным) алеохароморфам свойственна тенденция к некоторой дезэмбрионизации развития, выходу из яйца на стадии, более ранней, чем личиночная стадия предковых форм, которая в этих группах начинает проходить в предкулке (см. далее). Напротив, для стафилиноморф характерна резко выраженная тенденция к эмбрионизации развития, когда стадия, соответствующая личинке предковых групп, поглощается яйцом, а к свободному образу жизни переходит стадия, более близкая к имаго (жуков вообще, а не только данной группы стафилинид) и к личинке Aderphage. Эта тенденция, по-видимому, связана с активизацией хищничества в группе стафилиноморф, тогда как наиболее дезэмбрионизованные из рассмотренных личинок алеохароморф (Oxytelini) произошли как сапро- или даже фитофаги от предположительно хищных или многоядных предков.

Характерно, что многие описанные признаки (и даже их комплексы) личинок более эмбрионизованных групп независимо проявляются в ряде семейств жуков (как Aderphaga, так и Polyphaga), ведущих хищный образ жизни [Гиляров, 1964; Стриганова, 1966], тогда как некоторые растительноядные личинки и, особенно сапрофаги, напротив, во многом напоминают дезэмбрионизованных личинок алеохароморф.

Это позволяет предполагать, что описанный способ эволюции признаков личинок в процессе эмбрионизации и дезэмбрионизации развития проявляется не только внутри семейства стафилинид, а имеет более широкое распространение в отряде жуков, определяя многие черты их личиночной морфологии и в том числе диагностические признаки семейств [Тихомирова, 1974 а, б], рассматриваемые в следующем разделе.

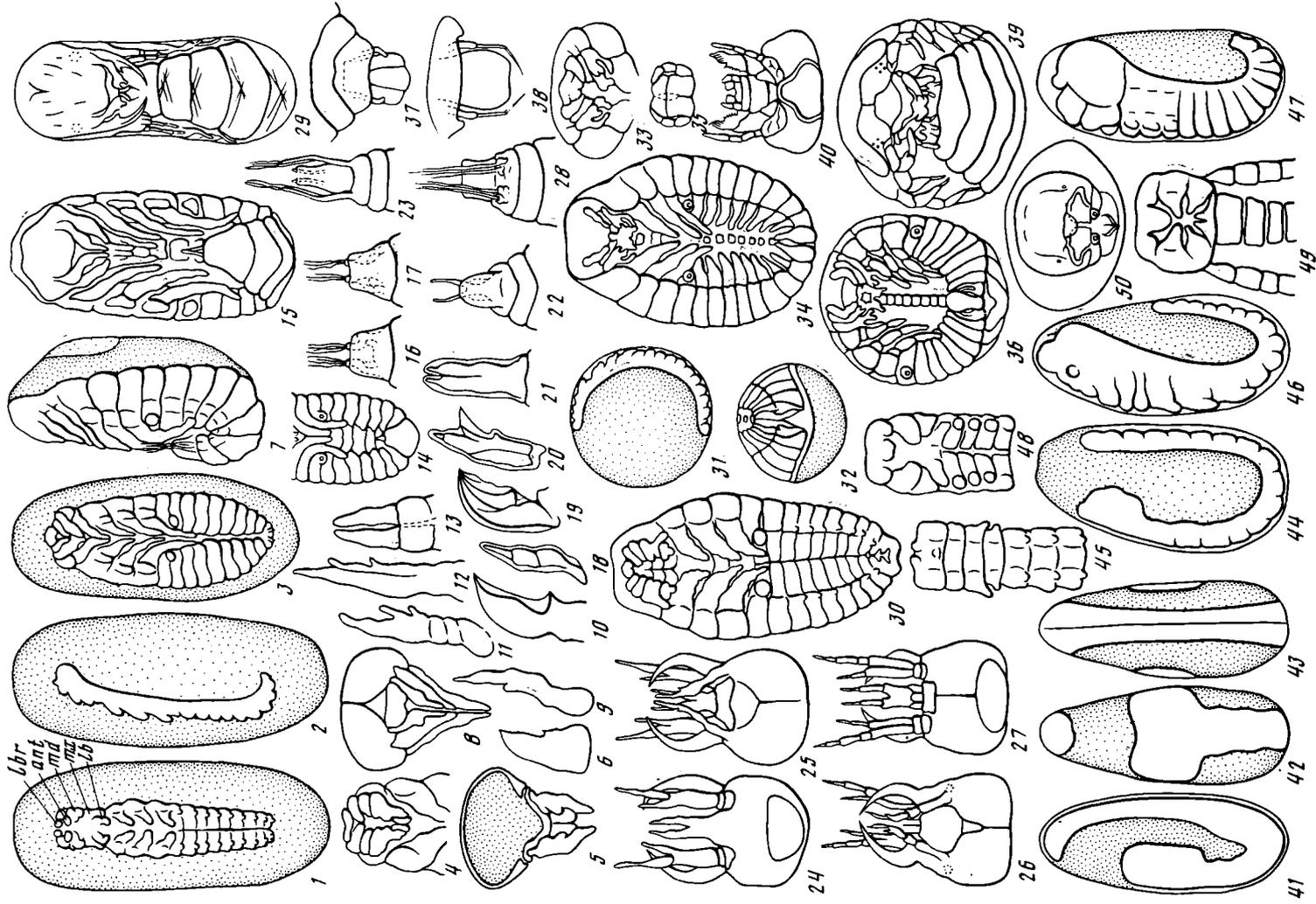
РЕКАПИТУЛЯЦИЯ ПРИЗНАКОВ РАНГА СЕМЕЙСТВА

Изучен поздний эмбриогенез трех семейств жуков, резко различных по уровню морфологической дифференцировки личинок: жужелиц, мертвоедов и долгоносиков. Он разделен на стадии (являющиеся, как и во всех остальных случаях, лишь условными этапами в действительности непрерывного процесса), начиная с момента, когда завершена сегментация зародышевой полоски и становятся явственными зачатки ротовых частей и конечностей.

Поздний эмбриогенез *Pterostichus cupreus* L. (Carabidae)

Жужелицы — представители подотряда Aderphaga — имеют наиболее дифференцированные личинки в отряде жуков (с четырехчлениковыми антеннами и челюстными щупиками, двухчлениковой галеей максилл и шестичлениковыми конечностями с самостоятельными голенью и лапкой), по строению более близкие к имаго (жуков вообще, а не только жужелиц).

I стадия. Зародышевая полоска полностью погружена в желток, занимая лишь



небольшую часть объема яйца (рис. 7, 1, 2), ее передний и задний концы загнуты на дорзальную сторону. Головной конец эмбриона вытянутый, верхняя губа в виде двух округлых образований лежит на стороне, обращенной к оральному полюсу яйца, антенны и ротовые части короткие, бугорковидные, парные зачатки нижней губы явственно отделены друг от друга. Грудные ноги в виде коротких лопастей. Брюшные сегменты состоят каждый из двух пластинок, смыкающихся по средней линии, несут зачатки брюшных конечностей в виде маленьких бугорков, особенно хорошо заметных на первом сегменте.

II стадия. Эмбрион укорачивается и расширяется, постепенно приобретая листовидную форму (рис. 7, 3), головной и хвостовой изгибы распрямляются, а затем каудальная часть начинает подворачиваться на вентральную сторону. Происходит концентрация головных сегментов и обособление головы, которая приобретает вначале округлую (рис. 7, 4), а затем широкотреугольную форму (рис. 7, 5). Продольное разделение верхней губы становится все менее явственным, антенны, ротовые части и ноги удлиняются, начинают дифференцироваться на членики и, соприкасаясь друг с другом по средней линии тела, вытягиваются вдоль нее. Мандибулы широкотреугольные (рис. 7, 6). Максиллы явственно трехраздельные — заметны вначале бугорковидные, затем лопастевидные зачатки двух жевательных лопастей и каудально направленный зачаток щупика (рис. 7, 4, 5), нижнегубные зачатки сближаются (рис. 7, 4), а затем срastaются. Продольное срединное разделение брюшных сегментов очень явственное (рис. 7, 3), брюшные ноги уже исчезают на всех сегментах, кроме первого, где они превращены в плейроподии, сохраняющиеся в течение всего эмбрионального развития.

III стадия. По мере дальнейшего роста эмбриона пространство между ним и вентральной стороной яйца освобождается от желтка и эмбрион располагается непосредственно на ней, тогда как весь оставшийся желток сосредоточен в дорзальной части яйца. После того как эмбрион выстилает всю вентральную сторону яйца, он начинает постепенно обрастать желток с боков (рис. 7, 7). Голова эмбриона в начале стадии соответствует рис. 7, 8, затем приобретает поперечно-овальные очертания. Фронтотрипеалабум разделяется поперечной бороздкой, отчленяющей верхнюю губу, которая выглядит плоской цельной пластинкой, лишь вначале с выемкой на вершине (рис. 7, 8). Антенны, в которых уже различается не менее трех члеников (рис. 7, 9), и ротовые части сильно удлиняются. Мандибулы изогнутые (хотя еще не серповидные) и заостренные на вершине (рис. 7, 10), максиллы длинные с выраженными лацинией, галеей и щупиком (рис. 7, 11), в ходе дальнейшего развития зачаток лацинии относительно уменьшается (рис. 7, 12). Нижняя губа соответствует рис. 7, 13. Продольное разделение брюшных сегментов постепенно исчезает, зона их сращения вначале истончается, а затем в ней постепенно дифференцируются стернальные участки (рис. 7, 14). К концу этой стадии (рис. 7, 15) они округленно-четырехугольные, подстилают снизу узлы брюшной

Рис. 7. Эмбриональное развитие жуков *Pterostichus cupreus* L., Carabidae (1—29), *Silpha carinata* Hbst., Silphidae (30—40) и *Sitophilus granarius* L., Curculionidae (41—50) (по: Тихомирова, 1974б)

1—3, 7, 15, 29—32, 34, 36, 39, 41—44, 46, 47 — общий вид эмбриона на стадии наиболее длинной зародышевой полоски (41—43); на стадии I (1, 2, 30, 31, 34); на стадии II (3): в начале (32, 46), в конце (47); на стадии III (7): в начале (36), в конце (15, 39); на стадии V (29); 4, 5, 8, 24—27, 33 — голова эмбриона в начале стадии I (4, 5), в начале стадии II (33), в начале стадии III (8), в середине (24, 25) и в конце стадии V (26, 27); 6, 10, 19 — мандибула на стадии II (6), в начале стадии III (10) и в начале V (19); 9, 18 — антенна в начале стадии III (9) и V (18); 11, 12, 20 — максилла в начале (11) и в конце стадии III (12) и в начале стадии V (20); 13, 21 — нижняя губа на стадии III (13) и в начале стадии V (21); 14 — брюшко в начале стадии III; 16, 17, 22, 23, 28, 37, 38 — вершина брюшка в начале (37) и в конце стадии III (16, 17, 38), в начале (22), в середине (23) и в конце (28) стадии V; 35 — верхняя губа и антенны в начале стадии III; 40, 50 — голова личинки; 45, 48, 49 — голова и грудь на стадии I (45), в начале стадии II (48) и на стадии IIIа (49)

цепочки (хорошо заметны коннективы). По бокам от стернитов расположена прозрачная зона, где сквозь тонкую оболочку с почти неразличимой сегментацией виден желток, а далее дорсолатерально лежат тергоплейральные полукольца. Стенки тела эмбриона в этот период очень тонкие. Брюшко, вершина которого уже довольно сильно подогнута на вентральную сторону (рис. 7,15), в начале этой стадии представляется девятичлениковым, поскольку десятый и вершина девятого сегмента втячены внутрь разросшегося основания девятого сегмента. К концу стадии урогомфы и анальная подпорка внутри него хорошо различимы (рис. 7,16,17).

IV стадия. В начале ее, когда обрастание желтка зародышем завершается, ткани эмбриона, по-видимому, очень богаты жидкостью, поскольку именно в этот период он сильнее всего спадается при фиксации, с трудом отделяется от эндохорiona, а антенны и конечности в препаратах окружены каемкой из спавшейся оболочки (рис. 7,18—21). В течение этой стадии все придатки сильно удлиняются и утоньшаются, приобретая форму, сходную с личиночной (рис. 7,24,25), голова становится округлой и основания максилл удаляются от ее заднего края (рис. 7,24). Появляются слабо пигментированные глазки, все одновременно (рис. 7,26), постепенно исчезают следы отделения верхней губы, на антеннах дифференцируется зачаток чувствующего придатка, мандибулы приобретают правильную серповидную форму. На максиллах полностью исчезают лацинии, а галеа становится удлиненной с более тонкой вершиной (рис. 7,27). В течение этой стадии выворачиваются урогомфы и анальная подпорка (рис. 7,22, 23). Щетинки на урогомфах очень тонки, прозрачны и едва заметны.

V стадия. По мере дальнейшего роста тела в длину подогнутый вентрально хвостовой конец постепенно заходит под голову. Это вызывает вторичное укорочение урогомф, но они уже не втягиваются внутрь девятого сегмента, а, начиная с основания, постепенно собираются в складки и сильно петлеобразно изгибаются, так что к моменту выхода личинки выглядят как два бугорчатых выступа, несущих хеты на вершинах бугорков (рис. 7,28). Ротовые части и конечности приобретают личиночное расчленение, причем тибготарзальное сочленение (между четвертым и пятым члениками ноги) становится отчетливо заметным лишь после склеротизации лапки (перед самым выходом личинки), а отчленение трохантера не вполне явственно и у только что вышедшей их яйца личинки. Начинается склеротизация мандибул, концов ног и антенн, глазки пигментируются все сильнее. Головная капсула вытягивается в длину, но не склеротизируется (это происходит уже после выхода личинки, как и расправление урогомф, которые и у личинки сохраняют следы коленчатого изгиба). Эмбрион в конце развития выглядит, как на рис. 7,29.

Поздний эмбриогенез *Sulpha carinana* hbst. (Silphidae)

Мертвоеды — представители подотряда Polyphaga, одной из его довольно древних ветвей (Staphylinoidea). Морфология имаго и личинок сильфид характерна для генерализованных групп Polyphaga. Степень морфологической дифференцировки личинок меньше, чем у Adepaga, — антенны и челюстные щупики трехчлениковые, максиллы имеют две жевательные лопасти, причем галеа не расчленена, ноги пятичлениковые (с неразделенным тибготарзусом).

I стадия. Эмбрион очень сходен с эмбрионом *Pterostichus* на первой из выделенных в его позднем эмбриогенезе стадий по форме тела и придатков (ср. рис. 7,1 и 7,30). Верхняя губа также состоит из двух округлых бугорков, остальные ротовые части бугорковидные, в максиллах различимы зачаток щупика и очень небольшие выступы — зачатки лацинии и галеи, зачатки нижней губы широко

разделены. Заметны бугорковидные брюшные ноги. Однако весь эмбрион шире и много крупнее относительно размеров яйца и, главное, расположен не внутри желтка, а на вентральной стороне яйца, занимая чуть больше половины его окружности (рис. 7,31).

II стадия. Эмбрион утолщается и несколько укорачивается, а затем вновь удлинняется, так что к концу стадии выстилает примерно половину поверхности яйца. Верхняя губа в начале стадии раздвоена на вершине, а позднее выглядит как единственная пластинка с выемкой на переднем крае. На вершинах мандибул все более заметна вырезка, в максиллах явственно различимы зачатки двух жевательных лопастей и щупика, зачатки нижней губы смещаются ближе к продольной оси тела (рис. 7,33), а затем срastaются между собой (рис. 7,34). Ноги длинные, со следами личиночного расчленения, брюшные сегменты вначале еще сохраняют продольное срединное деление, но постепенно оно уменьшается параллельно с дифференциацией тергоплеврального сочленения и в конце стадии появляются брюшные стерниты в виде округлых образований, подстилающих нервные узлы (рис. 7,34). Зачатки брюшных ног полностью исчезают. Хвостовой конец тела вначале загнут на спинную сторону, затем распрямляется. Участки десятого брюшного сегмента, образующие позднее анальную подпорку, вытянуты вперед, налегая на стерниты. В конце стадии они сливаются друг с другом, еще сильнее выдвигаясь на вентральную сторону, а на прилегающих к ним краях девятого сегмента дифференцируются урогомфы в виде небольших бугорков (рис. 7,32).

III стадия. В начале ее эмбрион занимает примерно 3/4 поверхности яйца. Дифференцируется личиночная верхняя губа, которая включает переднюю часть двух сросшихся зачатков верхней губы раннего эмбриона (рис. 7,35). Зубцы мандибул заостряются (рис. 7,36), деление жевательных лопастей максилл становится более резким и глубоким. В основании лабиума, которое ранее выглядело светлым пятном между вершинами мандибул, образуется плотный трапециевидный склерит с двумя зубчиками на переднем крае (рис. 7,36). Этот склерит (по положению соответствующий зачатку гипофаринкса у эмбрионов других отрядов насекомых) представляет собой эмбриональное приспособление, которое, по-видимому, служит для прорыва яйцевых оболочек и сбрасывается вместе с ними. По мере развития эмбриона связь этого склерита с лабиумом постепенно ослабевает, и перед выходом личинки он легко снимается вместе с тонким эндохорионом. У личинок этот склерит отсутствует. К концу этой стадии полутергиты окончательно смыкаются на дорзальной стороне, пигментируются глазки (все четыре одновременно), на антеннах дифференцируется чувствующий придаток, ранее выглядевший как утолщение на внутреннем крае второго членика, несколько укорачивается и расширяется верхняя губа, появляется опушение на максиллах и по всему телу, происходит (начиная с мандибул и пластинки в основании нижней губы) постепенная склеротизация покровов. Конечности в начале стадии приобретают личиночное расчленение, а в конце ее и личиночную форму. Брюшные сегменты состоят из небольших стернитов, плевритов, отделенных от стернитов широкой мембраной с неявственным расчленением, и все расширяющихся полутергитов, постепенно смыкающихся на спинной стороне эмбриона. В начале стадии три-четыре последних сегмента подогнуты на вентральную сторону. Анальная подпорка в этот период расширена к вершине, удлинненно-яйцевидная, урогомфы довольно длинные, нерасчлененные и прилегают к ее внутреннему краю (рис. 7,36). Далее основания урогомф и анальной подпорки частично втягиваются внутрь девятого сегмента (рис. 7,37) и остаются в этом положении до конца эмбриогенеза и у личинки, отчего кажутся короче, чем в действительности. В течение этой стадии происходит расчленение урогомф с последующим относительным удлинением второго членика (рис. 7,38). Рост эмбриона вы-

зывает его дальнейшее сворачивание и подгибание хвостового конца под голову, так что перед выходом он выглядит как на рис. 7,39. Характерно, что (в отличие от жужелиц) головная капсула эмбриона до самого его выхода остается резко поперечной, максиллы прикрепляются непосредственно у ее заднего края (рис. 7,40).

Поздний эмбриогенез *Sitophilus granarius* L. (Curculionidae)

Долгоносики — представители высших Coleoptera Polyphaga, их личинки — одни из наиболее просто организованных в пределах отряда жуков, имеют антенны в виде базальной мембраны с чувствующим выростом, их максиллы с короткой лопастевидной mala и двухчлениковым щупиком и широкотреугольная нижняя губа без жевательных лопастей с также двухчлениковым щупиком прилегают непосредственно к груди на большом протяжении, ноги и урогомфы отсутствуют. Такое строение личинок долгоносиков обычно объясняют их вторичным упрощением в связи с малоподвижным образом жизни.

Когда зародышевая полоска *Sitophilus* наиболее длинная, эмбрион занимает почти весь периметр яйца (рис. 7,41—43) и его объем весьма значителен по отношению к объему яйца: много больше, чем у *Pterostichus* и *Silpha* на первой из описанных стадий, морфогенетических более поздней, чем изображенная на рис. 7,41—43 длинная зародышевая полоска долгоносика. Сегментация и даже продольное разделение зародыша долгоносика в этот момент еще слабо заметны, относительно очень велики цефалические доли, зачатки конечностей и ротовых частей неразличимы, так что поздний эмбриогенез, описание которого составляет нашу основную задачу, начинается только с последующей стадии.

I стадия. Эмбрион смещается по часовой стрелке, так что и головной и хвостовой концы направлены к оральному полюсу яйца и лежат примерно на одном уровне (рис. 7,44). Весь эмбрион постепенно расширяется (а цефалические доли, наоборот, уменьшаются), головной конец отчетливо разделяется на сегменты, верхняя губа парная (рис. 7,45), на максиллах заметен бугорковидный зачаток щупика, зачатки нижней губы лежат по бокам тела лишь чуть медиальнее зачатков максилл (см. рис. 7,45). Ноги на этой стадии выглядят как приплюснутые, отклоненные назад бугорки (см. рис. 7,45). На соответствующих им местах брюшных сегментов также видны еще слабее выраженные бугорки, видимо, гомологичные брюшным ногам.

II стадия. Продолжая двигаться по часовой стрелке, эмбрион занимает в яйце положение, когда зачаток верхней губы в виде уже непарного, сильно торчащего вперед бугорка направлен прямо к оральному полюсу яйца (рис. 7,46). Хвостовой конец постепенно укорачивается (рис. 7,47) и к моменту, когда желток уже почти полностью заключен внутри эмбриона и виден лишь в виде небольшого пузыря на его спинной поверхности, эмбрион занимает в яйце горизонтальное положение. В начале этой стадии начинает постепенно дифференцироваться головная тагма (рис. 7,48). Бугорковидные зачатки антенн и верхней губы относительно уменьшаются за счет прекращения роста и уплощаются, мандибулы, напротив, сильно увеличиваются и выдаются вперед. Максиллы и зачатки нижней губы лопастевидные, последние еще разделены. Ноги в начале стадии имеют вид направленных назад коротких лопастей, позднее выглядят как приплюснутые круглые бугорки (рис. 7,47,48), почти не выдающиеся над брюшной поверхностью тела, и, наконец, как небольшие округлые уплотнения по краям будущих стернитов. Продольное срединное разделение грудных и брюшных сегментов, вначале очень явственное, становится затем слабо заметным, появляется стерноплевральное разделение.

Па стадия. Эмбрион полностью обрастает желтком, голова его очень явственно отделена от остального тела (рис. 7,49), на конечном этапе развития несколько подгибается вентрально. Придатки концентрируются вокруг рта, верхняя губа суживается и вытягивается вперед, частично прикрывая мандибулы. Антенны, развитие которых заторможено на более ранних стадиях, здесь выглядят как слабо выраженные лопасти по бокам от основания верхней губы. Мандибулы постепенно приобретают личиночную форму и начинают склеротизоваться. В максиллах к концу стадии различим бугорковидный щупик, расчленение которого становится явственным лишь при выходе имаго. Зачатки нижней губы сливаются между собой. Ноги практически не видны, продольное срединное разделение сегментов исчезает. В начале стадии хорошо видны резко очерченные стерниты, лежащая латеральнее их внешне несегментированная область и тергоплевральные полуколыца (рис. 7,49), к концу ее тело приобретает личиночное расчленение.

Как мы видим, выделенные стадии морфогенеза трех рассмотренных групп весьма сходны как по степени дифференцировки отдельных структур, так и по ее последовательности.

Первая из них характеризуется явственным каудальным изгибом, бугорковидными ротовыми частями, парной верхней и разделенными зачатками нижней губы и, главное, присутствием брюшных ног, отчего может быть названа полиподной.

На II стадии происходят выпрямление каудального изгиба, слияние парных зачатков верхней и позднее нижней губы, удлинение ротовых частей и грудных ног и редукция брюшных (у жуков⁶). Эта стадия может быть названа брухоидной, так как позволяет провести аналогию с только что вышедшей из яйца личинкой зерновок (*Bruchidae*) [Тихомирова, 1965]. Эти две стадии прослеживаются в эмбриогенезе всех рассмотренных групп жуков. У долгоносиков конец II стадии эмбриогенеза (стадия IIa) характеризуется вторичным упрощением — редукцией зачатков антенн и ног. Этот этап морфогенеза не имеет аналогов в развитии мертвоедов и жужелиц, а по состоянию остальных признаков примерно соответствует концу их II стадии.

Стадия III морфогенеза жужелиц и мертвоедов, которая может быть названа сильфоидной, характеризуется подгибанием головного и хвостового концов тела на вентральную сторону, удлинением и сегментацией антенн (которые становятся трехчлениковыми), ротовых частей (трехчлениковые челюстные и двухчлениковые губные щупики), наличием двух не отчлененных от стипеса жевательных лопастей максилл⁷, пятичлениковыми ногами, дифференциацией урогомф и анальной подпорки. На этой стадии заканчивается эмбриогенез и происходит вылупление личинки сильфид, а также (см. выше) алеохароморфных стафилинид, причем алеохароидные личинки соответствуют по уровню дифференцировки ранней сильфоидной стадии (и концу первой из трех стадий, выделенных в позднем эмбриогенезе стафилиноморфных стафилинид), а тахипороидные личинки (и вторая из трех стадий позднего эмбриогенеза стафилиноморфных стафилинид) — поздней сильфоидной стадии.

Стадия IV обнаружена у жужелиц и стафилиноморфных стафилинид (последняя из трех выделенных в их позднем эмбриогенезе стадий, на котором про-

⁶ Брюшные ноги гусениц и личинок пилильщиков сохраняются до значительно более поздних морфогенетических стадий с пяти- или даже шестичлениковыми грудными ногами, многочлениковыми антеннами и т.д., что по отношению к морфогенезу жуков должно считаться гетерохронией.

⁷ Иногда, как описано выше у алеохароморфных стафилинид, жевательные лопасти не отделены от стипеса и образуют с ним вместе более или менее широкую лопасть с терминальным выступом, по положению соответствующим галее более дифференцированных личинок.

исходит их вылупление, что позволяет назвать ее стафилиноидной). Характерные признаки этой стадии — удлинение головы с образованием гуларного шва и ее превращение в прогнатическую, четырехчлениковые антенны, слияние верхней губы со лбом (образование назале). Лациния максилл на этой стадии редуцируется, а галеа становится удленной, палочковидной.

Наконец, только у жужелиц выделена последняя пятая стадия, названная карабонидной. Из всех рассмотренных стадий она более всего сходна с имаго жуков по степени дифференцировки придатков — характеризуется сочетанием двухчлениковой галеи максилл и отчленением голени от лапки.

Таким образом, морфологические различия личинок разных семейств жуков, как и различия подсемейств и групп подсемейств личинок стафилинид (см. выше), могут объясняться выходом из яйца на разных морфогенетических стадиях. При этом карабонидный тип личинок мог возникнуть в ходе некоторой эмбрионизации развития, поскольку современные личинки наиболее примитивного подотряда жуков — Archostemata [Пономаренко, 1969] характеризуются сочетанием признаков карабонидной (шестичлениковые ноги, четырехчлениковые антенны, трехчлениковые губные щупики у части форм) и сильфоидной (прикрепление максилл и нижней губы непосредственно к груди без гуларного шва, максиллы с двумя жевательными лопастями, причем галеа одночлениковая, а щупик трехчлениковый, одночлениковые урогомфы) стадий. Сильфоидным набором признаков характеризуются и личинки Mухорhаgа, рассматриваемые Р.А. Кроусоном [Crowson, 1960] как наиболее близкие к типу личинок, исходному для жуков. Напротив, происхождение личинок специализированных Phytophаgа от более примитивных, но и более дифференцированных, чем они, форм может объясняться выходом из яйца на все более ранних стадиях морфогенеза, т.е. прогрессирующей дезэмбрионизацией развития. Короткий период вторичного (по сравнению с предшествующим эмбриональным развитием) упрощения в эмбриогенезе долгоносика (редукции антенн и ног) начинается незадолго до вылупления; эмбрион в этот период еще очень мало дифференцирован, соответствуя весьма ранним эмбриональным стадиям Pterostichus и Silpha. Поэтому в случае долгоносика можно говорить о небольшом вторичном упрощении, проходящем на фоне глубокой дезэмбрионизации.

О выходе из яйца на разном уровне эмбриональной дифференцировки говорит и разное количество желтка в яйце представителей рассмотренных групп на одних и тех же морфогенетических стадиях. Так, эмбрион долгоносика на полиподной стадии занимает почти весь периметр яйца (рис. 7,44), у мертвоеда — примерно половину его (рис. 7,31), а у жужелицы даже заключен внутри желтка, составляя по объему очень незначительную его часть (рис. 7,2). К концу брюхонидной стадии у долгоносика желток уже почти полностью заключен внутри зародыша, у сильфы обрастание желтка только начинается, а у жужелицы вообще незаметно. У жужелиц и стафилиноморфных коротконадкрылых в конце сильфоидной стадии внутри эмбриона еще заключено большое количество желтка, тогда как у мертвоеда в этот период он уже полностью расходуется. Увеличение относительного количества желтка в яйце Aдеphаgа (как и в пределах семейства стафилинид — см. выше) можно связать со специализацией к хищничеству, а обеднение яиц желтком у Phytophаgа — с переходом от полифагии к специализированной фитофагии, т.е. к питанию менее богатой пластическими веществами пищей. Детальнее этот вопрос будет рассмотрен в специальном разделе.

ПРОЯВЛЕНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЖУКОВ ПРИЗНАКОВ КРУПНЫХ ТАКСОНОВ

Приведенные выше эмбриологические данные сами по себе недостаточны для объяснения наблюдаемых аналогий в строении скрытых эмбриональных и свободных личиночных стадий. Они не дают ответа на вопрос, откуда возникают мофрогенетически более поздние (более близкие к имаго) состояния признаков, проявляющиеся у личинок в ходе эмбрионизации развития. Неясно также, где в онтогенезе резервируются стадии, утрачиваемые личинками при дезэмбрионизации, и резервируются ли они вообще (что, однако, весьма вероятно, учитывая описанную выше обратимость этих процессов). Естественным было предположить причастность к этим явлениям процессов, скрытых во втором (после яйца) покоящемся периоде онтогенеза голометаболизм — предкуколке и куколке (под "предкуколкой" здесь понимается заключительный период последнего личиночного возраста, когда личинка перестает двигаться и питаться и претерпевает период интенсивной морфогенетической перестройки, заканчивающейся куколочной линькой).

На существование в предкуколке и куколке скрытых стадий интенсивной дифференцировки указывал ряд авторов. Хинтон [Hinton, 1958] назвал их фаратной (pharate) куколкой (в предкуколке) и фаратным имаго (в куколке). Проявление аналогий в их строении с морфологией свободных стадий позволило бы объяснить явление эмбрионизации развития не только переходом менее дифференцированных стадий, соответствующих личинке предковой группы, в эмбрионизацию, но и тем, что дифференцированная стадия, переходящая к свободному образу жизни, могла быть у предковой группы в более или менее оформленном состоянии заключена в предкуколке. Этот подход объясняет все увеличивающееся сходство личинок таких групп с имаго по мере эмбрионизации развития тем, что все промежуточные между ними состояния в той или иной форме фиксированы в покоящихся стадиях и могут рекапитулироваться в свободном состоянии у личинок производных групп. В случаях дезэмбрионизованного развития он позволяет объяснить сохранение у имаго полной дифференцировки структур, упрощающихся у личинок в ходе дезэмбрионизации, и проводить сквозную гомологию личиночных и имагинальных органов, несмотря на их прогрессирующие различия.

Однако если в яйце такие скрытые стадии постепенной дифференцировки могут быть обнаружены прямым наблюдением, то в предкуколке и куколке они внешне не оформлены, а составить о них целостное представление, пользуясь методами гистологии, трудно. Чтобы описать морфологию таких промежуточных морфогенетических стадий, мы попытались "проявить" их, придать им внешне морфологическое выражение, т.е. вызвать линьку покоящейся стадии в тот момент, когда внешние признаки последующей видимой стадии еще не сформировались. Такое "проявление" достигнуто добавлением в организм предкуколок *Tenebrio molitor* и ряда других форм (см. далее) аналогов ювенильного гормона.

Согласно гипотезе В. Новака [1961; Novak, 1969a,b, 1975], повышение содержания ювенильного гормона (ЮГ) в гемолимфе развивающегося насекомого приостанавливает интенсивный морфогенез и вызывает переход к "равномерному росту" (по терминологии Новака, т.е. преимущественно росту без значительных морфогенетических перестроек), свойственному личинке. Факты появления различных "уродств" и "промежуточных форм" при имплантации активных прилежащих тел или введения ЮГ и его аналогов широко известны [Wigglesworth, 1954; Abdullah, 1972; Bhaskaran, 1972; Matolin, 1971; и др.]. Ряд таких форм описан и у *Tenebrio molitor* L., служившего объектом данной работы [Radtke, 1942; Rose et al., 1968; Critchley, Campion, 1971; Soha, Sehnaal, 1972; Reddy, Krishnakumaran, 1973]. Однако большинство таких форм действительно уродливы, сочетают у одной и той же особи признаки

нескольких последовательных морфогенетических стадий. Случаи же образования настоящих промежуточных форм обычно не интерпретируются с точки зрения их сходства с личинкой, куколкой или имаго, поскольку признаки таких стадий отсутствуют у изучаемого объекта в свободном состоянии. Поэтому морфология их не описывалась достаточно детально и не интерпретировалась в сравнительно-морфологическом и филогенетическом аспектах.

Чтобы выделить и описать такие формы, мы воздействовали на организм предкулонок и куколок *Tenebrio molitor* L. искусственными аналогами ювенильного гормона (АЮГ), в частности, этиловым эфиром 3, 11-диметил-11-хлордодецен-2-овой кислоты, 6,7-эпоксигераниолпараметиловым эфиром и Altozar 4E (ZR-512), методом топикального нанесения на покровы насекомых в разных дозах.

Оценка ювенилизирующего эффекта отдельных аналогов и их концентраций не входит в задачи данной работы, в которой рассматривается лишь внешняя морфология полученных форм. Многие из них, особенно при малых дозировках менее активных аналогов, были уродливыми, сочетали признаки разных стадий. Однако значительная часть форм имела правильное симметричное тело и признаки, отличающие их как от тех свободных стадий, которые подвергались действию АЮГ, так и от последующих. При этом среди них выделились группы, объединенные целым комплексом признаков, которые естественно расположились в последовательный ряд постепенного усиления дифференцировки. Такие стадии, выделенные из предкуколки, ниже обозначены как стадия крылатой личинки, пронимфоидная и нимфоидная, а из куколки — субимагоидная.

Стадия крылатой личинки. Имеет четырехчлениковые антенны, подобно личинкам журилиц и стафилиноморфных коротконадкрылых, тогда как у *Tenebrio* (рис. 8,1) антенны трехчлениковые. На этой стадии намечается дальнейшее расчленение на уровне второго членика (рис. 8,2). Мандибулы слабо склеротизованные, длиннее и уже личиночных, зубы молю, у личинки резкие и сильно склеротизованные, здесь редуцируются до состояния небольших бугорков. Максиллы напоминают личиночные, но часть малы, гомологичная галее, несколько удлиняется и утоньшается, напоминая таковую алеохароморфных стафилинид. Лациния, незаметная у личинки, намечается в виде короткой лопасти, отделенной неглубокой складкой. Характерно заметное удлинение второго членика губных щупиков. Гуларный склерит сходен с личиночным. Прослежено, что гула, отсутствуя в эмбриогенезе, образуется при выходе личинки путем склеротизации мембраны, видимо, стернального происхождения. Эта мембрана затягивает пространство, которое образуется при удлинении и выпрямлении подогнутой головы эмбриона в тот момент, когда нижняя губа, у эмбриона примыкавшая непосредственно к затылочному отверстию, смещается вперед. Губа, более короткая у молодых личинок, продолжает удлиняться в ходе личиночного развития.

Весьма характерно для стадии крылатой личинки наличие двух пар крыльев,

Рис. 8. Морфологические изменения мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) в ходе метаморфоза (по: [Тихомирова, 1976а])

1, 5 — личинка (1 — антенна, 5 — нога); 2 — крылатая личинка (антенна); 3, 4, 8—11 — пронимфоидная стадия (3 — антенна, 4 — грудь снизу, 8 — голова снизу, 9 — грудь сбоку, 10 — параноталия, 11 — вершина брюшка самки снизу); 6, 7 — конец пронимфоидной стадии (6 — нога, 7 — вершина брюшка самки снизу); 12, 13, 15, 17, 18 — субимагоидная стадия (12 — максилла, 13 — голова снизу, 15 — грудь снизу, 17, 18 — трахеация и внешний вид заднего крыла); 14, 16, 19, 20 — имаго (14 — голова снизу, 16 — грудь снизу, 19 — сморщенное крыло в шкурке субимагоидной стадии, 20 — расправленное крыло).

Ал — анус, Ант — антенны, С — пипоподии, Сх — тазики, Ерт — эпимер, Епс — эпистерн, F — бедро, G — гоноподии, Ga — галеа максиллы, La — лациния максиллы, Lb — нижняя губа, Md — мандибула, P. lb — губной щупик, P. mx — челюстной щупик, Pt — птерит, S — стернум, Sp — среднегрудное дыхальце, T — тергум, Tars — лапка, Ti — голень, Tr — вертлуг, Unc — коготковый членик, Ur — урогомфы

дифференцирующихся из подогнутых на бока тела участков тергитов средне- и заднегруди. Они имеют вид тонкостенных пузырей, наполненных гемолимфой с зачатками трахеации. Характерно сильное развитие подогнутых на вентральную сторону боковых краев переднеспинки, глубоко врастающих между передне- и среднегрудью.

Расчленение ног соответствует личиночному.

По краям брюшных тергитов начинают дифференцироваться выступы (параноталии, см. дальше), несущие на переднем и заднем концах зубчики. Урогомфы, короткие и шипиковидные у личинки, на стадии крылатой личинки заметно удлиняются.

В целом стадия крылатой личинки напоминает свободноживущих личинок других семейств жуков на поздней сильфоидной (см. выше) стадии (личинки *Tenebrio* соответствуют в той же схеме ранней сильфоидной стадии). Они отличаются развитием крыльев, видимо, опережающих свою морфогенетическую стадию.

Пронимфоидная стадия. Для этой стадии характерно сглаживание швов верхней поверхности головы, особенно фронтотрипеального, однако верхняя губа остается отчлененной. Базальные членики антенн, выходя внутрь к голове из покровов антенн личинки, сильно вздуваются, особенно второй (который дает впоследствии второй — девятый членики имагинальных антенн), приобретающий некоторую складчатость. Два же вершинных членика остаются тонкими, палочковидными (рис. 8,3), поскольку еще остаются внутри покровов личиночных антенн. В ходе дальнейшего развития эти членики также выходят из них, расширяются и укорачиваются, вначале предпоследний, а за ним и последний. Развитие предвершинного зубца мандибул и редукция молю продолжают. Галеа максилл удлинненная, но еще не отделена от стипеса, лациния увеличивается, приобретая широко-треугольную форму. Вершинные членики челюстных и особенно губных щупиков тесно сближаются между собой, маскируя лежащую дорзальнее их лигулу.

Крылья средне- и заднегруди заметно увеличиваются, приобретая характер оформленных лопастей (рис. 8,4). Характерно для этой стадии начало дифференцировки параноталий (гомологов крыльев) на первом грудном сегменте в его подогнутой вентральной части позади передних кокс (см. рис. 8,4). Характер расчленения вентральной стороны груди сходен с личиночным, но крупные задние коксы, превышающие по размерам коксы и личинки и имаго, сдвинуты к заднему краю сегмента и вытянуты назад. Плевральные части заднегруди начинают вытягиваться вдоль продольной оси тела, однако они еще не слишком длинны (см. рис. 8,4).

На этой стадии происходит превращение пятичлениковой (считая претарзус за членик) конечности, свойственной сильфоидным личинкам (в том числе личинке *Tenebrio*, рис. 8,5), в шестичлениковую, характерную для личинок *Aderphaga*, путем разделения предпоследнего членика (рис. 8,4,6)^в.

Паранотальные выступы на брюшных сегментах удлиняются, несут по наружному краю ряд склеротизованных шипиков.

Урогомфы сильно увеличиваются, разделяются на два членика, основания их сильно раздвигаются в стороны.

В задней части восьмого брюшного стернита самки заметны отделенные складкой округленно-треугольные участки со склеротизованным пятном внутри, возможно, гомологичные зачаткам гоноподий восьмого сегмента, отсутствующих у *Tenebrio* на более ранних (за исключением полиподной эмбриональной) и более поздних стадиях (рис. 8,7). Участок, отвечающий девятому стерниту, у самок поч-

^вЭкземпляр, изображенный на рис. 8,4, имеет левую заднюю ногу последующей нимфоидной стадии.

ти целиком занят парой крупных гоноподий (рис. 8,7: G₉), у самцов девятый стернит имеется, но сильно уменьшен, несет пару сросшихся в основании гоноподий. Пигоподии (см. рис. 8,7) еще хорошо выражены, их основания втянуты внутрь широкого анального отверстия.

Таким образом, пронимфоидная стадия отражает состояние имагинальной дифференцировки, более позднее по сравнению с крылатой личинкой, напоминает личинок других групп жуков, выходящих из яйца на стафилиноидной и карабидной стадиях (за исключением развития крыльев, которые, как и у крылатой личинки, сильно опережают свою морфогенетическую стадию, а также появления гоноподий).

Нимфоидная стадия. Представляет наибольший интерес в онтогенетическом и филогенетическом плане, поскольку не сходна ни с одной из стадий, существующих в свободном состоянии у насекомых с полным превращением, и напоминает больше всего нимф ортоптероидных насекомых. Тело сплюснуто не дорсовентрально, как у предыдущих и последующих стадий, а скорее с боков. Антенны, уже вышедшие внутрь из покровов антенн предкуколки, резко удлиняются за счет второго членика, который вначале приобретает не вполне правильную складчатость (рис. 8,8), а затем распадается на восемь члеников. При этом раньше других дифференцируется педицеллус, намеченный уже у крылатой личинки, и один-два членика у вершины (восьмой, девятый), а разделение на уровне третьего-седьмого члеников различно хуже. Становятся видимы оптические структуры омматидиев сложных глаз, пока еще не пигментированных. На мандибулах исчезают зубцы молы, и хорошо заметен предвершинный зубец. На этой стадии происходят резкое укорочение и увеличение складчатости всех базальных участков ротовых частей: стипеса максилл, основных члеников челюстных и губных щупиков, ментума и субментума. По-видимому, это связано с интенсивным ростом покровов, при котором дистальные части придатков разрастаются в узком пространстве внутри кутикулы придатков личинки. При этом они выталкивают отделы, лежащие базальнее, внутрь к голове, где в более широком пространстве эти отделы способны собираться складками. Галеа максилл на этой стадии отчленена от стипеса, загибается внутрь ротовой полости, так что ее выгнутая гладкая вентральная сторона создает впечатление короткой, округленной на вершине и вытянутой в дорсовентральном направлении лопасти. Лациния треугольная, хорошо развита, тесно прилегает к стипесу и галеа (рис. 8,8: La). Характерно строение челюстных щупиков, третий членик которых очень велик, а на внешней стороне его вершины дифференцируется отчлененный бугорок, гомологичный четвертому членику последующих стадий. Подобный же бугорок, но несколько более длинный и занимающий терминальное положение, появляется на вершине второго членика губных щупиков. Характерно, что так же, путем отделения вершины последнего членика, образуются четырехчлениковые челюстные и трехчлениковые губные щупики в позднем эмбриогенезе некоторых стафилиноморфных коротконадкрылых. У последних этот признак, видимо, опережает свою морфогенетическую стадию, что может быть вызвано повышением роли тактильной ориентации при усилении связи со скважинами субстрата.

Крылья на нимфоидной стадии сильно разрастаются, оставаясь под покровами предкуколки, отчего на них появляются густая сеть поперечных морщин и глубокие складки (рис. 8,9), особенно резкие на заднем крыле. Основание параноталий переднегруди, принимающих крыловидную форму, в результате того же усиления складчатости покровов втягивается в глубокую складку поверхности тела. При этом между эпиплеврой, продолжающейся в основании переднегрудного "крыла", и его свободной, несколько отогнутой наружу вершиной образуется глубокая щель, и вершина переднегрудного "крыла" выглядит как самостоятельный вырост позади кокс. Участок среднегруди, несущий дыхальце, вытяги-

вается вперед к переднегруди. На этой стадии сильно удлиняется заднегрудь, которая, будучи ограничена местами прикрепления ног, заключенных внутри покровов ног предкуколки, собирается поперечными складками.

Характерны ноги нимфоидной стадии. Они очень сильно складчатые, будучи расправленными, оказываются гораздо длиннее и мощнее, чем у личинки и даже чем у имаго. Складчатость покровов маскирует места разделения отдельных члеников. Так, на нимфоидной стадии не виден трохантер (как у ранних куколок), а основание лапки прилегает к вершине голени, так что место их разделения заметно лишь по положению верхних шпор голени. Лапка в начале нимфоидной стадии выглядит двухчлениковой (вершинный членик и общий сильно складчатый зачаток трех-четырёх базальных члеников), в конце ее имеет имагинальное расчленение. Претарзус пузыревидный, со следами двувёршинности, маркирующей положение вершин двух будущих имагинальных коготков (все более ранние стадии, включая личиночную, имеют один коготок).

На брюшке особенно характерны хорошо развитые, плоские, сильно склеротизованные (гораздо сильнее, чем на предыдущей пронимфоидной стадии и впоследствии у куколки) параноталии с зубчатым вооружением наружного края. Они отогнуты вверх, плотно прижаты к бокам тела и угловидно изогнуты посередине (рис. 8, 10).

Основания урогомф продолжают раздвигаться и собираться складками, придатки девятого сегмента (гоноподии) у самки сильно уплощаются, у самца несколько удлинены и слиты в основании, девятый стернит самки незаметен, у самца образует членикообразный склерит в основании гоноподий. Придатки последнего сегмента (пигоподии более ранних стадий) начинают редуцироваться, у большинства экземпляров выглядят как утолщения в нижних углах ануса (рис. 8, 11).

В целом нимфоидная стадия по степени дифференцировки антенн, ротовых частей и конечностей напоминает имаго, хотя форма тела и придатков несколько иная. Отличается структурой птероторакса, имеющего еще личиночное расчленение, менее развитыми неотчлененными крыльями с неполным жилкованием, т.е. теми же признаками, что и нимфы насекомых с неполным превращением.

Субимагоидная стадия. Эта стадия представляет собой начальный этап уже куколочного морфогенеза, так как извлекалась из шкурки куколок. Расчленение и форма антенн имагинальные. Последние членики челюстных и губных щупиков (бугорковидные на предыдущей нимфоидной стадии) резко увеличиваются за счет предвершинных. Лациния максилл отчленена от стипеса, намечается разделение галеи на два членика (рис. 8, 12), впоследствии у имаго вновь несколько маскирующееся. Быстрое превращение головы из подогнутой (на нимфоидной стадии) в прогнатную вызывает образование новой гуларной мембраны (подобно тому как личиночная гула образуется при выходе из яйца — см. ранее) полулунной формы, натягивающей часть затылочного отверстия и образующей задневентральную стенку головы. Граница между этой мембраной (видимо, также имеющей стернальное происхождение) и личиночной гулой хорошо заметна на субимагоидной стадии (рис. 8, 13). При этом именно на ней лежат задние тенториальные ямки, которые, как принято считать, у жуков маркируют границу гулы и субментума. Судя по их расположению у имаго (рис. 8, 14), его гуларный склерит состоит из небольшой выемчатой с боков личиночной гулы, передняя часть которой почти без следов шва сливается с задней частью субментума, и только что описанной полукруглой субимагоидной гулы. Таким образом, гула — своего рода "производное метаморфоза" — результат двукратного выпрямления головы при выходе из яйца и куколки и образуется за короткий (как морфогенетически, так и астрономически) промежуток времени.

Лишь на субимагоидной стадии начинают проявляться следы специализации

тергалльных элементов средне- и заднегруды. Появляются следы V-образной складки на заднегруды, косыми зонами более глубокой складчатости отделяются крылья. Паранотальные выросты переднегруды, на нимфоидной стадии образующие глубокую складку внутрь тела, теперь распрямляются, вершинная часть переднегрудного "крыла", ранее отогнутая вентрально, в результате этого распрямления ориентируется к средней линии тела и сближается с лежащим между коксами выростом простернума (рис. 8,15). У имаго вершины переднегрудых "крыльев" уже смыкаются с этим выростом (рис. 8,16), образуя закрытые тазиковые впадины. Таким образом формируются так называемые бочки переднегруды, служащие у жуков характерным отличием первого грудного сегмента от других. Гомология этих образований со средне- и заднегрудными крыльями позволяет предложить для них термин "птериты". Параллельно с развитием птеритов продолжается процесс сдвигания среднегрудного дыхальца вместе с окружающим его участком среднегруды вперед. На субимагоидной стадии это дыхальце уже открывается в полость, образовавшуюся под задней частью птерита (что экологически вполне оправдано как способ защиты от высыхания), т.е. топографически уже принадлежит переднегруды. Средне- и заднегрудные крылья субимагоидной стадии очень сходны между собой по форме, размерам и консистенции, напоминающая несклеротизованные надкрылья. Их трахеация (пучкообразная на нимфоидной стадии) уже близко напоминает, особенно на заднем крыле, стафилиноидный тип жилкования жуков (рис. 8,17). Поверхность обеих пар крыльев сохраняет следы скульптуры, образовавшейся при расправлении во время куколочной линьки морщинистых складчатых крыльев нимфоидной стадии. При этом на заднем крыле в результате расправления наиболее резкой поперечной складки образуется ряд ячеек, ограниченных углублениями, изображенный на рис. 8,18. Пунктиром на этом рисунке обозначены трахеи (там, где они различимы внутри побелевшего от фиксации содержимого крыла), а сплошными линиями — складки, причем толщина линий отражает выраженность складок. Эта скульптура, наложенная на трахеацию, в гипотетическом случае утоньшения и мембранизации субимагоидного крыла образует картину, сходную с карабидным типом жилкования жуков. По мере роста имагинального крыла, ограниченного постепенно истончающейся, но не увеличивающейся в размерах шкуркой крыла субимагоидной стадии, оно начинает собираться складками (рис. 8,19). При этом образуются утолщения, внутрь которых мигрируют трахеи (видимо, прохождение трахей поперек глубоких складок затруднено). Эти утолщения маркированы мелкими складчатыми сильнее склеротизованными зонами на поверхности крыла, уже близко напоминающими картину кантаридоидного жилкования (жилкование имаго см. на рис. 8,20). Для груди субимагоидной стадии характерно сохранение шва (хотя уже значительно менее явственного, чем на предыдущих стадиях) между стернитом и эпистерном переднегруды (рис. 8,15), полностью сглаженного у имаго (рис. 8,16). Для средне- и особенно заднегруды характерно смещение кокс к заднему краю сегмента, так что плевриты, у личинки полностью охватывающие коксы, здесь остаются спереди и сбоку от них. Интенсивное удлинение заднегруды, начинающееся уже на пронимфоидной стадии, особенно заметно на субимагоидной стадии благодаря расправлению складок нимфоидной груди при линьке на куколку. Метэпистерн и метэпимер очень сильно удлиняются, но еще несколько короче имагинальных. Ноги напоминают имагинальные, однако задние коксы заметно длинее (покровы коксы субимагоидной стадии, охватывающие уже сформированную имагинальную коксу, собраны на ней складками).

Начинается формирование имагинального брюшка, которое у жуков характеризуется редукцией одного (у *Adephaga* и некоторых групп *Polyphaga*) или двух (у большинства *Polyphaga*) базальных стернитов. У субимагоидной стадии *Tenebrio* первый брюшной стернит укорочен и глубоко впячен, образуя складку над зад-

ними тазиками, второй отчасти также втянут в эту складку, но большая его часть заметна снаружи, подобно тому, как это наблюдается, например, у имаго жужелиц (у *Tenebrio* на имагинальной стадии этот стернит полностью мембранизован, и брюшко начинается с третьего стернита). Восьмой брюшной стернит субимагоидной стадии значительно слабее склеротизован, чем седьмой, и почти целиком втянут внутрь его; девятый, уменьшаясь, втягивается в восьмой. Урогомфы постепенно утрачивают сегментацию и склеротизацию, обычно удлиняются и суживаются. Гоноподии крупные, у самок явственно двухчлениковые, девятый стернит самца еще выражен как членикообразный склерит в основании парамер (впоследствии в ходе имагинальной дифференцировки он образует базальную часть эдеагуса). Брюшные параноталии субимагоидной стадии выглядят как выступы боковых краев тергитов без щипиков и зубцов, лежащие внутри вооруженных зубчиками паранотальных выростов куколки. На имагинальной стадии они полностью исчезают.

Ряд признаков субимагоидной стадии обнаруживает аналогии с признаками, отличающими жуков подотряда *Adephaga*. Таковы подобие карабоидного жилкования, образующегося сочетанием трахейных стволов с морщинистой скульптурой (следами складок нимфоидного крыла), а также более явственная двухчленистость галеи максилл, удлиненные задние коксы, более полная сегментация основания брюшка, строение девятого сегмента самки, сохранение девятого стернита у самца. Поэтому можно предполагать, что состояние этих признаков, типичное для большинства *Polyphaga*, является онтогенетически более поздним по сравнению с *Adephaga*.

Некоторые признаки (отчасти те же) объединяют субимагоидную стадию *Tenebrio* и с жуками стафилиноидного комплекса (из числа *Polyphaga*), видимо, формировавшегося путем вторичной ювенилизации имаго. Специфический для этой группы стафилиноидный тип жилкования крыла сходен с трахеацией крыла субимагоидной стадии, а также раннего имаго *Tenebrio* в тот период, когда разрастание и сморщивание в складки имагинального крыла внутри покровов крыла субимагоидной стадии (сопровождающееся миграцией трахейных стволов) еще не начались. Таким образом, стафилиноидное жилкование могло возникнуть в условиях онтогенетически более раннего освобождения задних крыльев от шкурки куколки, что также осгласуется с предположением о вторичной ювенилизации имаго у *Staphyloidea*.

Для всех описанных открытых стадий развития *Tenebrio*, особенно нимфоидной, характерна удивительная определенность строения, выражающаяся в симметрии и правильности тела и отдельных структур. В тех же случаях, когда эта симметрия нарушается (что чаще бывает на стадиях крылатой личинки и пронимфоидной и у ранних имаго, т.е. на тех стадиях, аналоги которых имеются у жуков в свободном состоянии), насекомое сочетает признаки данной и соседней стадий, например часть ног пронимфоидной, а часть — нимфоидной стадии (рис. 8, 4) или одна антенна крылатой личинки, а вторая — пронимфоидной стадии. Можно предполагать, что в этих случаях нет резкого нарушения метаморфоза, дающего уродства, не связанные с основным морфогенетическим процессом. Это — лишь сочетание его последовательных этапов, полученное, возможно, в результате неравномерности снабжения избыточным ЮГ отдельных органов. Характерно, что это чаще бывает именно при малых дозировках гормона.

Как мы видим, у жуков предкуколочный и куколочный морфогенез не содержит этапа полного разрушения личиночных органов (по крайней мере внешних), а состоит из ряда последовательных стадий их постепенной дифференцировки от личиночного до имагинального состояния. Эти скрытые стадии онтогенеза у *Tenebrio* обнаруживают многочисленные аналогии с существующими в свободном

состоянии стадиями развития других групп насекомых, что выражено в их названиях. При этом термин "нимфа" используется в общепринятом смысле [Davies, 1958] для обозначения свободных предимагинальных стадий Eхopterygota и Thysanura (для поденок и некоторых Thysanura, имеющих также и менее дифференцированные собственно личинки в смысле А.А. Захваткина [1953] — только старших возрастов); термин "пронимфа" — для обозначения стадии, предшествующей нимфе⁹, а "субимаго" — по аналогии с вполне дифференцированной, полнокрылой, явственно отличающейся от нимфы и сходной с имаго субимагинальной стадией поденок. Использование этих терминов не означает строгого соответствия описанных стадий определенным возрастам или стадиям развития поденок или других насекомых с неполным превращением. Развитие каждой группы, несмотря на сохранение определенного хода дифференцировки, имеет и ряд специфических особенностей, отсутствующих в онтогенезе других групп. Что же касается количества личиночных или нимфальных возрастов, то оно, по-видимому, вообще не связано с рассматриваемым вопросом. Оно имеет отношение в основном к росту, который не только не идентичен морфогенезу, но в некоторых отношениях является его антагонистом. [Шмальгаузен, 1935а; Расницын, 1965].

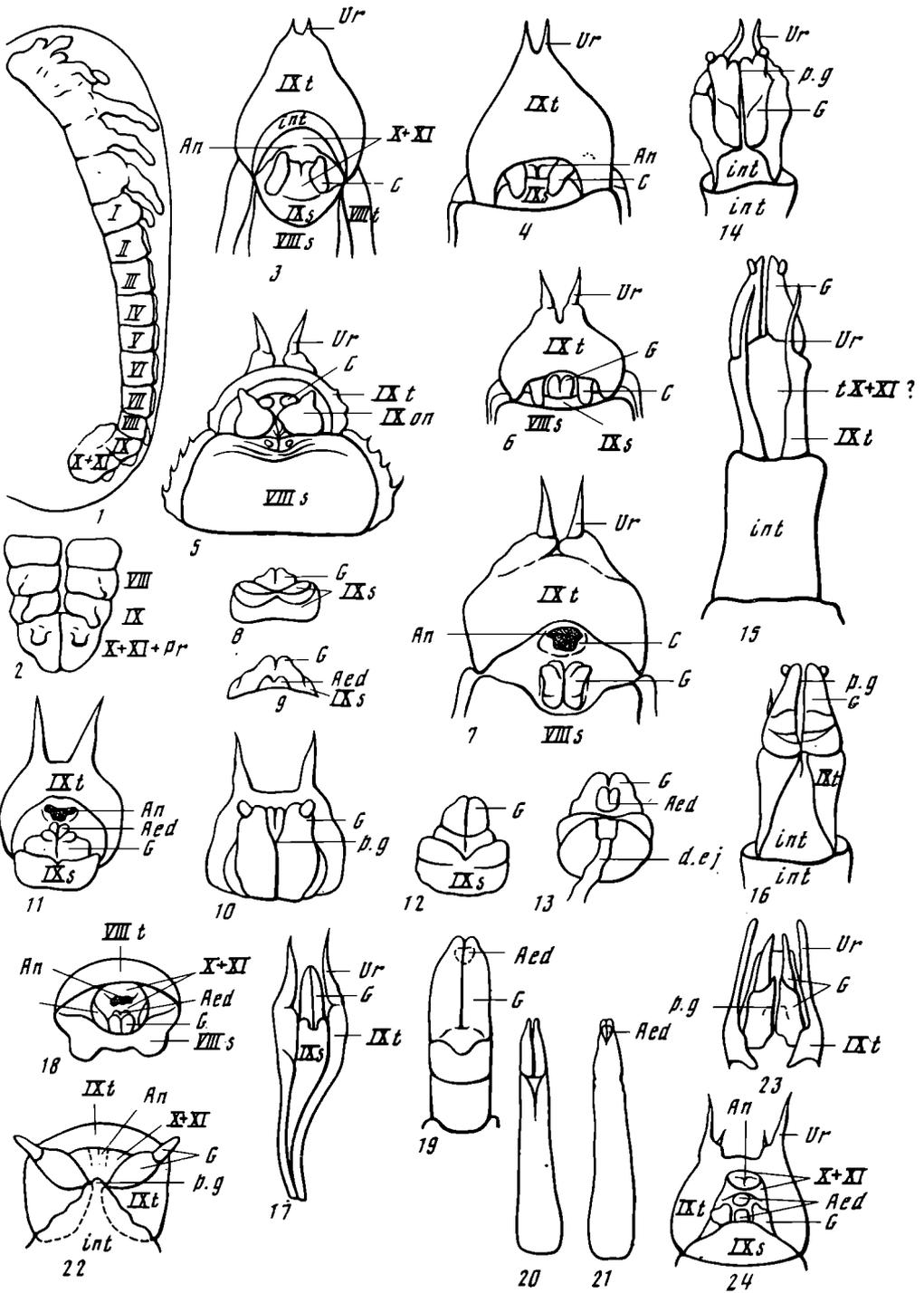
ВЫЯВЛЕНИЕ СКВОЗНОЙ ГОМОЛОГИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ (НА ПРИМЕРЕ ГЕНИТАЛИЙ)

Выявление скрытых стадий непрерывной дифференцировки внешних структур с помощью аналогов ЮГ позволяет проводить сквозную гомологию органов в течение онтогенеза, что очень важно в филогенетическом плане. В качестве примера такого сравнительно-онтогенетического исследования отдельного органа дается описание развития гениталий *Tenebrio*, несколько более детальное, чем ранее для этой и остальных структур.

Гениталии и окологенитальные сегменты избраны как объект более детального описания, так как, несмотря на очень обширную литературу по их морфологии и филогении, существует множество разночтений в вопросе о гомологии и даже сегментарной принадлежности этих структур и их частей. Для разрешения таких вопросов предлагаемый сравнительно-онтогенетический метод может оказаться очень полезным, что иллюстрируется далее на примере жуков. Проводя сквозную гомологию этих морфологических структур в течение всего онтогенеза *Tenebrio*, мы попытались частично сопоставить состояние отдельных признаков на разных этапах онтогенеза у *Tenebrio* и свободноживущих стадий других групп жуков. Отчасти материал по морфогенезу гоноподий уже освещен в предыдущем разделе (хотя и в ином порядке и объеме), поэтому далее встречаются некоторые вынужденные повторения, продиктованные удобством изложения.

В начале позднего эмбриогенеза *Tenebrio* на полиподной стадии брюшко выглядит десятичлениковым с крупным последним члеником, видимо, состоящим из неразделенных зачатков десятого, одиннадцатого и трех проктодеальных [Мельников, 1974] сегментов. Конечности хорошо заметны на первом (плейроподии), восьмом, девятом и последнем (рис. 9, 1, 2) сегментах. На последующих эмбриональных стадиях все придатки постепенно исчезают, за исключением придатков последнего сегмента, возможно гомологичных церкам, которые, напротив, удлиняются и служат пипоподиями после выхода личинки (рис. 9, 3). В конце позд-

⁹ Сильвестри [Silvestri, 1905] и Берлезе [Berlese, 1913] используют это название для обозначения стадии, предшествующей куколке (которую авторы называют "нимфа"), обнаруженной в свободном состоянии у *Tenebrio*. Хотя морфология этой стадии описана Сильвестри недостаточно детально, она, видимо, соответствует нимфоидной стадии *Tenebrio*, у ровню дифференцировки пронимфондной стадии *Tenebrio* отвечает карабоидная личинка жужелиц.



него эмбриогенеза, когда брюшные полутергиты уже сомкнуты дорзально и формируется личиночное брюшко, в задней тергальной области девятого сегмента заметны два кутикулярных выступа, соответствующие по положению урогомфам личинки, у которой они небольшие, шпиковидные, тесно сближены в основании (рис. 9, 3).

На стадии **крылатой личинки** урогомфы сильно удлиняются, но основания их еще сближены, в остальном вершина брюшка сходна с личиночной (рис. 9, 4).

На **пронимфоидной** стадии намечается разделение урогомф на два членика, их несклеротизованные основания удаляются друг от друга, смещаясь ближе к бокам тела. На этой стадии происходит быстрая дифференцировка гоноподий.

У самок посредине заднего края восьмого стернита заметны отделенные складкой округленно-треугольные участки со склеротизованным бугорком внутри, похожие на зачатки гоноподий. Участок, соответствующий по положению девятому стерниту личинки, почти целиком состоит из пары гоноподий с крупными вздутыми основаниями и расходящимися в стороны вершинами, на которых намечается отделение вершинного членика (рис. 9, 5). Он девятого стернита у самки, видимо, остается лишь небольшой треугольный участок между основаниями гоноподий, который слабее склеротизован и собран складками. Посредине он сильно углублен, напоминая затянутое мембраной отверстие (рис. 9, 5). Придатки последнего сегмента (пигоподии личинки) на пронимфоидной стадии еще явственнее, длинные, у некоторых экземпляров даже опущенные, их вершины у самок лежат между вершинами гоноподий.

У самцов участок, отвечающий по положению девятому стерниту личинки, сохраняется, хотя сильно уменьшен (рис. 9, 6) Гоноподии несколько меньше, чем у самок, имеют общее основание, вершины их тесно приближены друг к другу (рис. 9, 6). С дорзальной стороны, обращенной к стенке тела, в их основании расположены два бугорка, из которых впоследствии развивается пенис. Вершины пигоподий у самцов видны по бокам от тесно сближенных гоноподий (рис. 9, 6с).

На **нимфоидной** стадии основания урогомф еще сильнее раздвигаются в стороны и частично собираются в складки. У самок придатки восьмого сегмента исчезают, основания гоноподий приобретают очертания овалов, вытянутых вдоль продольной оси тела, а сами гоноподии спадаются и плотно прилегают к телу, имея вид овальных склеротизованных пластинок. Эти пластинки примерно посредине разделены более или менее глубоким поперечным вдавлением, возникающим в месте прохождения глубокой межсегментной складки на шкурке покровов последнего личиночного возраста, внутри которой заключена описываемая стадия. Пигоподии на нимфоидной стадии резко уменьшаются, выглядят как утолщения в нижних углах ануса (рис. 9, 7).

На извлеченной уже из куколки **субимагоидной** стадии урогомфы утрачивают расчленение и утоньшаются.

Рис. 9. Морфогенез гениталий мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) (по: [Тихомирова, 1975])

1—2 — полиподная стадия (эмбрион сбоку и вершина брюшка снизу); 3 — вершина брюшка личинки снизу; 4 — то же, стадия крылатой личинки; 5—6 — пронимфоидная стадия (5 — самка, 6 — самец); 7—9 — нимфоидная стадия (7 — вершина брюшка самки снизу, 8 — девятый стернит и гоноподии самца снизу, 9 — то же, дорзально); 10—11 — поздняя субимагоидная стадия, вершина брюшка снизу у самки (10) и самца (11); 12—13 — субимагоидная стадия, девятый стернит и гоноподии самца вентрально (12) и дорзально (13); 14—16 — вершина брюшка самки в середине имагинальной дифференцировки (14 — вид снизу) и перед выходом имаго (15 — сверху и 16 — снизу); 17 — девятый сегмент самца снизу в середине имагинальной дифференцировки; 18 — вершина брюшка самца перед выходом имаго; 19—21 — гениталии самца в середине имагинальной стадии (19 — вид снизу) и перед выходом имаго (20 — снизу и 21 — сверху); 22—24 — вершина брюшка самки снизу у имаго *Pterostichus oblongopunctatus* F. (*Carabidae*) (22), *Philontus fuscipennis* Mannh. (*Staphylinidae*) (23) и на нимфоидной стадии у *Selatosomus* sp. (*Elatерidae*) (24)

Aed — эдеагус, *d.ej* — семевыносящий канал; *int* — межсегментная перепонка, *p.g.* — генитальное отверстие. Остальные обозначения см. рис. 8

Гоноподии самки заметно увеличиваются. Их отделы, выглядевшие на нимфоидной стадии как склеротизованные пластинки, наполняясь гемолимфой, вновь превращаются в оформленные придатки, соединенные в основании и расходящиеся у вершин, где уже явно отделяется последний членик (рис. 9, 10). В их основаниях сзади и сверху от генитального отверстия лежат два бугорка, у некоторых экземпляров превращенные в двураздельный выступ. По форме и положению они настолько напоминают парный зачаток пениса самца, что кажется вполне вероятной гомология этих образований. Пигоподии на этой стадии уже незаметны.

У самцов на субимагоидной стадии в отличие от самок выражен девятый стернит, который частично мембранизован, полностью прикрыт восьмым и почти целиком состоит из дифференцирующегося на нимфоидной стадии членикообразного склерита в основании гоноподий. Сами гоноподии, теперь уже явно гомолические параметрам [Тухеп, 1956], состоят из слитого базального (с продольной срединной бороздкой) и разделенных вершинных участков, видимо, гомологичных стилусам самки (рис. 9, 11, 12). Их базальный членик, несколько удлиненный по сравнению с нимфоидным, смыкается позади зачатков пениса (рис. 9, 13). Вершина пениса выглядит как парный отчлененный вырост на задней стенке трубки, образованный слившимися параметрами. Однако пенис сохраняет внутри этой трубки полную самостоятельность, как и у имаго.

При окончательном формировании гениталий уже на имагинальной стадии у самок образуется сегментобразная зона между восьмым и девятым сегментами, удлиняющая телескопический яйцеклад (рис. 9, 14, 15). Она не имеет собственных мест прикреплений мышц и, видимо, является производным интерсегментальной мембраны. Тергальная область девятого сегмента посередине укорачивается, а по бокам сильно удлиняется, образуя боковые стенки общей аногенитальной трубки (рис. 9, 14—16), вентральная сторона которой также затянута мембраной, а дорсальная, видимо, образована десятым тергитом (рис. 9, 15). К ней плотно прилегают утоншающиеся и утрачивающие склеротизацию урогомфы, которые у нормальных куколок в последние дни развития обычно отсутствуют или короткие, но, как правило, сохраняются (по крайней мере их кутикулярная оболочка) у ювенилизированных особей. Гоноподии также удлиняются, бугорки в их основании, разрастаясь, окружают генитальное отверстие, образуя вокруг него массивную трубку, которая в отличие от пениса не отделена от гоноподий. Гоноподии образуют сильнее склеротизованные наружные стенки этой трубки, несут на вершине отчлененный стилус. Удлинение гоноподий происходит преимущественно за счет базальной части (вальвифер, по: [Tappner, 1927]), так что у имаго гонопор открывается значительно терминальнее ануса. Перед выходом имаго гоноподии склеротизируются и разделяются на дорсальную пластинку с отчлененным стилусом на вершине и вентральную, в свою очередь подразделенную на сильнее склеротизованные участки, разделенные более светлыми зонами (рис. 9, 16).

У самцов удлинения общей аногенитальной трубки не происходит, боковые участки девятого тергита (латеротергиты) также разрастаются, но не назад, а вперед. Они следуют за погружающимися внутрь тела основаниями девятого стернита и параметр, образуя вентральнее их две узкие, сильно склеротизованные сходящиеся пластинки (рис. 9, 17). Пространство между ними с вентральной стороны затянато мембраной, возможно, производной от основания девятого стернита, который частично мембранизуется уже на предыдущей субимагоидной стадии. Дорсальная область девятого тергита уменьшается, в конце развития утрачивает урогомфы и подразделяется на два склерита, лежащие по бокам от анального отверстия. Участок между ними, видимо, гомологичен десятому (и одиннадцатому?) тергиту (рис. 9, 18). Генитальный аппарат очень сильно удли-

няется, особенно за счет базальной части, образующейся из членикообразного склерита девятого стернита, явственного на нимфоидной и субимагоидной стадиях (рис. 9, 8, 12), но в форме стернита отсутствующего у имаго. Параметры цельные (рис. 9, 20, 21), их участки, отвечающие стилусам самки, несколько подогнуты вентрально. На месте их отчленения на субимагоидной стадии у имаго расположено затемненное углубление. Вершина пениса сохраняет отчетливые следы парной закладки, выходит через дорсально расположенное отверстие недалеко от вершины параметр в виде двураздельного бугорка (рис. 9, 19, 21).

Таким образом, генитальный аппарат *Tenebrio molitor* развивается сходно у обоих полов и, видимо, из гомологичных зачатков. Особенно велико это сходство на субимагоидной стадии, когда он наиболее заметно отличается присутствием у самцов цельного девятого стернита, который у самок, видимо, разделен продольно, образуя основания гоноподий (будущие вальвиферы). Характерно, что после этого основные изменения, связанные с образованием телескопического яйцеклада самок, происходят в окологенитальных сегментах. Сами же гениталии относительно мало меняются, напоминая у почти взрослых самок (до начала склеротизации) генитальный аппарат самца в самом начале имагинальной дифференцировки. Этот факт можно сопоставить с данными Б.Ф. Бельшева [1973] о том, что у стрекоз самцы эволюционируют легче, чем самки, и их признаки могут рассматриваться как надставки над состоянием тех же признаков у самок, а также с тем, что неотения у самок встречается в разных группах насекомых гораздо чаще, чем у самцов.

Курьезным примером обратного соотношения признаков могут служить *Cupredidae*. Яйцеклад *Cupes* [Tanner, 1927] до мелких деталей сходен с эдеагусом *Tenebrio* перед концом имагинальной дифференцировки (когда еще заметно отделение стилусов на параметрах). С другой стороны, наличие у *Priacma* [Edwards, 1953] вполне развитого девятого стернита брюшка самца и короткий пенис (участок между входным отверстием семевыносящего канала и гонопором) отвечают состоянию гениталий *Tenebrio* на субимагоидной стадии. Эти данные говорят о ювенилизации (появлении у имаго признаков более ранней стадии) как одним из механизмов формирования вторичнополовых признаков у насекомых.

Генитальное отверстие взрослой самки *Tenebrio* расположено на вершине трубки, образованной сросшимися основаниями гоноподий. Однако в период закладки гоноподий самки разделены, напоминают парные двучлениковые склериты, расположенные на месте девятого стернита у самок некоторых других групп жуков (например, жужелиц — рис. 9, 22, стафилинид — рис. 9, 23). Видимо, это позволяет присоединиться к мнению Таннера [Tanner, 1927] о гомологии этих склеритов с гоноподиями, хотя в образовании их базальных частей (вальвифер, по: [Tanner, 1927; Blackwelder, 1936]), видимо, участвует девятый стернит. Положение генитального отверстия самок между основаниями свободных гоноподий сочетается в названных группах с некоторыми другими признаками имаго, отвечающими онтогенетически более ранним стадиям *Tenebrio* (например, более полным сегментарным составом брюшка, жилкованием крыльев и др.).

Р.А. Кроусон [Crowson, 1955] отметил у самцов жуков корреляцию между отсутствием базальной части эдеагуса и наличием девятого стернита брюшка и высказал предположение о гомологии этих образований. Наши данные о постепенном превращении по крайней мере большей части девятого стернита самца *Tenebrio* на нимфоидной и субимагоидной стадиях в членикообразные склериты в основании гоноподий (параметр) и далее в течение имагинальной стадии в базальную часть эдеагуса прямо подтверждают эту точку зрения.

Характерно, что эдеагус, лишенный базальной части, и свободный девятый стернит у самцов, т.е. онтогенетически более ранние признаки *Tenebrio*, встре-

чаются у вполне сформированных имаго в тех же группах жуков, что и неотенические признаки у самок (например, Aephaga, Staphyloidea).

Ход закладки и развития мужских гениталий *Tenebrio*, видимо, позволяет считать их придатками девятого сегмента, как и в других отрядах высших насекомых. Кроме того, на пронимфоидной стадии образования, сходные с зачатками гоноподий, имеются и на восьмом сегменте, что облегчает эту гомологию. Поэтому представляются сомнительными заключения В.Г. Юга [Yuga, 1971] о включении в состав генитального аппарата жуков десятого и одиннадцатого брюшных сегментов целиком и особенно выводы об ином сегментарном расположении ануса у жуков и их происхождении от не тизанурообразных предков.

Гомология пениса жуков с гонапофизами [Smith, 1969] не вполне определена. Пенис *Tenebrio* закладывается как два бугорка позади генитального отверстия, что позволяет гомологизировать его (а также аналогично расположенные бугорки у самки) с гонапофизами девятого сегмента. Однако, например, у одного из видов *Selatosomus* (Elateridae) на нимфоидной стадии (рис. 9, 24) зачатки пениса лежат не по бокам, а спереди и сзади от генитального отверстия, что не свойственно гонапофизам. У куколки *Buprestidae* картина сходна, но зачаток, лежащий впереди от генитального отверстия, разделен вдоль (у *Tenebrio* парные зачатки пениса лежат позади гонопора). Пенис имаго ряда групп, например, многих стафилинид, сохраняет следы парности, у других, как у ряда жужелиц, имеет вид совершенно цельной трубки. В некоторых случаях его вершинная часть явно образована вывернутыми частями внутреннего мешка ("internal sac": [Sharp, Muir, 1912]) — заключенного внутри эдеагуса участке семевыносящего канала, часто имеющего специфическое вооружение. Это отмечено нами у ряда *Paederinae* (стафилиниды). Однако участие гонапофизов в образовании пениса жуков все-таки весьма вероятно. Гомология парамер и наружных частей генитального аппарата самки (кокситов и стилусов по: [Tapner, 1927]) не вызывает трудностей. Они соответствуют гонококситам, несущим гоностили у других насекомых. При этом у самцов гоностилусу, по-видимому, отвечает часть, которая образуется из внутреннего бугорка гоноподий субимагоидной стадии. Эта часть явно отчленена у ранних имаго и сливается с остальной парамерой к концу периода имагинальной дифференцировки. Характерно, что у некоторых групп жуков (например, алеохарины из стафилинид) вершина парамер отчленена.

Ряд авторов (см. [Scudder, 1971]) придерживается мнения о полном или частичном образовании пениса за счет конечностей десятого сегмента. Расположение у *Tenebrio* бугорков, дающих впоследствии пенис, позади генитального отверстия и оснований парамер не позволяет определенно отбросить эту точку зрения. Однако в эмбриогенезе общий зачаток десятого и одиннадцатого сегментов несет одну пару придатков. Для них прослежено превращение в пигоподии, которые не входят у *Tenebrio* в состав эдеагуса.

Мезостили, описанные А. Берлезе [Berlese, 1896] у *Carabus* как придатки десятого сегмента, в действительности представляют собой свободные вершины парамер. Базальные их части плотно прилегают и прирастают к свернутому внутрь тела и мембранизованному участку девятого стернита, образующему тегмен. Склериты же, обозначенные Берлезе, как парамеры, — результат вторичной склеротизации мембраны, окружающей генитальное отверстие.

Существует мнение о соответствии девятого брюшного сегмента личинок жуков слившимся девятому-одиннадцатому сегментам [Berlese, 1909] или их еще не расчленившемуся зачатку [Захваткин, 1953]. Это затрудняет гомологию гоноподий и особенно урогомф, которые считают то тергалными придатками девятого

сегмента, то конечностями разных сегментов, в том числе одиннадцатого, т.е. истинными церками [Smith, 1969; и др.]. Наши данные по эмбриологии нескольких семейств жуков (жужелиц, стафилинид, мертвоедов, пластинчатоусых, чернотелок, долгоносиков) показывают, что зачаток девятого сегмента эмбрионов соответствует личиночному, несущему урогомфы, и не отличается существенно от зачатков предыдущих сегментов. Комплексным обычно является следующий сегмент эмбриона, по-видимому, состоящий из зачатков десятого и одиннадцатого и трех проктодеальных [Мельников, 1974] сегментов¹⁰. Иногда он несет собственную пару придатков, возможно, гомологичных церкам. Эти придатки у личинок *Tenebrio* функционируют как пигоподии. Они сосуществуют у нее, а также на пронимфоидной стадии вместе с урогомфами и явственно принадлежат к следующему, лежащему более терминально сегменту. Поэтому, даже если считать их не церками, а придатками десятого сегмента, как это более принято для пигостилей перепончатокрылых, соций бабочек и др., то все равно лежащие впереди них и отделенные явственно межсегментной границей урогомфы могут быть придатками только девятого сегмента. Место их закладки лучше всего прослежено на крупных поверхностных зародышах *Silpha carinata* Hbst. У этого вида урогомфы появляются на заднем крае девятого сегмента в точке, которая на лежащих впереди сегментах соответствует границе тергальной и плеиральной областей (на девятом сегменте это разделение заметно хуже, чем на предыдущих). По положению зачатки урогомф *Silpha* соответствуют выростам краев тергитов, видимо, гомологичным у *Tenebrio* брюшным параноталиям и крыльям на стадии крылатой личинки, пронимфоидной и нимфоидной. Поэтому пока наиболее вероятно тергальное происхождение урогомф. Характерно, что урогомфы *Tenebrio* на скрытых пронимфоидной и нимфоидной стадиях двухчлениковые, как у более дифференцированных поздних сильфоидных и стафилиноидных личинок. Это разделение отсутствует у личинки *Tenebrio* и вновь утрачивается на субимагоидной стадии. Для этих структур характерно удивительное постоянство внутри отряда. Так, у некоторых представителей мягкотелок и долгоносиков они отсутствуют у личинок, но имеются на пронимфоидной стадии и у куколок. Сильное развитие их у личинок жуков и частые случаи гипертрофии у них девятого тергита объясняются важность опорной и сенсорной функции урогомф для этих скрытоживущих форм [Гиляров, 1949].

Как мы видим, исследование гениталий в скрытых стадиях онтогенеза (рис. 10) проливает свет на ряд спорных вопросов их морфологии и происхождения, поскольку оно еще раз показывает непрерывность развития этих структур в ходе метаморфоза и их образование из зачатков, появляющихся в эмбриогенезе и присутствующих у личинки. Однако гениталии (как и крылья) представляют собой сугубо имагинальные органы. Об их метаморфозе в узком смысле слова не говорят, поскольку основная дифференцировка гениталий относится к периоду формирования имаго, а у личинок они отсутствуют в сформированном и функционирующем состоянии. Более спорна преемственность при метаморфозе других придатков: антенн, ротовых частей и особенно ног. Нет общего мнения о том, можно ли рассматривать эти придатки как недоразвитые имагинальные образования или последние возникают независимо от первых из имагинальных дисков. Тем более сложен вопрос о гомологии у личинок и имаго отдельных частей этих придатков (например, члеников ноги). Наши материалы, приведенные

¹⁰ Иногда (например, у эмбриона *Melolontha*) зачаток десятого сегмента также свободен.

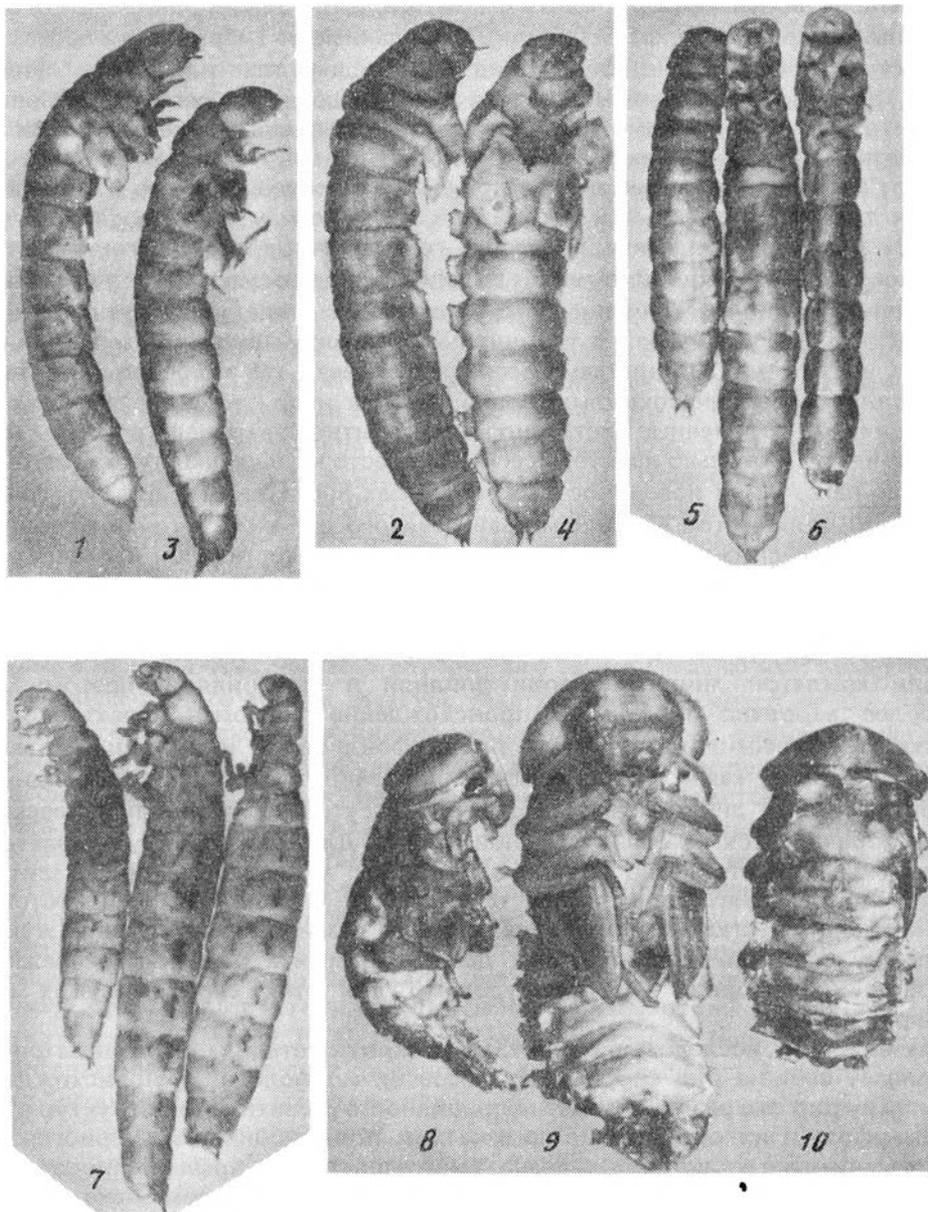


Рис. 10. Промежуточные стадии метаморфоза мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.), выделенные из предкуколки и куколки под действием АЮГ (по: [Тихомирова, 1976])

1, 2 — стадия крылатой личинки (1 — сбоку, 2 — сверху); 3, 4 — прониимфондная стадия (3 — сбоку, 4 — снизу); 5—7 — нимфондная стадия (5 — сверху, 6 — снизу, 7 — сбоку); 8—10 — субимагоидная стадия в шкурке куколки (8 — сбоку, 9 — снизу, 10 — сверху)

выше, довольно определенно указывают на возможность такой гомологизации. Однако в силу специфики метода они позволяют делать заключения лишь по аналогии. Чтобы получить более прямой результат, было предпринято небольшое экспериментальное исследование морфогенетических потенций отдельных частей личиночной ноги в период метаморфоза на примере того же *Tenebrio molitor*.

Как известно, грудные ноги личинок насекомых с полным превращением отличаются от имагинальных меньшим расчленением и иным типом функционирования: если взрослые насекомые, как и нимфы насекомых с неполным превращением, при ходьбе опираются на отогнутую наружу лапку, т.е. нога согнута внутрь только в одном коленном сочленении (рис. 11, 1), то нога личинки голометабола подобно ногам многоножек и ракообразных (а также личинок *Thysanura* [Шаров, 1953]) согнута внутрь в обоих предвершинных суставах и насекомое при ходьбе опирается на вертикальный или наклоненный косо внутрь претарзус (рис. 11, 2, 3). Эти различия порождают много трудностей при гомологизации частей личиночной и имагинальной конечностей у голометабола, что, как уже говорилось, приводит к серьезным разногласиям в этом вопросе.

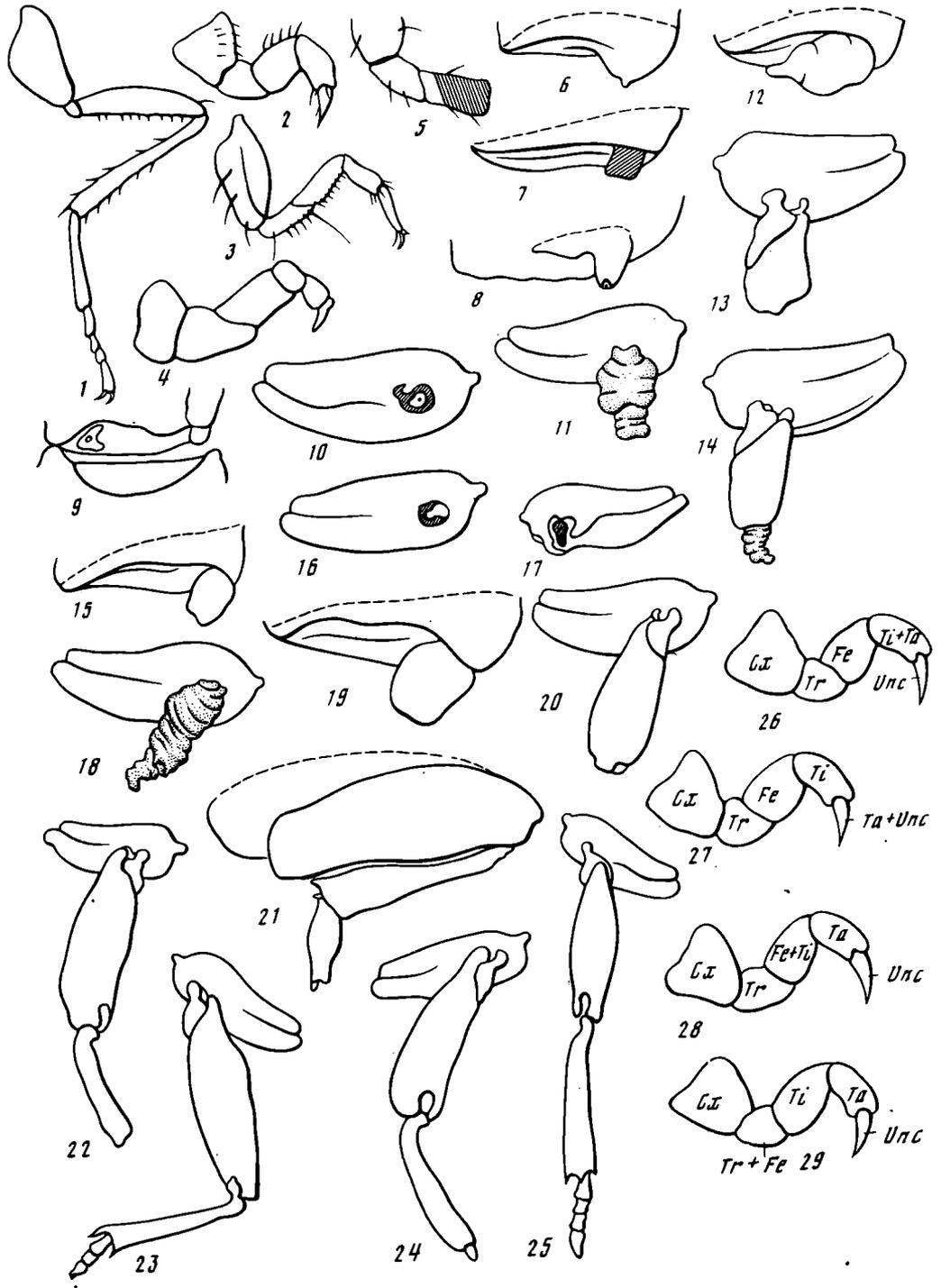
Наиболее типично расчленение ноги личинки на пять члеников (рис. 11, 2), которые обычно гомологизируются с тазиком, вертлугом, бедром, объединенными в один членик голенью и лапкой и претарзусом (см. например: [Obenberger, 1958; Гиляров, 1964; Расницын, 1969; и др.]).

В более редком случае сильнее дифференцированной шестичлениковой ноги предполагается [Sitz, 1931; Snodgrass, 1935; van Emden, 1942; Crowson, 1955; Obenberger, 1958; Пономаренко, 1969; и др.], что у таких форм голень и лапка отделены друг от друга. При этом коготок обычно бывает парным (рис. 11, 3). Такая гомологизация личиночных ног основывается прежде всего на сравнительно-морфологических и анатомических данных о постоянстве места коленного сочленения и расположения мускулатуры. Поскольку мы в результате собственных наблюдений и опытов присоединяемся к этой точке зрения, то далее (как в предыдущих разделах) членики личиночной ноги будут определяться в соответствии с ней.

Довольно распространено представление, что последний членик личиночной ноги представляет собой *tarsungulus* [Якобсон, 1905—1916; Jeannel, 1949; Крыжановский, Рейхардт, 1976; и др.]. При этом Р. Жаннель, исходя преимущественно из точки зрения о полной гомологии расчленения ног у ракообразных и насекомых, считает четвертый членик ноги *Coleoptera Adephaga* и других насекомых, имеющих шестичлениковую ногу, коленом (*genu*). Остальные авторы рассматривают ее расчленение так, как было описано выше, а существование тразунгулуса признают лишь для пятичлениковых ног других насекомых (в частности, *Coleoptera*, *Polyphaga*).

Менее распространена другая гипотеза о гомологии частей конечности личинок и имаго, основанная преимущественно на материалах о развитии ног в онтогенезе. Согласно ей третий членик личиночной ноги представляет собой не бедро, а феморотибиальный зачаток, который описан Гонниным [Gonin, 1894] и Ч.В. Кимом [Kim, 1959, 1960] в предкуколке бабочек. Последний автор рассматривает как свидетельства в пользу существования феморотибиального зачатка данные по метаморфозу двукрылых [Weismann, 1864] и эмбриональному развитию *Locusta* [Roonwall, 1937]. Если считать третий членик личиночной ноги феморотибиальным зачатком, то ее четвертый членик при пятичлениковых ногах нужно рассматривать как нерасчлененную лапку, а при шестичлениковых — четвертый и пятый как два тарзомера.

Наконец, возможна и еще одна точка зрения, связанная с тем, что отчленение вертлуга обычно незаметно на нимфоидной стадии и у ранних куколок. Кроме того, известно, что трохантерофеморальное сочленение вторично временно утрачивается в онтогенезе некоторых насекомых, например псиллид [Weber, 1930].



Поэтому можно предположить, что второй членик личиночной ноги представляет собой еще не разделенные вертлуг и бедро, а последующие соответственно голень и одно- или двухчлениковую лапку.

Существенно отлична от всех перечисленных точка зрения, особенно расширившаяся в последнее время в результате экспериментального изучения в онтогенезе и явлений регенерации. Она состоит в том, что вся нога взрослого насекомого образуется из имагинального диска [Bodenstein, 1935; Штейнберг, 1950], расположенного (согласно нумерации Боденштейна) на втором членике ноги гусеницы. В действительности, этот участок гиподермы, видимо, принадлежит третьему членику, судя по рисункам самого автора, так как у гусениц второй членик (соответствующий вполне выраженному второму членику ноги ручейников [Sitz, 1931]) невелик и кольцеобразен. Боденштейн гистологически проследил в указанном им месте закладку и развитие крупного зачатка имагинальной ткани, однако полного гистологического изучения ноги он не сделал, поэтому вопрос о наличии или отсутствии аналогичных зачатков в других члениках остается открытым. Кроме того, он проделал большое число опытов по экстирпации четырех или пяти дистальных члеников ноги (т.е. разрез во всех случаях проходил проксимальнее предполагаемого имагинального диска) гусениц в разные сроки с последующим наблюдением явлений регенерации, а также по пересадке дистальных частей ноги с разным числом члеников на культю другой ноги, содержащую или не содержащую имагинальный диск. Показано, что экстирпация частей ноги в младших возрастах не приводит к их регенерации в течение последующего личиночного развития. Второй-пятый членики хорошо регенерируют при куколочной линьке, если экстирпация сделана не позднее начала последнего личиночного возраста. При удалении всех пяти члеников (когда регенерация происходит за счет грудной гиподермы или очень маленьких остатков коксы) даже у имаго получают лишь крошечные уродливые конечности. Из этих опытов явствует, что регенерация ноги в период метаморфоза возможна за счет частей ноги, лежащих проксимальнее имагинального диска, но затруднена в отсутствии гиподермы ног вообще. К сожалению, автор не провел опытов по экстирпации в последнем гусеничном возрасте (когда регенерации уже не происходит) частей гусеничной ноги, лежащих дистальнее имагинального диска. Только такие опыты могли бы ответить на вопрос, участвует ли материал этих частей в формировании имагинальной ноги или она целиком образуется из имагинального диска, как это полагает Д.М. Штейнберг [1950], основываясь на данных Боденштейна. Этому последнему взгляду определенно противоречат данные Боденштейна по трансплантации в третьем-четвертом гусеничных возрастах трех или четырех вершинных члеников передней ноги (т.е. части, содержащей или не содержащей имагинальный диск) на двух- или трехчлениковую культю (т.е. опять-таки с диском или без него) задней

Рис. 11. Нога насекомого в норме (1—4, 26—29) и после удаления у *Tenebrio molitor* разного числа члеников личиночной ноги (5—25) (по: [Тихомирова, 1983])

1 — имаго; 2 — сильфонидная личинка; 3 — карабонидная личинка; 4 — прониимфонидная стадия *T. molitor*; 5 — некроз большей части бедра после удаления претарза; 6—8 — I серия опытов, куколка (6 — сохранилась только кокса, 7 — кокса и уродливая часть трохантера, 8 — уменьшенная кокса); 9—11 — то же, имаго (9 — недоразвитая кокса, 10 — кокса с частью трохантера в сочленовой ямке, 11 — кокса и перепончатый регенерат нимфонидной ноги); 12, 15 — II серия, куколка (12 — кокса и недоразвитое бедро, 15 — кокса и трохантер); 13, 14, 16—18 — то же, имаго (13 — кокса и недоразвитое бедро, 14 — то же, плюс перепончатый регенерат остальной ноги имаго, 16 — кокса и трохантер, 17 — только кокса, 18 — кокса, трохантер и перепончатый регенерат нимфонидной ноги); 19, 21 — III серия, куколка (19 — кокса, трохантер и укороченное бедро, 21 — нога с неполной лапкой); 20, 22—24 — то же, имаго (20 — кокса, трохантер и укороченное бедро, 22 — нога без лапки, 23 — нога с неполной лапкой, 24 — только с одним члеником лапки); 25 — IV серия, нога имаго с лапкой, но без коготков; 26—29 — разные способы гомологизации члеников личиночной ноги. Обозначения см. рис. 8

ноги. Эти опыты показали, во-первых, что во всех случаях материал регенерата доминирует при образовании имагинальной ноги, т.е. за счет трансплантата образуется меньшая часть ноги, чем была пересажена. Если на культе был сохранен членик с имагинальным диском (бедро, согласно принимаемой нами гомологии), то за его счет образуется почти вся имагинальная нога, кроме вершины лапки. Если этот членик был удален на культе, но отсутствовал и на трансплантате, то влияние последнего начинало сказываться с вершины голени. При пересадке ноги, начиная с бедра (несущего "имагинальный диск"), на культуру, лишенную этого членика, у имаго определенное воздействие трансплантата заметно с вершины бедра. Для обсуждаемого здесь вопроса наиболее важен первый случай, когда пересаженный материал был лишен своего имагинального диска и должен был быть полностью отброшен при куколочной линьке даже на собственном месте на передней ноге, а не только при пересадке на заднюю, если считать, что имагинальные конечности образуются целиком из имагинальных дисков. Однако он все-таки принимал участие в формировании имагинальной ноги наряду с материалом регенерата. Это тем более интересно, что на культе задней ноги бедро, содержащее имагинальный диск, было сохранено, а, значит, опять-таки должно было восстановить всю ногу без всякого участия материала трансплантата, чего в действительности не произошло. В целом, очень тщательные и интересные опыты Боденштейна лишь указывают, что восстановление конечностей в период метаморфоза происходит тем лучше, чем большая часть материала личиночных ног в нем участвует, и ничего не говорит о доминирующем влиянии в этом смысле имагинального диска (на чем, кстати говоря, настаивает и сам автор). Зато это мнение очень определенно выражено Д.М. Штейнбергом [1949, 1950] на основании данных Боденштейна, собственных опытов по регенерации конечностей у жуков, а также у насекомых с неполным превращением. Как уже говорилось, Д.М. Штейнберг обнаружил у этих форм имагинальный диск между первым и вторым члениками личиночной ноги (т.е. по принятой выше гомологии между коксой и трохантером, так как у личинок жуков второй членик ноги вполне выражен). Таким образом, его местоположение иное, чем у гусениц (на бедре), что в случае образования из него всей ноги указывало бы на отсутствие гомологии ног в разных отрядах. Кроме того, в этом месте имеется зона регенерации конечностей у насекомых с неполным превращением, лишенных имагинальных дисков. Образование их конечностей в эмбриогенезе, где оно в отличие от голометабола обычно и завершается, отнюдь не зависит от этой зоны регенерации. Все это подчеркивает различие между такой зоной регенерации и имагинальным диском и позволяет предполагать, что восстановление за счет этого участка ног личинок голометабола также относится к кругу явлений, связанных с регенерацией, а не с нормальным формированием конечностей при метаморфозе.

Таким образом, перечисленные факты не дают однозначного ответа на вопрос о гомологии личиночной ноги или отдельных ее частей с ногой имаго.

Наши опыты по выделению скрытых в предкуколке и куколке стадий постепенной дифференцировки имагинальных структур с помощью аналогов ювенильного гормона (см. выше) показали, что грудная нога *Tenebrio* в предкуколке (на пренимфоидной стадии) претерпевает разделение предвершинного членика (т.е. тиботарзуса по принятой выше гомологии) на два. Таким образом, из типичной личиночной ноги сильфоидного типа (рис. 11, 2) она превращается в ногу карабидного типа (рис. 11, 4). Понятно, что такая дифференцировка дистальнее "имагинального диска" Штейнберга была бы совершенно излишней, если бы личиночная нога подлежала уничтожению, а имагинальная строилась бы заново из имагинального диска. Кроме того, ноги крылатой личинки, пренимфоидной и нимфоидной стадий представляют собой плавный ряд переходов от типичной

личиночной к типичной имагинальной ноге. Иными словами, нога при метаморфозе постепенно увеличивает длину и расчленение, так что для предполагаемого момента разрушения личиночной ноги и построения на ее месте имагинальной просто не остается времени. Правда, на нимфоидной стадии и в начале субимагоидной стадии вторично маскируется отчленение вертлуга от бедра, что можно, как уже говорилось, считать доказательством объединения трохантера с бедром в личиночной ноге. Это тем более возможно, что расчленение лапки в онтогенезе происходит очень быстро и на описанных промежуточных стадиях развития *Tenebrio* его последовательные этапы не прослеживаются. Поэтому нет никаких доказательств того, что разделение предпоследнего членика на пронимфоидной стадии представляет собой отчленение голени, а не расчленение лапки на два тарзомера.

Все это заставило нас, как уже говорилось, предпринять небольшое экспериментальное исследование морфогенетических потенций личиночной ноги. С этой целью производилась экстирпация отдельных ее частей незадолго до куколочной линьки, т.е. в период, когда регенерации конечностей уже не происходит и образование определенных частей ноги куколки возможно только за счет материала соответствующих частей ноги личинки, сохранившихся после экстирпации, однако еще до момента передифференцировки личиночного клеточного материала в имагинальный. При этом, в противоположность предыдущим авторам, основное внимание уделялось как раз удалению члеников, лежащих дистальнее предполагаемого имагинального диска, чтобы выяснить его способность к образованию имагинальных структур в отсутствие личиночного материала соответствующих члеников.

Опыты проводились также на *Tenebrio molitor* из-за неприхотливости этого вида и его устойчивости к поражениям, так как большинство насекомых очень чувствительно ко всяким повреждениям именно в предкуколочный и куколочный период, когда не происходит зарубцовывания ран и легче возникают септические заболевания. У изучавшегося нами вида гибели от септических заболеваний не было, однако нередко наблюдался некроз тканей проксимальнее места экстирпации (нередко на один-два членика). Место образования некроза маркируется на личиночной шкурке черным кольцом (рис. 11, 5), что позволяет оценить количество и расположение здорового материала, участвовавшего в образовании куколочной ноги. Так, например, если экстирпация произведена на уровне претарзуса, а некроз наблюдается в основании тибiotарзуса (очень частый случай в опытах), то самой дистальной частью, принимавшей участие в образовании ноги куколки, оказывается бедро, а не тибiotарзус, от которого сохраняется неповрежденной лишь кутикула. Поэтому конечное число повторностей для каждого из вариантов опыта оказалось несколько иным, чем при его постановке. Всего было оперировано 90 особей, у меньшей их части (по 15 особей) было удалено по четыре (начиная с трохантера) или по три (начиная с бедра) членика личиночной конечности. У 15 особей был удален или сильно прищемлен до образования некроза (чтобы уменьшить вытекание гемолимфы) претарзус, а у остальных 45 особей — тибiotарзус в базальной части, посредине и перед вершиной (также по 15 особей). Однако, как уже говорилось, удаление вершинных частей ноги, особенно претарзуса, удается плохо, так как эти членики невелики и выступающая при порезе гемолимфа (и, видимо, также клеточный материал) нередко составляют значительную часть их содержимого. Поэтому удаление претарзуса удалось лишь в четырех случаях, а тибiotарзуса — только в 27 (причем часть животных с поврежденным тибiotарзусом образовались из числа тех, у которых экстирпировался претарзус за счет некроза проксимальнее лежащих частей голенелапки). Большинство опытов с удалением ноги дистальнее трохантера и дистальнее коксы вполне удалось. Кроме того, к ним прибавилась

часть случаев некроза бедра или вертлуга при удалении дистальнее лежащих члеников, так что в первой из них оказалось 24, а во второй 13 экз.

Поскольку время от операции до окукливания измерялось лишь впоследствии (после окукливания), в нескольких случаях операция была ошибочно произведена слишком рано, в период, когда еще была возможной регенерация ноги (при температуре 20—23° С, в которой содержались подопытные личинки, этот срок составлял примерно 10 сут).

Некоторые личинки, напротив, были оперированы слишком поздно, за 1—2 сут до куколочной линьки, т.е. в период, когда передифференцировки ноги в нимфоидную уже произошла, хотя оформленная нога нимфоидной стадии и другие признаки этой стадии, в частности затемненные зубчатые брюшные параноталии, еще не видны под кутикулу личинки. В это время ноги будущей куколки начинают подтягиваться к телу, постепенно выходя из кутикулы конечностей личинки, так что, например, претарзус будущей куколки на нимфоидной стадии расположен в пределах бедра личинки. Поэтому в таких случаях результат опыта зависел не от того, кутикула каких члеников (уже пустая) была удалена, а от того, насколько уже втянута нога будущей куколки.

В общей сложности в нужное время и на нужной стадии (за 3—9 сут до окукливания), когда конечности личинки сохранили остатки подвижности и не имели никаких следов формирования нимфоидной ноги, было произведено 64 опыта. Результаты их далее будут описаны по сериям [Тихомирова, 1983].

Серия I. Удаление четырех вершинных члеников ноги личинки (вертлуга, бедра, голенелетки и претарзуса).

Оперировано 13 животных. Во всех случаях у куколок получена нога, на которой имеется только кокса (рис. 11, 6). При этом в трех случаях на коксе куколок наблюдается маленький вырост (рис. 11, 7), значительно меньший, чем нормальный трохантер. У четырех куколок кокса была немного укорочена или сужена на вершине (рис. 11, 8), хотя некроз на вершине коксы отмечен на шкурке личинки лишь в двух случаях.

Шесть куколок из этой серии было оставлено для выведения имаго. В одном случае у имаго была выражена только кокса (рис. 11, 9), в трех — кокса и небольшая часть вертлуга, помещающаяся внутри ее сочленовой ямки (рис. 11, 10). В этом случае трудно сказать, имеем ли мы здесь дело со столь ранней детерминацией частей имагинальной ноги, т.е. часть материала будущего трохантера уже заключена внутри личиночной коксы, образуя его сочленовный выступ, или часть трохантера имаго, лежащая внутри коксы, регенерирует из ее материала. Последнее вполне возможно, потому что еще в одном опыте из этой серии, когда у куколки была выражена только кокса (рис. 11, 9), у имаго получена кокса, трохантер и основание бедра, а в другом, когда у куколки был сохранен маленький участок дистальнее коксы (значительно меньший, чем нормальный трохантер), — укороченный трохантер и очень слабо выраженный несклеротизованный регенерат пронимфоидной ноги с бедром, голенью и нерасчлененной лапкой (рис. 11, 11).

В целом, данные этой серии опытов показывают, что материал коксы личинки в типе образует коксу (и, возможно, заключенную в ее сочленовой ямке часть трохантера) и неспособен образовать при куколочной линьке дистальнее лежащие части ноги. При имагинальной линьке возможна их частичная регенерация, однако полученные части ноги уродливы и неспособны к функционированию. Таким образом, видимо, можно считать доказанным, что кокса личиночной ноги гомологична коксе куколки и имаго.

Серия II. Удаление трех вершинных члеников ноги личинки (бедра, голенелетки и претарзуса).

Оперировано 24 животных. Из них у восьми была сохранена базальная часть

бедр (в результате удаления тибготарзуса с некрозом вершинной части бедра). В трех из этих восьми опытов у куколок было только основание бедра (рис. 11, 12), в одном случае сохранившееся (рис. 11, 13) и в двух утраченное у имаго. В остальных пяти опытах получилось сильно деформированное и уменьшенное бедро с довольно бесформенным регенератом на вершине, лишь в одном случае несколько напоминающее уродливую укороченную голень с каким-то подобием зачатка лапки сбоку вершины. У трех имаго, полученных из таких куколок, этот регенерат не сохранился и было выражено в большей или меньшей степени только основание бедра, у двух жуков на очень маленьком слеротизованном бедре был расчлененный перепончатый регенерат (см. рис. 11, 14), в одном случае даже с подобием двух коготков.

В остальных 16 опытах этой серии, когда бедро у личинок было удалено целиком и в куколочной дифференцировке участвовал материал только коксы и трохантера, у куколки получены кокса и основание вертлуга или цельный вертлуг (рис. 11, 15). Из восьми куколок этой серии были выведены имаго. У жуков получены или кокса и трохантер (три случая) (рис. 11, 16), или только кокса с заключенной в ней частью трохантера (два случая — рис. 11, 17), в двух случаях нормальные кокса и трохантер продолжались перепончатыми и складчатыми бедром, голенью (с тибальными шпорами), нерасчлененной лапкой и, видимо, претарзусом, т.е. уменьшенной ногой ранней нимфоидной стадии (рис. 11, 18). В одном случае у имаго был получен только маленький бесформенный регенерат на вершине трохантера.

Характерно, что основные случаи подобия регенерации конечности, наблюдавшиеся нами в опытах, относятся к этой и предыдущей сериям. Это, возможно, говорит в пользу существования на уровне первого-второго члеников ноги зоны роста имагинальной ткани, наиболее способной к регенерации остальных частей ноги, как это описано Д.М. Штейнбергом. Однако эта зона роста не является имагинальным диском ноги, так как она неспособна образовать нормальную ногу без участия материала дистальнее лежащих частей ноги личинки в период метаморфоза. Интересно, что при имагинальной линьке она восстанавливает не имагинальную, а лишь подобие нимфоидной конечности.

В целом эта серия опытов довольно определенно показывает, что имагинальный трохантер, несмотря на его маскировку на нимфоидной стадии и у ранних куколок, гомологичен трохантеру (второму членику) ноги личинки.

Серия III. Удаление двух вершинных члеников ноги личинки (тибготарзуса и претарзуса).

Распадается на две группы — когда у предкуколок сохранялся материал базальной части тибготарзуса и когда тибготарзус был удален целиком и в метаморфозе участвовал лишь материал личиночной ноги, включающий бедро (полностью или частично). К этой последней группе относятся шесть опытов (кроме того, четыре, описанные в предыдущей серии, когда у предкуколок присутствовал материал базальной части бедра). Во всех случаях у куколок получено в большей или меньшей степени укороченное, но несомненное бедро (рис. 11, 19), которое сохранялось у имаго (три случая выведения) (рис. 11, 20). В целом результаты этих десяти опытов вполне определенно указывают на соответствие третьего членика ноги личинки бедру куколки и имаго. Они также демонстрируют неспособность оперированных конечностей восстанавливать дистальнее лежащие части, несмотря на наличие в оставшейся части ноги "имагинального диска". Более того, они вкпе с предыдущими опытами серии II косвенно указывают на то, что этот "диск" представляет собой именно зону наиболее интенсивной регенерации, а не участок, обеспечивающий нормальный метаморфоз всей ноги, поскольку, как уже говорилось, наибольшее количество случаев регенерации конечностей (хотя и уродливой) наблюдалось именно в

предыдущей серии, когда место повреждения находилось вблизи этой зоны и дистальнее лежащий материал мог развиваться из нее. В данной серии, когда место повреждения было отделено от нее участком нормального бедра, ее стимуляции не происходило и регенерации не наблюдалось. Эта ситуация типична как раз для зоны регенерации, но не для имагинального диска ноги, который по определению должен восстанавливать всю имагинальную конечность независимо от места ее повреждения.

Не менее определено о том же говорит и вторая группа опытов этой серии, когда была удалена (или повреждена до образования некрозов) только дистальная часть четвертого членика предкуколки (тибиотарзуса). Из 17 опытов этой группы в пяти случаях у куколок получены голень и часть лапки (рис. 11, 21), в трех — только голень, в семи — лишь большая или меньшая часть голени, в одном случае непонятной формы придаток на конце деформированного бедра и в одном — лишь укороченное бедро. Из 16 экз. имаго, полученных из куколок этой группы, у 14 имелась в большей или меньшей степени выраженная голень (рис. 11, 22), почти всегда меньшая, чем у куколки. При этом из пяти куколок, имевших часть лапки, четыре были оставлены для выведения имаго и у трех из них эта часть лапки сохранилась и при имагинальной линьке (рис. 11, 23). Во всех десяти случаях, когда у куколок была получена только голень, в ее образовании принимал участие лишь материал основания тибииотарзуса (менее 1/4). При этом в пяти опытах укороченная голень была образована при сохранении лишь очень незначительной (не более 1/10) базальной части материала личиночного тибииотарзуса. Эти последние данные могли бы быть истолкованы как свидетельство в пользу феморотибиального зачатка конечностей насекомых, однако тогда он должен был бы локализоваться в дистальной половине личиночного бедра, поскольку (как мы видели в опытах второй серии) при ее отсутствии у куколок не образуется не только голени, но и вершины бедра. Однако в этом случае остается непонятным, почему все-таки образуется основание бедра. Можно было бы объяснить это образование бедра за счет встречного роста двух участков — основания бедра личинки и феморотибиального зачатка у его вершины. Однако никакой детерминации материала бедра на эти две части не обнаруживается, градиент его дифференцировки равномерен от основания к вершине. Поэтому более вероятно, что бедро образуется преимущественно за счет зачатка имагинального материала близ его основания, подобно "имагинальному диску", обнаруженному Боденштейном у бабочек, а голень — из самого основания личиночного тибииотарзуса на границе с бедром. В случаях, когда у куколки сохранялась часть лапки, место повреждения находилось обычно дистальнее середины членика. В одном случае, когда оно было посередине тибииотарзуса, у куколки и имаго (рис. 11, 24) был получен нормальный первый членик лапки, но ничего дистальнее его. Лишь в одном случае довольно неправильное подобие лапки, ставшее более четким у имаго, получено, когда зона повреждения находилась в базальной трети (на расстоянии 1/4 от основания) тибииотарзуса личинки. Однако этот случай скорее напоминает регенерацию лапки, так как, во-первых, зачаток стал более оформленным при последующей имагинальной линьке (чего в других опытах без регенерации обычно не происходит), а во-вторых, опыт был произведен сравнительно рано (за 9 сут до окукливания), так что сохранение у отдельной особи способности к регенерации в это время вполне возможно.

В целом результаты этой серии опытов позволяют с достаточной определенностью говорить о том, что четвертый членик личиночной ноги *Telebrio* соответствует голени и лапке имаго, причем весьма вероятно, что голень образуется за счет его базальной части, а лапка — за счет дистальной.

Серия IV. Удаление последнего членика личиночной ноги (претарзуса).

Из 15 опытов этой серии только в четырех случаях повреждение ноги предкуколки действительно локализовалось в пределах претарзуса, все остальные опыты привели к потере клеточного материала и некрозам в более проксимальных частях ноги. Поэтому они были рассмотрены в предыдущих сериях.

В одном из четырех опытов коготок на шкурке предкуколки отсутствовал, а в области бедра и голенелапки наблюдалось некоторое потемнение (но не почернение, как обычно при некрозах). У куколки получено довольно большое, но неправильное бедро и бесформенный придаток дистальнее его. Во втором случае получены лишь кокса, трохантер и основание бедра, хотя на шкурке предкуколки наблюдалось лишь небольшое потемнение у вершины трохантера. В двух остальных случаях ноги предкуколок были полностью нормальными (без всяких некрозов и потемнений) за исключением отсутствия экстирпированного претарзуса. Одна из полученных куколок была лишена претарзуса, причем это состояние сохранилось и у имаго (рис. 11, 25). В другом случае куколка была лишена также последнего членика лапки, а у имаго получены лишь два базальных членика лапки видоизмененной формы.

Таким образом, несмотря на малочисленность опытов этой серии они довольно определенно указывают на гомологию претарзуса личинки и имаго и противоречат мнению о том, что последний членик ноги личинки представляет собой тарзунгулус, так как в его отсутствие образуется вся лапка или по крайней мере большая ее часть, причем оба опыта были проделаны за 3 сут до окукливания, так что регенерация в этих случаях исключена.

В целом, данные наших опытов позволяют вполне определенно говорить об участии материала всех члеников личиночной ноги, а не только "имагинального диска" в образовании ноги куколки и имаго.

Обнаружено достаточно четкое соответствие материала первого членика ноги личинки тазику куколки и имаго, второго — вертлугу, третьего — бедру. Базальная часть четвертого членика ноги личинки *Tenebrio* (имеющей сильфоидные пятичлениковые ноги) соответствует голени, лапка образуется из материала вершинной половины четвертого членика. Пятый членик (весь целиком) соответствует претарзусу, который у куколки весьма велик. Таким образом, наши данные подтверждают первую из рассмотренных вначале гипотез о гомологии личиночных и имагинальных ног (рис. 11, 26). Гипотезе о том, что последний членик ноги представляет собой тарзунгулус (рис. 11, 27), как уже говорилось, противоречат данные опытов серии IV, когда лапка образовывалась в его отсутствие, и особенно части опытов серии III, когда часть лапки у куколки и имаго образовывалась на ноге, на которой были удалены не только претарзус, но и вершина тибитарзуса. Кроме того, согласно этой гипотезе, четвертый членик личиночной ноги представляет собой голень и, следовательно, не способен к образованию лапки куколки, которое в действительности неоднократно наблюдалось в наших опытах.

Гипотеза о существовании феморотибиального зачатка (рис. 11, 28) не столь однозначно опровергается результатами наших опытов, поскольку в ряде случаев часть голени у куколки и имаго образовывалась при сохранении очень небольшой части материала четвертого членика. Однако, во-первых, при этом весь четвертый членик личиночной ноги (включая его основание) должен соответствовать лапке, которая в наших опытах не образовывалась у куколки в отсутствие дистальной части этого членика личинки. Во-вторых, как уже говорилось, этому противоречат данные третьей серии, если не признавать двойственного происхождения бедра имаго. Существование феморотибиального зачатка не подтверждается и нашими наблюдениями за развитием ног в эмбриогенезе сверчков и жуков и в предкулолочном развитии ос и двукрылых (см. далее). Более того, эти наблюдения показывали, что состояние конечностей, изображенное Ч.В. Кимом

[Kim, 1960] как иллюстрация наличия феморотибиального зачатка, соответствует очень позднему периоду их дифференцировки, значительно позже того момента, когда возникают все членики будущей куколочной ноги. Это состояние — результат вторичной маскировки расчленения ноги перед окукливанием. Такая маскировка, как уже говорилось, наблюдается и на нимфоидной стадии (в предкуколке) *Tenebrio*, когда отделение трохантера от бедра незаметно, а границу бедра и голени удается отличить от остальных складок лишь по местоположению тибальных шпор. Однако в этот период (как и на рисунке Ч.В. Кима) хорошо видны все членики лапки (еще не достигшие своей полной длины) и претарзус. В онтогенезе ос и двукрылых (см. далее) голень появляется как самостоятельный членик очень рано (на пронимфоидной стадии), отделение трохантера от бедра незаметно (как на нимфоидной стадии, а также у ранних куколок жуков, старших возрастов нимф *Psyllidae* и на полиподной эмбриональной стадии сверчков, когда разделение бедра и голени уже намечено).

Последние факты могли свидетельствовать в пользу гипотезы о трохантерофеморальном зачатке (рис. 11, 29), однако существованию его у жуков противоречат данные II серии опытов, показывающие, что при сохранении второго членика личиночной ноги и экстирпации третьего образуется только вертлуг, а не вертлуг и бедро, а также данные III серии, не позволяющие гомологизировать третий членик ноги с голенью, а четвертый — с лапкой, как того требовало бы признание трохантерофеморального зачатка на втором членике. Факты весьма несовершенной регенерации уродливых перепончатых и неспособных к функционированию конечностей при экстирпации ног предкуколки в районе второго членика указывают на возможное нахождение в этом месте "зоны регенерации", за счет которой конечность легче всего восстанавливается при повреждении. Однако эта зона не способна восстановить всю конечность после окончания периода регенерации в ходе нормального метаморфоза и, следовательно, не является имагинальным диском ноги в прямом смысле этого слова.

Таким образом, можно достаточно определенно говорить о гомологии отдельных частей личиночных и имагинальных ног, т.е. о том, что вся функционирующая личиночная нога по существу представляет собой имагинальный диск [Kim, 1960]. Вкупе с изложенными выше данными о постепенном развитии имагинальных ног в предкуколке и куколке *Tenebrio* это указывает на прямую перестройку конечностей личинки в имагинальные без разрушения основных структур в период метаморфоза, а следовательно, и о возможности рекапитуляции у личинок жуков личиночного или эмбрионального строения ног предков.

Все приведенные факты указывают на постепенную перестройку в онтогенезе жуков личиночной организации в имагинальную, которая является непосредственным продолжением эмбрионального развития. Иными словами, у них существует единый магистральный путь имагинального морфогенеза, в общих чертах сходный с развитием насекомых с неполным превращением. Специфика его состоит не столько в наличии куколки (морфологическое своеобразие которой в значительной мере внешнее, фактически же заключенная в ней субимагоидная стадия отличается от имаго не больше, чем, например, субимаго поденок), сколько в распадении периода интенсивного морфогенеза на два (в яйце, с одной стороны, и в предкуколке — с другой), разделенных периодом активной личиночной жизни, когда процессы перестройки более или менее приостанавливаются. При этом в эволюции группы можно наблюдать перекомбинацию основных стадий этой общей дифференцировки между эмбриогенезом и развитием в предкуколке (эмбрионизацию и дезэмбрионизацию развития). Эти процессы обуславливают наиболее кардинальные различия личинок разных групп, выходящих из яйца на разных стадиях дифференцировки. С другой сто-

роны, общность их происхождения как более или менее ранних стадий одного и того же морфогенетического процесса объясняет то единство плана строения, которое объединяет личинок насекомых (отличая их от имаго), несмотря на огромное разнообразие более частных приспособлений к различному образу жизни, имеющих ценогенетический характер. Однако все эти данные касаются онтогенеза жуков, который обычно рассматривается как более примитивный по сравнению с высшими формами голометаболии, когда большая часть органов взрослого насекомого образуется из имагинальных дисков и для которых по этой причине нередко постулируется полная независимость ряда личиночных и имагинальных структур (см. далее). Поиски следов того же общего процесса имагинального морфогенеза в развитии таких форм особенно важны при изучении рекапитуляций у насекомых. Поэтому следующий раздел посвящен морфогенезу (преимущественно в предкуколке и куколке) высших перепончатокрылых.

РЕКАПИТУЛЯЦИИ ПРИ ВЫСШИХ ФОРМАХ ГОЛОМЕТАБОЛИИ (НА ПРИМЕРЕ РАЗВИТИЯ *DOLICHOVESPULA SAXONICA* F.)

Онтогенез высших перепончатокрылых (*Aculeata* и *Parasitica*) широко известен как пример крайней морфологической простоты личинок. Она сочетается с совершенством (как морфологическим, так и поведенческим: сложные формы заботы о потомстве, общественный образ жизни) и специализацией имаго, указывающими на крайнюю продвинутость этих групп. Поэтому особенности их личинок, несомненно, должны рассматриваться как результат вторичного упрощения.

Путь образования наиболее просто устроенных протоподных личинок многих наездников в результате крайней дезэмбрионизации развития (ювенилизация личинок) общеизвестен [Berlese, 1913; Jeshikov, 1929, 1936; Иванова-Казас, 1952, 1961; и др.]. Его признает и А.А. Захваткин, в других случаях отрицающий дезэмбрионизацию развития у голометабол [1953]. В применении к личинкам ос, которые не столь просто устроены (обладают полной сегментацией тела и выраженными, хотя и крайне упрощенными, придатками головы), это несколько более проблематично. Однако О.М. Иванова-Казас [1961], обобщая материалы по эмбриональному развитию перепончатокрылых, указывает на дезэмбрионизацию как способ образования личинок *Aculeata*, хотя и не связывает ее с малым количеством желтка в яйцах. Эмбриональное развитие этой группы изучено сравнительно хорошо (см. [Иванова-Казас, 1961]) и косвенно указывает на эмбриональную природу простоты их личиночной организации. Конечно, для доказательства ювенилизации личинок в какой-либо группе, недостаточно данных по ее собственному эмбриогенезу, так как при этом стадии, соответствующие более дифференцированным личинкам предковых групп, исчезают из него. Однако, как мы видели на примере развития жуков, они не утрачиваются вообще, а концентрируются во втором покоящемся периоде — в предкуколке, где могут быть "проявлены" при воздействии аналогов ювенильного гормона. Возможность подобного же выделения скрытых стадий у высших перепончатокрылых, которые испытывают весьма сильные перестройки при метаморфозе, когда значительная часть дефинитивных структур формируется из имагинальных дисков, представлялась довольно спорной. Не менее интересно и изучение заключительных этапов метаморфоза, чтобы проследить формирование прогрессивных морфологических признаков, отличающих высших перепончатокрылых от более примитивных пилильщиков. Это особенно существенно потому, что можно было бы с равной вероятностью предположить, что имаго при специализированном развитии из имагинальных дисков появляется сразу в окончательном виде и никаких рекапитуляций признаков, утраченных имагинальной стадией в ходе эволюции по пути анаболии, обнаружить не удастся.

Для проверки этих предположений был использован массовый (более 1000 экз. зрелого расплода и около 300 эмбрионов и молодых личинок) материал из одного гнезда *Dolichovespula saxonica* F., часть которого зафиксирована на разных стадиях, а часть предварительно подвергнута действию аналога ювенильного гормона Altosar 4E (ZR-512) [Тихомирова, Расницын, 1981].

Как и в случае развития *Tenebrio*, удалось выделить ряд последовательных хорошо оформленных стадий имагинального морфогенеза, которые затем обнаружены и в нормальном онтогенезе. Там они сравнительно кратковременны и менее удобны для наблюдений, хотя в отличие от *Tenebrio* у ос резких различий в прочности структур (зависящей, видимо, от степени развития кутикулы) у нормальных и ювенилизированных особей не наблюдается. Гораздо реже встречаются у ос и различные уродства при воздействии АЮГ, причем они проявляются преимущественно у куколок и состоят в неравномерности окончательной дифференцировки имагинального эпителия и пигментации.

Для сравнения использован аналогичный материал по шершням (*Vespa crabro* L.), а также личинки, предкуколки и куколки пилильщика *Tomostethus nigrifus* F., не подвергавшиеся воздействию АЮГ.

Поскольку рассматриваемые далее как примеры рекапитуляции скрытые стадии онтогенеза ос и сам ход морфогенеза внешних признаков в этой группе до сих пор детально не прослеживались, мы приводим здесь их краткое описание, начиная с позднего эмбриогенеза (образования длинной зародышевой полоски и ее полной сегментации).

На стадии наиболее длинной зародышевой полоски она охватывает почти все яйцо (рис. 12, 1). Сегментация тела полная, но, как и продольное разделение сегментов, слабо заметна, зачатки придатков неразличимы. Ширина и толщина зародышевой полоски небольшие и количество желтка не слишком мало, примерно как на аналогичной стадии долгоносика *Sitophilus* [Тихомирова, 1974а], но здесь менее развиты бластокинезы, состоящие лишь в смещении головного конца к переднему, а вершины брюшка к заднему полюсу яйца в результате укорочения зародышевой полоски.

Полиподная стадия. На этой первой стадии позднего эмбриогенеза осы, выделенной по аналогии с соответствующей стадией развития жуков, передний и задний концы тела эмбриона еще довольно сильно отогнуты на дорзальную сторону, так что к переднему полюсу яйца направлены антеннальный и мандибулярный сегменты, а к заднему — шестой—восьмой брюшные сегменты (рис. 12, 2). Одиннадцатый сегмент очень крупный, несет большой округлый анус (рис. 12, 2в). Все остальные сегменты разделены продольной более прозрачной зоной, особенно широкой на нижней стороне яйца, внутри которой различима формирующаяся нервная цепочка. На втором и третьем грудных и первых восьми брюшных сегментах по бокам имеются углубления, возможно, зачатки формирующихся трахей. В начале стадии головная тагма не выражена, из придатков имеются лишь головные. Зачаток фронтоклипеолабрума (рис. 12, 2в) целиком парный, явственно отделен от остальных частей головы бороздками, доходящими раздельно до границы с желтком. Мандибулы (наиболее развитые из придатков — рис. 12, 2), небольшие максиллы и более крупные, широко раздвинутые зачатки нижней губы простые, бугорковидные.

В конце стадии эмбрион расположен почти целиком на вентральной поверхности яйца (рис. 12, 3), десятый и одиннадцатый сегменты, разделение которых уже менее заметно, направлены прямо назад. Начинает дифференцироваться головная тагма, хотя границы головных сегментов еще различимы. Зачатки фронтоклипеолабрума сливаются друг с другом в основании. В области антенн различимы по два маленьких бугорка, сильно сдвинутых в стороны относи-

тельно других головных придатков. Мандибулы и максиллы увеличиваются, становясь лопастевидными. В конце стадии появляются небольшие бугорковидные зачатки грудных ног и едва заметные зачатки брюшных (рис. 12, 3б).

Аподная стадия. Характеризуется окончательной дифференцировкой головной тагмы и туловищных стернитов (рис. 12, 4), исчезновением зачатков ног и завершением обрастания эмбрионом желтка. Придатки головы кольцеобразно группируются вокруг рта, зачатки фронтотрипеолабрума отделяются от края головы все удлиняющимся в ходе стадии эпикрианиальным швом, максиллы лопастевидны, до конца эмбриогенеза так и не приобретают характерной для эмбрионов большинства жуков трехлопастной формы. Зачатки нижней губы смыкаются в передней части, сзади остаются широко разделенными (рис. 12, 4). Зачатки брюшных ног исчезают, грудных — едва заметны. В конце стадии (рис. 12, 5) эмбрион полностью обрастает желтком, зачатки ног исчезают, но ротовые части еще не смыкаются в центре головы, занятом крупным гипофаринксом, лишь перед выходом личинки в передней части этого пространства появляется широкое ротовое отверстие. Мандибулы приостроенные на вершине, максиллы цельные, передняя часть нижней губы (будущие прементум, жевательные доли и щупики) уже цельная, лишь с продольной борозкой, однако ее задние участки — зачатки постментума — широко раздвинуты и соединены прозрачной мембраной. В передней части фронтотрипеолабрума появляется слабая поперечная складка, отчленяющая двухлопастную личиночную верхнюю губу. Этот период завершает эмбриогенез, так что выходящая из яйца личинка сохраняет некоторые эмбриональные черты и морфогенез продолжается и в начале личиночного развития (в первом возрасте).

В это время (рис. 12, 6) становится более резким отчленение верхней губы и начинается образование между ней и клипеусом глубокой складки, оттянутые вершины мандибул превращаются в острые склеротизованные зубцы, на максиллах появляются два склеротизованных бугорка, гомологичные щупику и галее. Передние слившиеся между собой участки нижней губы дают прементум с зачатками щупиков и резко отчленяются от задних. Последние, в свою очередь, сливаются с соединяющей их мембраной, образуя вначале полупрозрачный постментум (рис. 12, 6). При последующем формировании личиночной головы (рис. 12, 7) глубокая складка, отделявшая ранее верхнюю губу от наличника, распрямляется, верхняя губа и наличник относительно уменьшаются, последний становится менее выпуклым, появляется фронтотрипеоальный шов. Мандибулы становятся трехзубцовыми, основания ротовых частей сближаются и гипофаринкс погружается в предротовую полость. Зачатки грудных ног, крыльев и гоноподий заметны как утолщения гиподермы, на остальном теле почти прозрачной. Гоноподии самца располагаются в средней части девятого сегмента, сближенные. Зачатки гоноподий самки (три пары) расположены на вершинах седьмого и восьмого сегментов латеральнее нервных узлов и в середине девятого сегмента, где они сближенные и у только что сформированных личинок второго возраста подразделяются на более прозрачную внутреннюю и более плотную наружную части. Интересна закладка гоноподий седьмого сегмента (как у муравьев [Ежиков, 1925]), которые у взрослых насекомых не выражены, но в онтогенезе с ними связаны гонодукты [Шаров, 1953].

В целом эмбриогенез (и начало личиночного развития) у осы обнаруживает значительное сходство с началом позднего эмбриогенеза (полиподной и брухоидной стадиями) жуков. В обоих случаях отсутствует подгибание головного и хвостового концов зародыша на вентральную сторону, характерное для более поздних (сильфоидной и последующих, если они имеются) стадий развития жуков. В конце же их брухоидной стадии эмбрион располагается вдоль длинной оси яйца, как и на последней стадии эмбриогенеза ос. Сходны время и характер формирования головной тагмы, малая степень дифференцировки придатков,

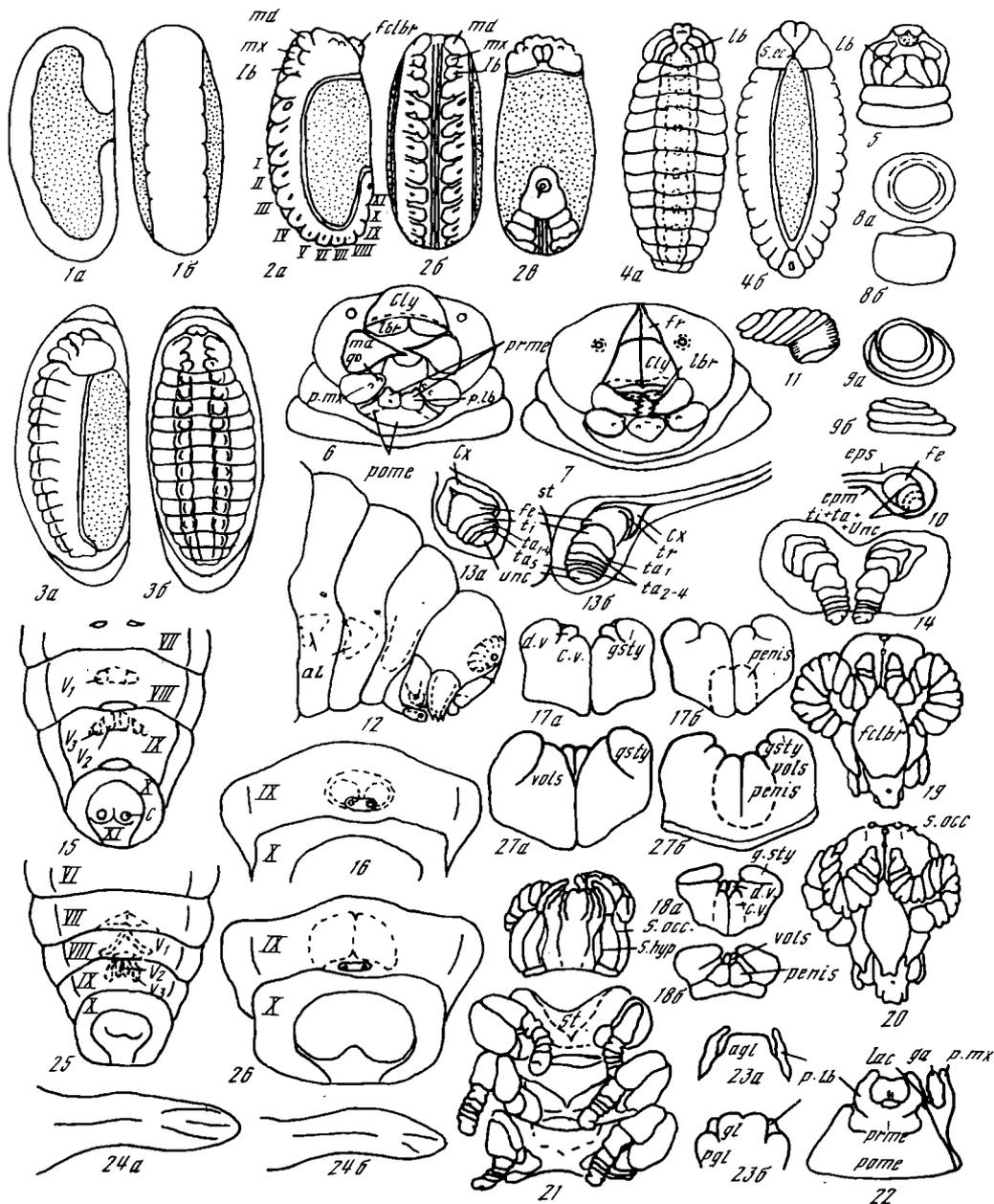
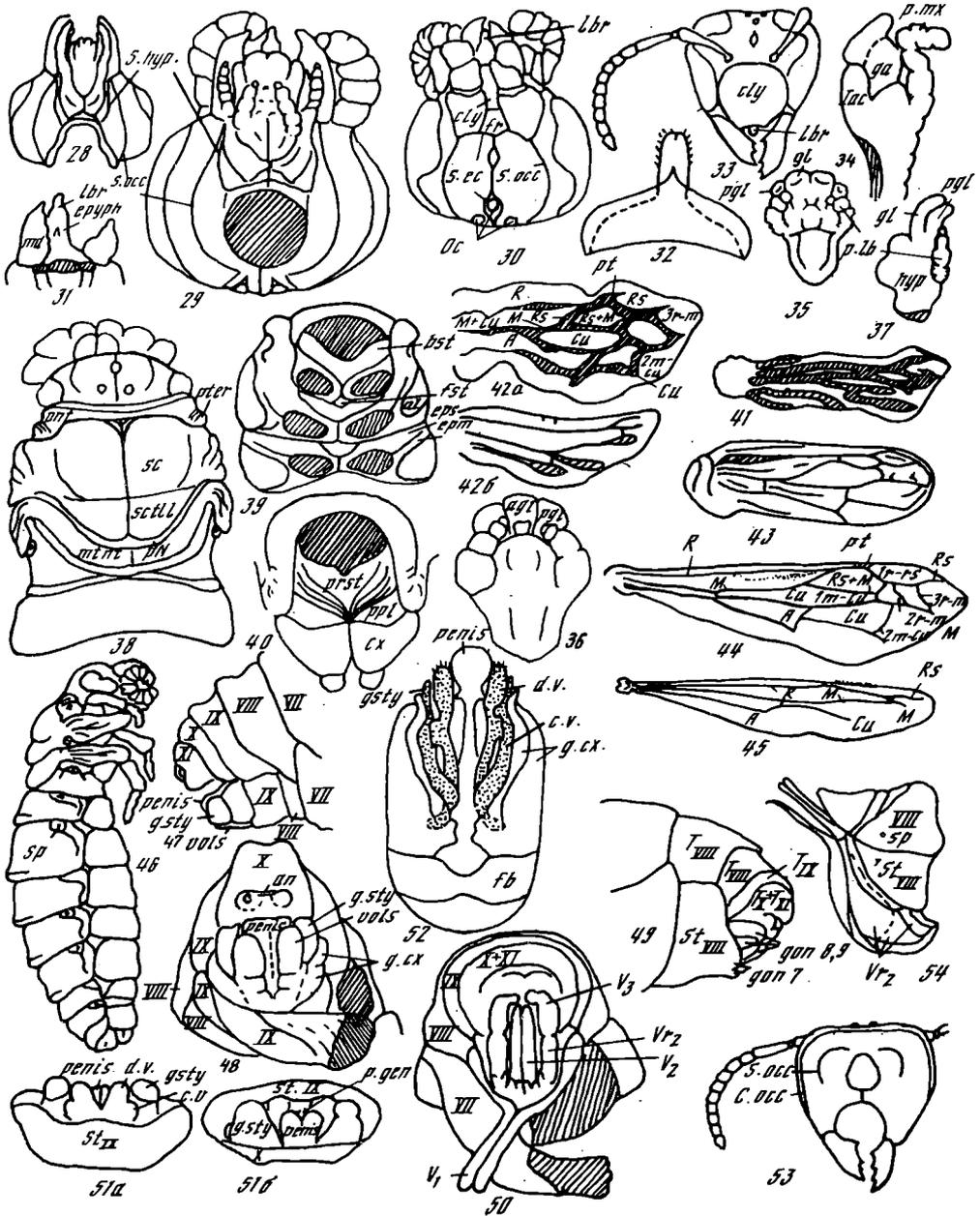


Рис. 12. Развитие осы *Dolichovespula saxonica* F. (по: [Тихомирова, Расницын, 1981])

1—4 — эмбрион на стадии наиболее длинной зародышевой полоски (1), в начале (2) и в конце полиподной стадии (3) и на аподной стадии (4); 5 — голова эмбриона в конце аподной стадии; 6 — голова личинки I стадии; 7 — голова взрослой личинки; 8, 9, 11 — антенны в начале (8) и конце сильфонной (9) и начале пронимфойдной стадии личинки (11); 10, 13, 14 — ноги в начале (10), середине (13) и конце пронимфойдной стадии (14); 12 — голова и грудь пронимфойдной стадии в личиночной шкурке; 15, 16, 25, 26, 47—50, 54 — вершина брюшка самки (15, 25, 49, 50, 54) и самца (16, 26, 47, 48) в начале пронимфойдной (15, 16), на нимфойдной (25, 26) и супранимфойдной стадиях (47—50) и у имаго (54); 17, 27, 51 — гоноподии самца в конце пронимфойдной (17), на нимфойдной (27) и супранимфойдной стадиях (51); 18 — пиллельщик *Tomostethus nigritus* F., имаго, гениталии самца; 19, 20, 28—30, 33, 53 — голова спереди (19, 20, 30, 33) и сзади (28, 29, 53), в середине (19) и конце пронимфойдной (20), в начале (28) и сере-



дине супранимфидной стадии (29, 30) и у имаго (53); 21 — голова и грудь нимфидной стадии снизу; 31, 32 — верхняя губа на супранимфидной стадии (31) и у имаго (32); 34 — максилла на супранимфидной стадии; 22, 23, 35—37 — нижняя губа в начале (22, 23а) и в конце нимфидной (23б) и на супранимфидной стадиях у нормального (35) и ювенилизированного экземпляра (36, 37); 24, 41—45 — крылья: переднее (24а, 41, 42а, 43, 44) и заднее (24б, 42б, 45) на нимфидной (24), в начале (41), середине (42) и конце супранимфидной стадии (43) и у имаго (44—45); 38 — голова, грудь и основание брюшка на супранимфидной стадии; 39 — грудь снизу на супранимфидной стадии; 40 — переднегрудь в конце супранимфидной стадии; 46 — супранимфидная стадия, общий вид; 52 — гениталии самца, имаго

s.occ — затылочная киль, *fb* — фаллобаза, *gon* — гонапофизы, *Vr* — вальвифер, обозначения жилок общепринятые, остальные обозначения см. рис. 8, 9

время слияния свободных зачатков нижней губы и, наконец, появление и последующая редукция бугорковидных зачатков брюшных ног. Характерно, что дифференцировка жевательных долей и щупиков только начинается в самом конце эмбриогенеза, так что их малое развитие у личинки не может рассматриваться как результат вторичного упрощения. Наиболее значительны сходство эмбриогенеза ос (включая раннюю личинку) с эмбриональным развитием долгоносиков, от которого их отличают лишь чуть менее интенсивные бластокинезы, еще меньшая степень дифференцировки максилл и нижней губы на заключительных этапах, меньшее развитие зачатков грудных ног, а также то, что окончательная дифференцировка головной тагмы, происходящая у долгоносика еще в яйце, у осы завершается уже в начале личиночной стадии. Таким образом, выход из яйца личинок осы происходит на весьма ранней морфогенетической стадии, соответствующей началу позднего эмбриогенеза большинства жуков, и простота их строения является, как и у личинок долгоносиков, эмбриональной.

В течение большей части личиночного развития морфогенезы (по крайней мере внешних органов) незначительны и новый этап интенсивной дифференцировки наступает лишь в конце его, в последнем возрасте, когда личинка уже почти достигает полного роста, хотя и продолжает активно питаться.

Сильфоидная стадия. Эта первая из условно выделенных стадий предкулолочного развития ос (названная по аналогии с оттогенезом жуков) включает самое начало видимого роста и расчленения имагинальных дисков.

В начале стадии антенны (рис. 12, 8, более ранние стадии расчленения фиксировать не удается) неясственно трехчлениковые, третий членик лежит непосредственно под светлым кругом, маркирующим место закладки антенны на кутикуле личинки, в конце стадии антенны выглядят четырехчлениковыми (рис. 12, 9). Дифференцировка ротовых частей, дальнейшая по сравнению с личиночной, на этой стадии незаметна, так как животное продолжает питаться и гиподерма формирующихся предкулолочных ротовых частей не отделяется от их личиночной кутикулы. Лишь у части особей заметно уплотнение тканей (образование "имагинального диска" клипеолабрума) в пределах верхней губы и передней части клипеуса личинки (рис. 12, 7, пунктир). Ноги в начале стадии внешне двухчленистые (рис. 12, 10), их первый видимый членик крупный, резко отчлененный от периподальной мембраны и от последующего членика. Этот последний — округленный, в конце стадии намечаются следы отчленения круглого вершинного членика (видимо, претарзуса) и еще одного, менее четкого расчленения, по-видимому, на голень и лапку. Вертлуг на этой стадии незаметен, кокса имеет форму плоского кольца на дне и внутренней стенке периподального углубления. Само оно еще невелико и лежит в задней части сегмента. Его передняя и задняя стенки продолжают вбок от диска ноги двумя тонкими полосками, впоследствии образующими плевриты груди (рис. 12, 10: ерс, ерт). Они резко отчленены друг от друга и от лежащей впереди и между периподальными углублениями стеральной области. Явственно видны маленькие, треугольные, полупогруженные в толстую складку по бокам тела зачатки крыльев, а также зачатки гоноподий, сходных с таковыми предыдущей стадии, но более крупных.

Таким образом, описываемая стадия развития ос по уровню дифференцировки антенн и ног сопоставима с сильфоидной (а в конце стадии с карабидной) стадией развития жуков. Отличается наличием зачатков крыльев и гоноподий подобно выделенной из предкулолки *Телебгю* стадии крылатой личинки [Тихомирова, 1976а], однако резко отстает от этих стадий по степени дифференцировки ротовых частей, что связано с продолжением активного питания.

Пронимфоидная стадия. Наступает, по-видимому, после окончания периода активного питания, так как все личинки, зафиксированные на этой стадии,

достигали полного роста и у них наблюдалось начало гистолиза личиночной мускулатуры и жирового тела.

На этой стадии быстро увеличивается число члеников антенн (рис. 12, 11), видимо, до полного их количества. При этом антенны частично погружены в углубления на голове, так что только пять—шесть вершинных члеников, отогнутых в сторону, видны с поверхности головы. Клипеолабрум еще не отделен от покровов личинки, выглядит как общее не разделенное поперек уплотнение в пределах верхней губы и вершины клипеуса личинки (рис. 12, 12, пунктир). Остальные ротовые части помещаются целиком внутри соответствующих придатков личинки и прочно соединены с их кутикулой, так что выделить их не удастся. По-видимому, в начале стадии они аналогичны личиночным по форме. В самом конце стадии под склеротизованными бугорками на кутикуле максилл и нижней губы появляются соединенные с ними выступы, соответствующие по положению лабиальным щупикам и галеем максилл (рис. 12, 12) и впоследствии их образующие. Тергальная сторона груди не отличается от личиночной и соединена с ее кутикулой, зачатки крыльев имеют вид коротких лопастей. Стернальные участки груди очень малы, плевральные относительно очень велики (рис. 12, 13). Развитие ног на этой стадии в основном выражается в росте в длину и в расчленении лапки (рис. 12, 13, 14). Существенно, что трохантер в конце этой стадии (рис. 12, 14) сравним по длине с бедром, как у личинок (в отличие от имаго) других *Oligoneoptera* и *Machilidae*. Брюшко в целом сохраняет личиночную форму и расчленение, десятый сегмент крупный, цельный, с выраженной стеральной частью, одиннадцатый явно отделен от него, особенно по бокам, несет трехлучевой анус и бугорковидные щерки, отчлененные кольцевыми бороздками (рис. 12, 15). Зачатки гоноподий самки расположены в середине восьмого и в передней половине девятого сегмента, а также в виде очень слабо различимых полупрозрачных ампул, отделенных друг от друга, в середине седьмого сегмента (рис. 12, 15). На восьмом сегменте их общий зачаток поперечно-овальный, бугорковидные первые вальвы лежат по его краям. Зачаток гоноподий девятого сегмента широкотреугольный, почти целиком занят лежащими посередине более длинными зачатками вторых вальв и бугорковидных зачатков третьих вальв по бокам от них. Гоноподии самца (рис. 12, 16) быстро растут, погружаясь основаниями внутрь тела и оттесняя посередине девятого стернит, собирающийся складками. Вначале, как и у личинки, они широко расставлены, затем сближаются (см. рис. 12, 16) и выглядят как округлые образования с подогнутым внутрь бугорком на внешнем крае, видимо, гомологом гоностилуса. Позднее (рис. 12, 17) на каждом зачатке различимы три доли — задняя (валикообразный зачаток вальвы пениса, на рисунке ограниченный точками), наружная (гоностилус) и внутренняя (вользелла), еще раз подразделенная на передний и задний бугорки, возможные гомологи кусписа и дигитуса (ср. рис. 12, 18 — гоноподии супрнимфы пилильщика *Tomostethus*).

Таким образом, пронимфоидная стадия осы обнаруживает значительное сходство с пронимфоидной и отчасти нимфоидной стадиями жуков в способе и порядке дифференцировки основных структур, несмотря на значительные различия в уровне дифференцировки их свободной личиночной стадии и разную степень перестройки при метаморфозе. При этом придатки, отсутствующие у личинки осы в свободном состоянии и развивающиеся у нее в предкуколке из имагинальных дисков, проходят, в основном, те же этапы периференцировки, что и в онтогенезе жуков (отчасти, как и у осы, в предкуколке, отчасти в эмбриогенезе). Характерны сходная последовательность дифференцировки антенн и конечностей. Правда, дифференцировка лапки опережает здесь отчленение первого трохантера; однако известно, что отчленение трохантера временно исчезает перед концом преимагинального морфогенеза жуков [Тихомирова,

1976a], а также некоторых Rhynchota [Weber, 1930] и вновь появляется у имаго. Сходны с пронимфоидной стадией жуков и расчленение груди (отсутствие криптостернии), и способ закладки мужских гениталий.

Нимфоидная стадия. Эта средняя стадия предкулолочного морфогенеза условно ограничена периодом от момента полной дифференцировки антенн и ног до выхода головы формирующейся куколки из покровов личиночной головной капсулы, которую занимают разрастающиеся антенны.

Голова меньше личиночной, помещается в нижней половине ее головной капсулы (верхняя занята антеннами). Она слабо сужена к шее, почти прогнатная, без характерного для имаго разделения на переднюю и заднюю стороны. В конце стадии появляются крупные бугорковидные оцелли и намечается граница сложных глаз, меньших, чем у имаго, и без фасеточной структуры. Швы на поверхности головы незаметны, кроме одной глубокой продольной срединной бороздки с ямкой над основаниями антенн. Эта бороздка, по-видимому, представляет собой ветви эпикраниального шва, слившиеся в результате инвагинации лобной области личинки. Действительно, основания антенн этой и последующей стадии расположены гораздо ближе друг к другу, чем у личинки (ср. рис. 12, 7 и 12, 19). В самом конце стадии появляются очень слабо намеченные бороздки, идущие от задних глазков к основаниям антенн (рис. 12, 20 — вероятные гомологи окципитального шва, см. далее). Верхняя губа в отличие как от личинки, так и от имаго не отделена от наличника, а последний от лба, так что все они вместе образуют единую пластинку (рис. 12, 19, 20). Это — характерный момент передифференцировки головы, уже отмечавшийся ранее для жуков на близких морфогенетических стадиях. Мандибулы с широким основанием и узкой вершиной, которая в начале стадии обрублена, а в конце в ее нижней части начинает формироваться тупой зубец, независимый (как и другие зубцы, формирующиеся позднее) от зубцов мандибул личинки. Максиллы с треугольной лацинией и отчлененной, но не расчлененной галеей в виде широкого цилиндра, перегнутого посередине. Щупики четырех-, а затем пятичлениковые. Нижняя губа (рис. 12, 21, 22) с широкими постментумом, который прирастает прямо к груди без посредства гипостом (заметных лишь по бокам максилл) или постген. Вначале (рис. 12, 22) постментум еще довольно явно отделен от прементума, несущего общую концевую лопастилку (видимо, алаглоссу). Губные щупики неавтономно трехчлениковые, производят впечатление сросшихся в основании. К концу стадии (рис. 12, 21) нижняя губа суживается, ее поперечное разделение исчезает, алаглосса вытягивается в длину, а по бокам ее начинают формироваться все удлиняющиеся параглоссы (рис. 12, 23). Тергиты всех грудных сегментов сходны по величине, с прямым задним краем, без швов, кроме продольной срединной бороздки. Птериты (зачатки крыльев переднегруди) не выражены. Средне- и заднегрудые крылья образуют продолжение тергитов, без швов и складок в основаниях. Расчленение нижней стороны груди плохо различимо (для этой стадии и начала супранимфоидной вообще характерна редукция швов и складок). Однако на переднегруди (рис. 12, 21) удается различить более плотный широкотреугольный участок позади головы, заходящий между передними коксами, который, видимо, гомологичен стерниту, и более тонкие стенки постепенно расправляющихся периподальных мешков, видимо, образующих плевральные участки. На среднегруди продольный шов (дискримен) заметен лишь в задней части, где сходятся границы участков, окружающих коксы, очевидно, плевритов. Однако последние нечетко ограничены от непарной передней части, которая, как мы предполагаем, гомологична базистерниту. Небольшой непарный участок позади сомкнутых плевритов, вероятно, соответствует фуркастерниту. На заднегруди слабо намечен поперечный участок, подстилающий снизу нервный узел (возможно, гомолог

метастернума). Предполагаемые эпистерны довольно длинные и широки. Эпимерам могут соответствовать отделенные складкой узкие полоски позади кокс. Возможно, мы наблюдаем здесь ранний этап становления криптостернии, характерной для *Oligoneoptera*. Однако это трудно утверждать с уверенностью из-за слабой выраженности всех швов на этой стадии. По этой же причине трудно проследить здесь форму грудных плевритов, ясно лишь, что они образуют очень крупные из-за малой ширины кокс бочки груди. Дыхальца явственные, расположены, как у личинки. Ноги резко удлиняются, утрачивая лопастевидную форму и приобретает в общем имагинальный вид, хотя значительно отличаются пропорциями отдельных члеников (рис. 12, 21). Крылья в виде узких длинных лопастей без жилкования, лишь в вершинной части видны очень слабо намеченные продольные лакуны, три на передних и две на задних крыльях (рис. 12, 24). Брюшко продолжает сохранять личиночную форму и расчленение, хотя уже по всей поверхности отделено от покровов личинки. Восьмой сегмент самки с длинными зачатками гонапофизов (первых вальв) в передней части, на границе с седьмым сегментом. Задний край девятого сегмента впячен под восьмой, несет зачатки вторых вальв, а по бокам от них зачатки третьих вальв (рис. 12, 25). Гोनоподии разных брюшных колец вполне разделены и их сегментарная принадлежность не вызывает сомнений. У самца гоноподии по сравнению с предыдущей стадией сильно увеличиваются (рис. 12, 26, 27), зачатки пениса срastaются между собой на небольшом протяжении в основании и начинают отделяться от остальных частей гоноподий все более глубокой бороздкой, которая, однако, еще значительно мельче, чем щель, отделяющая вальвы пениса друг от друга. В целом зачатки гоноподий самца осы близко напоминают таковые *Tenebrio* на нимфоидной стадии.

В общем, нимфоидная стадия развития осы более сходна по ряду признаков с нимфами насекомых с неполным превращением, чем с имаго своего вида, по ряду существенных признаков. Это отсутствие шейного сужения, швов на тергитах (кроме продольного срединного), отчленения оснований крыльев, присутствие свободных грудных стернитов, не видоизмененное основание брюшка, малое развитие и строго сериальное расположение (у самки) зачатков гоноподий. Характерно сходство этой стадии осы с описанной ранее нимфоидной стадией жуков *Tenebrio*, проявляющееся не только в перечисленных общих признаках, но и в ряде более частных. Таковы, например, исчезновение фронто-клипеального и клипеолабрального швов в момент передифференцировки головы, расчленения щупиков. Очень интересно развитие в обоих случаях удлиненной цилиндрической галей максилл, которая никак не может рассматриваться как необходимая ступень перехода от личиночной галей осы (или ее отсутствия у *Tenebrio*) к листовидной имагинальной, а следовательно, ее появление в онтогенезе может объясняться только рекапитуляцией. Значительно и сходство мужских гениталий, очень различных у имаго этих групп.

Супранимфоидная стадия. Включает последний период предкуколичного морфогенеза с момента выхода головы из шкурки головной капсулы личинки и замыкания ее позади ротовой ямы и начала обособления грудной и брюшной тагм до куколичной линьки. Голова, как и у имаго, гипогнатная, с довольно длинными щеками и плоской задней поверхностью (рис. 12, 28, 29), несущей углубленные швы от оснований мандибул к задним глазкам (s. oss.) и далее на переднюю поверхность головы к наружным углам антенн (рис. 12, 30). По расположению они соответствуют затылочному шву пилильщиков [Расницын, 1969, рис. 132, 136, 137] и некоторых других *Oligoneoptera*, например вислоккрылок. В начале стадии голова снизу замкнута треугольным складчатым участком (вероятно, гуларного происхождения), по бокам отчлененным и от гопостом, и

от постген (рис. 12, 28); позднее (рис. 12, 29) постгены смыкаются позади него, как у имаго. Передняя поверхность головы, как и на нимфоидной стадии, несет эпикраниальный шов, модифицированный характерным образом (рис. 12, 30). Здесь вновь обособляются наличник и верхняя губа со все удлиняющейся вершиной (рис. 12, 30, 31), в основании более узкая, чем у имаго (рис. 12, 32). Мандибулы в отличие от имагинальных (рис. 12, 33) вначале имеют широкое основание, более узкую вершину и треугольный бугорок на месте моля (рис. 12, 31). Максиллы (рис. 12, 34) с широкими и лопастевидными лацинией и галеей, следы разделения гален заметны в виде поперечной бороздки, по которой вершинная часть гален иногда бывает отогнута вентрально. Нижняя губа (рис. 12, 35) короткая, округленно-треугольная с крупными, глубоко разделенными глоссами (при воздействии АЮГ была получена особь с цельной алаглоссой, рис. 12, 36) и очень резко отделенными от них параглоссами, без следов поперечного разделения, кроме очень слабо приподнятого кия на дистальном крае прементума. Последний уже не отчленен от постментума. Гипофаринкс небольшой, седловидный (рис. 12, 37). Переднеспинка (рис. 12, 38) очень короткая, хотя и длиннее имагинальной, с продольной срединной бороздкой и выемчатым задним краем. Ее заднебоковые участки с сильно складчатыми лопастями (рис. 12, 38) над среднегрудными дыхальцами — гомологами "птеритов" нимфоидной стадии *Tenebrio*, т. е. "крыльев" переднегруды предков. Тергит среднегруды с полным продольным швом в отличие от имаго и подобно раннемеловым *Baisodidae* [Расницын, 1975]. Мезо- и метапостнотум наружные, как у низших перепончатокрылых (метапостнотум бывает наружным и у высших, но не у *Vespoidea*). Стерральная часть переднегруды вначале, как на рис. 12, 26, все швы очень слабо выражены. Позже (рис. 12, 40) стернум сильно разрастается и собирается складками, посередине его образуется широкий желобок, впоследствии превращающийся в продольный шов. Треугольные проплевры четко отделены от простернума (рис. 12, 40). Среднегрудь поздней супранимфы по всей длине разделена продольным швом (дискрименом), разделяющим мезоплевры. Наружный стернит среднегруды в начале стадии сохраняется у их переднего края, в конце ее неразличим. Расчленение ног почти полное, кроме второго трохантера. Крылья плотные с более прозрачными лакунами на местах будущих жилок (рис. 12, 41—43), вначале преимущественно продольных, в том числе Sc и A_2 , отсутствующих у имаго (рис. 12, 44), но характерных для низших перепончатокрылых. В основании крыла в лакунах заметны формирующиеся трахеи. К концу стадии появляются слабые лакуны (рис. 12, 43) на местах затемненных складок на мембране имагинального крыла. Лакуны, соответствующие поперечным 2-3r-m и 2m-cu, соединены только с M и выглядят ее ответвлениями. Они расположены гораздо дистальнее, чем у имаго, так что рост крыла в дальнейшем идет преимущественно за счет его вершины и заднего края. В середине супранимфоидной стадии расположение лакун у некоторых особей напоминает жилкование *Masaridae*, древнейшего семейства складчатокрылых ос [Расницын, 1980]: ячейка 1m-cu слабо удлиненная, ячейка 2-3m слиты, поперечные жилки 1-2m-cu сильно скошены, как у *Euparagiidae*. В заднем крыле (рис. 12, 42b) ход жилок Cu и A менее изменен, чем у имаго, где свободное окончание A редуцировано, а вершина Cu кажется отходящей от A (рис. 12, 45). В этом отношении супранимфоидное крыло сходно с задними крыльями более примитивных *Vespa* L. и *Polistes* Latr. Брюшко еще сидячее (рис. 12, 38, 46), хотя первый сегмент уже определенно ассоциирован с грудью, его задняя часть постепенно суживается в ходе стадии. Этот сегмент представлен, по видимому, только тергитом, стернит плохо заметен уже у личинок последнего возраста. Брюшко с 10 явственными сегментами, у самца в начале стадии (рис. 12, 47) заметно разделение между десятым и одиннадцатым (несущим анус и два

отчлененных бугорка у его нижних углов, по-видимому, гомологичных церкам) (рис. 12, 48). Позднее эти сегменты объединяются, как и у жуков. Объединения десятого сегмента с девятым, описанного Андо и Окадо [Ando, Okado, 1958] для пилильщика *Aglaostigma* Кбу, здесь не наблюдается. Все брюшные сегменты на спинной стороне имеют продольное вдавление с тонкой гиподермой, как у имаго некоторых примитивных пилильщиков [Расницын, 1969]. Брюшные дыхальца включены в общие тергоплевральные полукольца (рис. 12, 46). У самки последний явно выражен стернит — седьмой, его двураздельный выступ, прикрывающий снизу гоноподии (рис. 12, 49), по-видимому, образуется за счет материала имагинальных дисков, сериально гомологичных гоноподиям (ср. рис. 8, 7), восьмой тергит самки невелик, восьмой стернит в виде узкой полоски, смыкающейся с основаниями первых вальв и прерванной ими посередине (рис. 12, 50). Вторые вальвы (гонапофизы девятого сегмента) уже слиты между собой на дорсальной стороне, а у вершины также и на вентральной. Третьи вальвы (ножны яйцеклада) в отличие от имагинальных длиннее своих вальвиферов и имеют на вершине отчлененный бугорок, видимо, гомологичный стилусу, отчлененному у имаго жуков и некоторых пилильщиков. У самца восьмой стернит укорочен (рис. 12, 47), а девятый сильно удлиннен, частично прикрывая гениталии. Последние в начале стадии, как на рис. 12, 51, в конце ее, как на рис. 12, 47. Куспис вользеллы вначале в виде бугорка в ее основании (рис. 12, 51), позднее неразличим, по-видимому, сливаясь с внутренней частью гонококса, что видно у имаго (рис. 12, 52).

Таким образом, по целому ряду признаков (незамкнутая снизу головная капсула с полными окципитальным и эпикраниальным швами, цельная алаглосса, короткая поперечная переднеспинка, полный шов на мезонотуме, наружные мезо- и метапостнотум, сидячее брюшко, продольное расчленение брюшных тергитов, не втянутые и слабо измененные апикальные сегменты брюшка, наружное положение гениталий, сохраняющих у самки гоностили третьих вальв) супранимфоидная стадия осы сходна с имаго низших и отчасти паразитических перепончатокрылых, а позднее низших жалоносных. Однако в некоторых отношениях она обнаруживает, особенно к концу, специфические признаки *Aculeata* и, в частности, складчатокрылых ос. Характерно, что у жуков признаки такого ранга (подотрядов, семейств) появляются только на субимагоидной стадии, выделенной уже из куколки.

Субимагоидная стадия. Соответствует начальному периоду куколичного морфогенеза с момента окукливания до появления под покровами куколки оформленных структур последующей имагинальной стадии. Гиподерма и кутикула этой стадии остаются собственно куколичными, а не образуют самостоятельной морфогенетической стадии с потенциальной линькой (реализующейся при воздействии АЮГ), как у *Tenebrio*. Основные ее признаки формируются еще в предкуколке на супранимфоидной стадии и при куколичной линьке происходит лишь расправление придатков. В результате субимагоидная стадия мало отличается от супранимфоидной (ее выделение обусловлено только традицией, оставляющей за окукливанием роль важного морфогенетического рубежа) и одновременно весьма сходна с имаго. Среди ее особенностей для рассматриваемых вопросов наиболее важны следующие. Головная капсула еще лишена кия, отделяющего у имаго ее заднюю поверхность от боковых (рис. 12, 53: С. осс.) и именуемого там, как и у большинства перепончатокрылых, затылочным килем. Никакой связи этого кия с затылочным швом данной и предыдущей стадий (рис. 12, 28, 29, 53: S. осс.) не наблюдается ни здесь, ни у *Vespa* и *Tomostethus*. Очевидно, затылочный киль представляет собой вторичное образование. Придатки головы, расчленение груди и строение ног и крыльев сходны с имагинальным. В частности, граница проплевр и пробазистернума исчезает, а продольный желобок простернума превращается в шов, разделяющий склериты,

которые у имаго именуют проплевами (имеющие, таким образом, сложную стерноплевлральную природу). Первый тергит брюшка ассоциирован с грудью, но перетяжка на его вершине (признак высших перепончатокрылых) еще слабая, развивается лишь при формировании имаго. Брюшко остается сильно удлинненным с мало дифференцированными по длине сегментами. Гоноподии наружные и мало отличаются от супранимфоидных. Прослеживается, что боковые части восьмого стернита самки (рис. 12, 54: *8st*) входят в состав склеритов, обычно гомологизируемых только с восьмым тергитом [Oeser, 1961; Расницын, 1980].

Формирование имаго. Начало этой стадии условно определяется моментом появления под шкуркой куколки оформленных имагинальных структур, кутикула которых отделена от куколочной.

Головная капсула уплощается в передне-заднем направлении за счет перехода материала, ранее составляющего теменную (верхнюю) поверхность, на заднюю стенку. При этом задние глазки приближаются к границе задней поверхности головы, а задние ветви затылочного шва смещаются ближе к затылочному отверстию, образуя так называемые субокулярные бороздки (рис. 12, 53: *S. occ.*). Лобная поверхность несколько расширяется, отчасти, возможно, за счет расправления продольной срединной бороздки, т.е. за счет участия материала бывшего личиночного лба. Антенны превращаются из четковидных в шнуровидные. Галеа максилл отчетливо разделяется на два членика, резко различные по структуре и опушению. Щупики удлиняются, особенно за счет вершинного членика, который из самого короткого превращается в самый длинный. Нижняя губа не расчленена на прементум, ментум и субментум. На переднегруди образуется мембранозная складка, отделяющая стерноплевы вместе с причленяющимися к ним ногами и головой от тергита и от среднегруди, так что голова и передние ноги приобретают дополнительную подвижность относительно остального тела. Швы тергальной поверхности груди исчезают, кроме поперечного, отделяющего щитик, и боковых продольных швов. Расчленение вентральной стороны груди не меняется, мезоплевы (как и среднеспинка) удлиняются. Отчленение второго трохантера становится явственным лишь при склеротизации ног. Крылья интенсивно растут внутри куколочной шкурки, собираясь там складками и утоньшаясь, однако (в отличие от жуков *Tenebrio*) миграции жилок при этом не происходит. Брюшко становится висячим, сегменты резко дифференцируются по длине. Девятый тергит самца срастается с десятым сегментом, погружаясь под разрастающийся восьмой тергит. Восьмой стернит прирастает к девятому, образуя выступающий киль в его основании. У самки (рабочей) восьмой-десятый сегменты и гоноподии образуют полушаровидную капсулу, скрывающуюся внутри конического седьмого сегмента. Гоноподии самца очень сильно разрастаются (в основном за счет гонокситов) и становятся целиком внутренними.

Итак, онтогенез *Dolichovespula*, несмотря на резкое морфологическое несходство имагинальной и личиночной стадий и развитие большинства существенных органов взрослого насекомого из имагинальных дисков, представляет собой единый однонаправленный процесс органологической дифференцировки. Он не сопровождается уничтожением личиночных и возникновением новых, не преемственных им имагинальных придатков. Те из них, которые присутствуют у личинки, подвергаются в течение онтогенеза постепенному усложнению, те же, которые развиваются целиком из имагинальных дисков (крылья, гоноподии), представляют собой онтогенетически более поздние образования. На стадии онтогенеза предковых групп, соответствовавшей по уровню дифференцировки личинкам данного вида, этих признаков еще не существовало.

Процесс дифференцировки внешних органов *Dolichovespula* поддается разделению на стадии, сопоставимые как с выделенными ранее стадиями онтогенеза жуков, так и со свободными стадиями других отрядов насекомых и более примитивных групп перепончатокрылых. Так, полиподная и аподная стадии эмбриогенеза осы вполне сравнимы с описанными ранее стадиями эмбриогенеза долгоносиков (однако выход из яйца у ос происходит морфогенетически еще несколько раньше, так что окончательное формирование головной тагмы завершается уже в период личиночного развития), а также с началом позднего эмбриогенеза других групп жесткокрылых. Сильфоидная стадия, проходящая у осы в конце личиночной жизни, но выражающаяся лишь во внутренней дифференцировке имагинальных дисков, вполне сопоставима с сильфоидной стадией эмбриогенеза адефаг и стафилинид, с личиночной стадией ряда групп жуков, а особенно благодаря наличию зачатков крыльев — со стадией крылатой личинки, выделенной из предкуколки *Tenebrio*.

Пронимфоидная стадия, в течение которой происходят полная дифференцировка антенн, начало расчленения ротовых частей, расчленение тиббиотарзуса, а затем лапки на два и далее на пять тарзомеров, начало дифференцировки гоноподий и др., сопоставима с карабонидной личиночной стадией жуков и *Neuroptera* (ее начало), с пронимфоидной и (по некоторым признакам) нимфоидной стадиями, выделенными из предкуколки *Tenebrio*, а также постолигоподной стадией ортоптероидных насекомых. Нимфоидная стадия *Dolichovespula* очень сходна с аналогичной предкуколичной стадией *Tenebrio* и, как эта последняя, вполне сопоставима по ряду признаков с нимфами насекомых с неполным превращением. Наконец, супранимфоидная и субимагоидная стадии онтогенеза *Dolichovespula*, как и субимагоидная стадия *Tenebrio*, имеют мало аналогий (кроме признаков, общих для большинства насекомых) с какими-либо стадиями онтогенеза других отрядов. Они отражают в основном этапы формирования признаков отряда перепончатокрылых (супранимфоидная стадия по ряду признаков сходна с имагинальной стадией некоторых, особенно более примитивных, пилильщиц), подотряда *Arsenota* и последующих более мелких таксонов вплоть до вида.

При этом надо еще раз обратить внимание на то, что большинство перечисленных выше признаков промежуточных онтогенетических стадий, сопоставимых с признаками скрытых или свободных стадий других групп насекомых, не может рассматриваться как необходимый этап формирования имагинальных структур из личиночных или эмбриональных, их появление в онтогенезе *Dolichovespula* может объясняться только рекапитуляцией. Таковы цилиндрическая галеа максилл, большое число вначале появляющихся, а затем исчезающих швов на голове и груди, зачаток второй шпоры на передних голених и многие другие. Особенно интересны в этом смысле аналогии в числе и порядке появления члеников придатков, поскольку понятно, что более быстрым и экономичным было бы (в случае если развитие из имагинальных дисков было бы новообразованием, не имеющим филогенетических предшественников) их появление сразу в полностью расчлененном виде в результате очень быстрого деления зоны роста. Как мы видим, в некоторых случаях такой способ расчленения (например, антенн) уже появляется здесь (а также в меньшей степени у *Tenebrio*) в ходе рационализации онтогенеза, однако все-таки сохраняются стадии трех-, а затем четырехчлениковых антенн, соответствующих антеннам более примитивных групп на стадии, предшествовавшей периоду деления зоны роста на вершине третьего членика (меристона — [Davies, 1986; и др.]).

Иными словами, мы можем констатировать и у высших перепончатокрылых наличие достаточно определенных рекапитуляций признаков самого разного

ранга, в том числе признаков низших перепончатокрылых как самых наглядных. Признаки личинок *Dolichovespula* сопоставимы с эмбриональным состоянием жуков и других менее продвинутых отрядов насекомых. Появление таких форм в свободном личиночном состоянии, несомненно, связано с дезэмбрионизацией развития (ювенилизацией личинок). Это вполне понятно, поскольку трудно себе представить, что столь мало дифференцированные и, следовательно, мало защищенные формы могли бы вести свободное существование до появления специализированной заботы о потомстве. Уменьшение активных функций личинок ос, сводящихся в основном к захватыванию и усвоению приносимого взрослыми насекомыми корма, позволило этой группе перейти к следующему этапу рационализации онтогенеза, состоящему [Расницын, 1965] в том, что часть морфогенетических перестроек вновь начинает происходить на свободной личиночной стадии. Они уже не вступают в противоречие с активными функциями личинки в силу резкого упрощения последних. Как видно, у *Dolichovespula* в первом личиночном возрасте наблюдаются некоторые дифференцировки, не завершенные в эмбриогенезе. Начальный этап куколочной дифференцировки (сильфоидная стадия) также проходит в течение свободной личиночной фазы, хотя и в конце ее, но еще до окончания питания. Таким образом, здесь наблюдается своеобразная редукция собственно личиночной фазы, характеризующейся резким преобладанием процессов роста над морфогенезом, что еще более ярко выражено у некоторых паразитических перепончатокрылых [Расницын, 1965].

С этой акселерацией морфогенеза у поздней личинки связана весьма существенная частная гетерохрония в онтогенезе ос — отставание дифференцировки активно функционирующих ротовых частей на сильфоидной и отчасти пронимфоидной стадиях по сравнению с другими органами, не несущими в этот период активных функций и имеющими возможность свободной дифференцировки из имагинальных дисков (антенны, конечности, крылья, гоноподии). С этим же может быть связано отставание дифференцировки брюшка (кроме гоноподий), особенно сильно увеличивающегося при росте и накоплении запасных веществ. Впрочем, это характерно и для *Тепебгіо*, где такая задержка дифференцировки брюшка представляет собой обычное изменение при воздействии АЮГ, и для *Drosophila*, у которых сразу же после окукливания грудь образована имагинальными, а брюшко личиночными клетками. Возможно, что этот тип гетерохронии — широко распространенная тенденция у насекомых. Еще один важный и весьма общий для высших *Oligoneoptera* тип гетерохронии — акселерация закладки крыльев, некоторые возможные причины которой рассматриваются далее.

Таким образом, у насекомых даже весьма полный метаморфоз с развитием большинства внешних органов взрослого насекомого из имагинальных дисков не является препятствием для рекапитуляции, а само его возникновение прямо связано с глубокой дезэмбрионизацией развития. Последняя, в свою очередь, определяет степень развития заботы о потомстве как одного из способов освобождения от пресса внешней среды — ведущего фактора общего прогресса.

РЕКАПИТУЛЯЦИИ И ГЕТЕРОХРОНИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ
ВЫСШИХ ДВУКРЫЛЫХ
(НА ПРИМЕРЕ РАЗВИТИЯ *MUSCA DOMESTICA* L.)

Как известно, развитие круглошовных двукрылых (Diptera, Cyclorhapha) — пример наиболее специализированного онтогенеза среди насекомых с полным превращением. У них отмечена наиболее ранняя детерминация зачатков, эмбриональное развитие в наибольшей степени выпрямлено, а личинки характеризуются крайней степенью уклонения как от имагинального, так и от типичного для насекомых личиночного строения, так что гомологизация частей их тела (в особенности придатков головы) очень трудна и до настоящего времени не может считаться установленной. Вместе с тем в этой группе наблюдается и наиболее полный метаморфоз: большинство внутренних органов и гиподермальных структур имаго образуется из имагинальных дисков. Это нередко порождает мнение об отсутствии гомологии и преемственности между придатками личинки и имагинальными органами, отчего первые рассматриваются как независимые образования [Snodgrass, 1953]. Поэтому установление таких гомологий в этой крайне специализированной и уклоняющейся группе и создание для нее непротиворечивой схемы хода единого морфогенетического процесса, сопоставимого с наблюдаемым в других группах, особенно важно для доказательства возможности рекапитуляции при полном метаморфозе.

Из числа существующих способов гомологизации придатков головы высших двукрылых наиболее известен ([Snodgrass, 1953]; см. рис. 13, 1) следующий: ротовые крючки рассматриваются как гомологи мандибул, верхние из двух склеротизованных чувствующих придатков, расположенных на выступе по краям атриума (рис. 13, 2, 3: а), как гомологи антенн, а нижние (в) как максиллярные шупики. Выступ, прикрывающий атриум снизу (с), по мнению Снодграсса, гомологичен нижней губе, другие авторы рассматривают его как слившиеся лабиальные шупики. Р.Е. Снодграсс также весьма убедительно аргументирует гомологию склеротизованных пластинок, глубоко погруженных в грудь личинки, к которым прикрепляется мускулатура цибарияльного насоса и которые нередко называют "головоглоточным скелетом" (рис. 13, 4), с фронтотрипеальной областью и ее фрагментами. Такая гомологизация придатков основана прежде всего на сходстве по расположению соответствующих частей головы с личинками более примитивных групп прямошовных двукрылых, в частности Tabanidae, Rhagionidae (рис. 13, 5). У личинок этих групп присутствуют и легко соотносятся с имагинальными все придатки, характерные для головы личинок насекомых, причем сами эти придатки значительно более дифференцированы, чем у личинок *Musca*, — антенны и максиллярные шупики *Rhagio* длинные, двухчлениковые, нижняя губа оформлена и несет явственные шупики, имеется зачаток гипофаринкса, головная тагма отчетливо выражена.

Второе основание для такой гомологии — иннервация верхних чувствующих придатков длинной ветвью, отходящей от лаброфронтального нерва, а нижних — от мандибулярно-максиллярно-лабиального нерва [Ludwig, 1949].

Однако эта точка зрения страдает рядом существенных противоречий. Во-первых, при сравнении с обычным расположением головных сегментов и их придатков у эмбрионов и личинок других насекомых оказывается, что у личинок высших двукрылых фронтотрипеолабрум инвагинирован (рис. 13, 1, 4: *fr., cly.*), зачатки глаз (глазные имагинальные диски) еще глубже инвагинированы у его задних краев (рис. 13, 4: *d. oc. ant.*), антенны, у всех эмбрионов непосредственно соседствующие с фронтотрипеолабрумом и глазными долями, здесь лежат далеко снаружи у бокового края головы (рис. 13, 2, 3: а). Мандибулы в свою

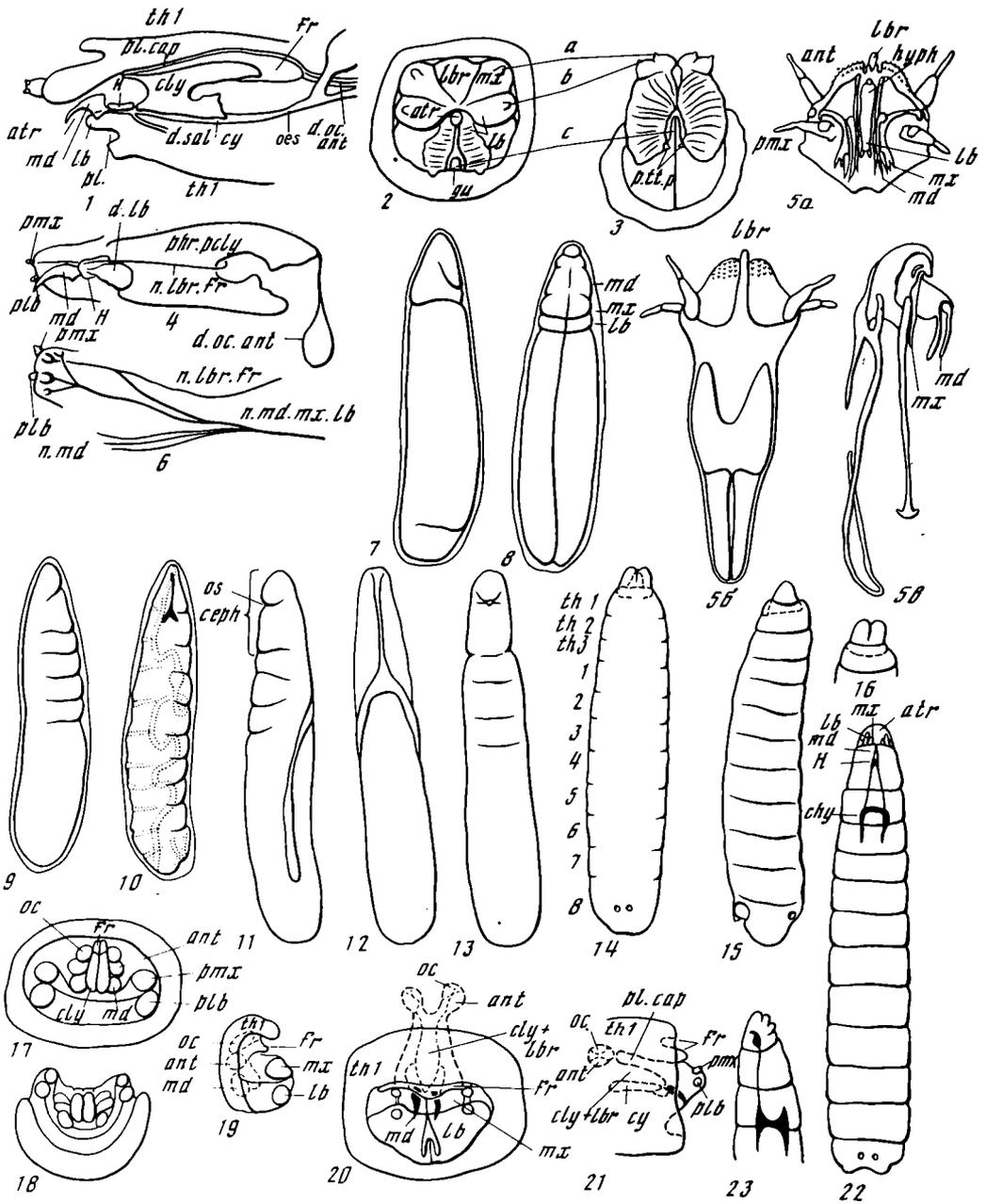


Рис. 13. Эмбрион и личинка комнатной мухи *Musca domestica* L.

1 — схема головы личинки (Shodgrass, 1953); обозначения изменены; 2—3 — голова взрослой личинки (а — с см. в тексте, остальные обозначения см. рис. 8, 9), спереди (2) и снизу (3); 4 — положение лаброфронтального нерва в голове взрослой личинки; 5 — голова личинки *Rhagio* sp. (*Rhagionidae*), снизу (а), сверху (б) и сбоку (в); 6 — схема иннервации чувствующих придатков у личинки комнатной мухи; 7—10 — последовательные стадии эмбриогенеза [Reith, 1925]; 11—16 — то же; 11—12 — предположительно стадия хвостового изгиба, вид сбоку и сверху; 17—19 — схема организации головы позднего эмбриона в начале процесса инвагинации премаксиллярной области, спереди (17), снизу (18) и сбоку (19); 20—21 — то же, на более поздней стадии, сверху (20) и сбоку (21); 22—23 — поздний эмбрион сверху (22) и его передняя часть сбоку (23)

очередь инвагинированы и прикрепляются у переднего конца фронтотрипеальной области (рис. 13, 4: *md*), максиллы лежат снаружи головы и почему-то на общем выступе с антеннами (рис. 13, 2: 3: *b*), а между максиллами и нижней губой расположена очень обширная область, функционально отвечающая оральному диску имаго (рис. 13, 2, 3). Нахождение такого крупного склерита с неясной гомологией между сегментами, которые в эмбриогенезе закладываются рядом и непосредственно соседствуют у всех насекомых на любых стадиях, в том числе и у имаго высших двукрылых, необъяснимо. Кроме того, в этом случае в период инвагинации мандибул между зачатками антенн и максилл должна появляться поперечная складка, чего не наблюдали ни мы (см. далее), ни другие авторы [Reith, 1925; Ludwig, 1949]. Непонятно, каким образом мандибулы оказываются приращенными у переднего конца клипеолабрума, в то время как лежащие между этими склеритами у эмбрионов всех насекомых антенны здесь оказываются далеко в стороне, да еще вместе с максиллами, которые всегда соседствуют с мандибулами, а не с антеннами. Известно также, что нижняя губа имаго высших двукрылых образуется из двух лабиальных имагинальных дисков, расположенных в гиподермальных мешочках (рис. 13, 4: *d. lb.*), которые открываются раздельно друг от друга (причем считается, что диск для каждой ее половины общий с максиллой соответствующей стороны головы). В то же время выступ, рассматриваемый Снодграссом как нижняя губа (рис. 13, 2, 3: *d*), непарный уже у личинки, лишь с продольной бороздкой посередине. Рядом исследователей убедительно показано, что антенны имаго в этой группе образуются из имагинальных дисков, лежащих в глубоких окулоантеннальных, или фронтальных ("frontal sacs" Снодграсса), мешках, открывающихся в задней наиболее глубоко инвагинированной части фронтотрипеолабрума и не имеющих никакой связи с придатками, рассматриваемыми как антенны личинки (рис. 13, 4: *d. oc. ant.*). И, наконец, как справедливо отмечает Снодграсс, иннервация этих придатков от лаброфронтального нерва совершенно нетипична для антенн, и ни нерв, ни сам чувствующий придаток не имеют никакого отношения к антенне имаго.

Поскольку в этой резко aberrантной (по морфологии личинок) группе значенне иннервации для установления гомологий особенно велико, возникла необходимость проследить иннервацию чувствующих придатков более детально. Для этого мы использовали личинок *Musca domestica* последнего возраста, подвергнутых воздействию аналога ювенильного гормона Altozar 4E (ZR-512), после чего содержавшихся около суток без пищи. В результате насекомые, лишенные благодаря воздействию АЮГ возможности окуклиться, утилизировали жировое тело и большую часть других мягких тканей, в том числе мускулатуры. В то же время нервная система сохранилась полностью и стала гораздо легче доступной для перепаровки и дальнейшего изучения. Удалось выяснить, что идущий от подглоточного ганглия крупный мандибулярно-максиллярно-лабиальный нерв (рис. 13, 6: *n.md.mx.lb.*) вначале отделяет группу волокон (рис. 13, 6: *n.md*), которые иннервируют мышцы, идущие к основаниям ротовых крючьев (протракторы мандибул), а затем разветвляется. Вентральная его ветвь идет к боковому выступу головы, несущему чувствующие придатки, и в нем разделяется на три веточки. Средняя веточка иннервирует вентральный чувствующий придаток (рис. 13, 6: *plb*), гомологизируемый обычно с максиллярным щупиком, а две другие идут к наружным стенкам выступа, оканчиваясь одна вентральнее, а другая дорзальнее обоих чувствующих придатков. Но наиболее интересно, что очень тонкая дорзальная ветвь этого нерва вблизи основания бокового выступа впадает в ветвь лаброфронтального нерва, выходящего на внешнюю сторону параклипеальной фрагмы через вырезку в ее задней части (рис. 13, 4: *n.lbr.fr*).

Далее это комплексное нервное волокно направляется к дорзальному чувствующему придатку (рис. 13, 4. *ptx*), проходя конутри (ближе к параклипеальной фрагме, почти по ее поверхности) от уже описанных ветвей мандибулярно-максиллярно-лабиального нерва, и заканчивается на внутренней обращенной к атриуму стенке бокового выступа личиночной головы. Таким образом, оказалось, что весь выступ, несущий чувствующие придатки, иннервируется от мандибулярно-максиллярно-лабиального нерва, а дорзальный чувствующий придаток имеет двойную иннервацию — от верхней веточки того же нерва и длинной ветви лаброфронтального нерва. Иными словами, иннервация указывает на наличие в составе этих выступов материала нижегубного и (или) максиллярного сегмента и фронтотрипеолабрума, но не антеннального сегмента. Все это позволяет нам предложить несколько иную гомологию головных придатков высших двукрылых. Головная складка (рис. 13, 1, 21: *pl. cap*; "head fold" Снодграсса), расположенная между боковыми выступами с чувствующими придатками, гомологизируется с лобной областью и, видимо, образована путем разрастания вперед верхней части эмбрионального фронтотрипеолабрума. Склериты, окружающие цибарияльный насос, в соответствии с гипотезой Р.Е. Снодграсса рассматриваются как наличник (с причлененной в передней части верхней губой) и параклипеальные фрагмы. Антенны и сложные глаза в виде имагинальных дисков инвагинированы в лобных мешках, открывающихся близ границы наличника и лба (как показано Р.Е. Снодграссом, задняя часть верхней стенки цибарияльного насоса по характеру мускулатуры относится уже к лобной области, а не к наличнику, т.е. граница лба находится впереди начала головной складки). Ротовые крючья гомологизируются с мандибулами, которые также инвагинированы вместе с вперед лежащими сегментами, однако при разрастании клипеуса назад не сдвинулись (подобно зачаткам глаз и антенн) к его заднему концу, а остались причлененными спереди возле входа в цибарииум. Боковые выступы, несущие чувствующие придатки, содержат материал максилл и нижней губы, причем чувствующие придатки, по-видимому, гомологичны максиллярным (верхние) и лабиальным (нижние) щупикам. С внутренней стороны к ним прилежит материал лобной области, мигрировавший сюда при ее дорзальном разрастании и образовании головной складки, в результате чего ветвь лаброфронтального нерва и начала иннервировать близлежащий чувствующий придаток (максиллярный щупик), более нуждающийся в усиленной иннервации, чем сама головная складка. Оральный диск, покрытый всасывающими бороздками, ведущими в атриум, может быть гомологизирован с лабиальным сегментом, а выступ, рассматриваемый Снодграссом как нижняя губа (рис. 13, 2, 3: *c*), и лежащая позади него обширная мембрана, втянутая в складку переднегруди, — с участком, определявшимся нами в других группах насекомых как эмбриональная гула. Маленькие склеротизованные образования, расположенные по бокам этого выступа (рис. 13, 3: *p. ll. p.*), представляют собой места причленения вентральных выступов в основании ротовых крючьев. Иными словами, эти участки можно рассматривать как зачатки задних ножек тенториума — гомологи задних тенториальных ямок. Последние у всех личинок располагаются на границе гулы и субментума (лабиума), т.е. их местоположение у личинок *Musca* подтверждает предлагаемую нами гомологию.

Для проверки высказанных предположений мы проследили последовательно развитие основных внешних структур *Musca domestica* в ходе эмбрионального, предкуколичного и куколичного развития, в том числе у животных, подвергшихся незадолго до образования пупария воздействию больших доз аналога ювенильного гормона. В результате этого у части особей, как уже говорилось, пупарии вообще не образовались, часть образовала внешне нормальные пупарии,

а у части особей затвердение покровов произошло, но пупарии оказались в большей или меньшей степени личинковидными. Иными словами, у них был заторможен процесс втягивания головы и переднегруди и отделения покровов формирующейся куколки от пупария, а следовательно, и выворачивания имагинальных дисков, которые тем не менее уже успели достичь нужного для окукливания уровня дифференцировки. Этот период максимального предкуколичного развития имагинальных дисков, в нормальном онтогенезе очень кратковременный, здесь удалось фиксировать сразу у большого количества животных, что сильно облегчило возможности гомологизации. Кроме того, получено некоторое количество пупариев, у которых процесс выворачивания имагинальных дисков был приостановлен на нескольких промежуточных стадиях образования криптоцефалической куколки, что позволило непосредственно подтвердить предложенную выше гомологию.

Онтогенез высших двухкрылых в силу своей специфичности относится к числу наиболее хорошо изученных в отряде насекомых [Weismann, 1863, 1864; Wahl, 1914; Snodgrass, 1924, 1953; Reith, 1925; Robertson, 1936; Ludwig, 1949; Bodenstern, 1950]. Поэтому мы ограничимся лишь кратким описанием его основных стадий, акцентируя внимание на некоторых существенных моментах, либо недостаточно освещенных предыдущими авторами, либо оказавшихся доступными для изучения лишь при использовании аналогов ювенильного гормона.

Эмбриональное развитие

Наиболее характерная особенность эмбриогенеза высших двухкрылых — его крайняя выпрямленность, которая выражается прежде всего в отсутствии бластокинезов и обрастания эмбрионом желтка. Туловищная гиподерма этих форм, как принято считать, образуется сразу цельной, замкнутой на дорзальной стороне эмбриона. Своеобразен и порядок сегментации тела. Согласно описанию Рейта [Reith, 1925], вначале образуются три поперечные бороздки, названные им головной, передней и задней (рис. 13,7), затем средняя продольная бороздка, затем дифференцируются пять головных сегментов (рис. 13,8). Позднее разделение головных сегментов исчезает, но появляется сегментация на груди (рис. 13,9) и, наконец, образуется полная сегментация тела личинки (рис. 13,10). Нам не удалось проследить всю описанную Рейтом картину разделения головных сегментов, однако на стадии, промежуточной между этапами, изображенными на рис. 13,8 и 13,9, на спинной стороне эмбриона, окрашенного борным кармином, виден характерный более светлый рисунок, который как бы очерчивает контуры зародышевой полоски, не вполне замкнутой дорзально, с хвостовым концом, далеко загнутым на спинную сторону (рис. 13,11,12). Это состояние, весьма характерное для эмбрионов большинства голометабол, считается утерянным у высших двухкрылых (см. [Захваткин, 1975]). Однако необходимые в этом случае последующие стадии укорочения отогнутого дорзально конца брюшка и выпрямления каудального изгиба в развитии *Musca* не обнаруживаются, а личиночная сегментация тела появляется (сразу в окончательном виде) значительно позже. На описываемой же стадии явно отчленена лишь небольшая предротовая лопасть (которую Рейт вслед за Вейсманном [Weismann, 1963] обозначает как "vorderkopf") (рис. 13,13). Она отделена от остального тела глубокой поперечной складкой, в центре которой образуется ротовое отверстие. Позади нее заметны еще четыре менее глубокие складки, которые отделяют сегменты, гомологизируемые Рейтом с грудными (см. рис. 13,11).

На следующей из наблюдаемых стадий сегментация тела уже полная, хотя и слабо различима. Голова начинает втягиваться в переднегрудную сегмент,

который около нее образует складку (рис. 13, 14—16). Крайне характерно для этой стадии разделение головы очень глубокой продольной складкой, в глубине которой располагается ротовое отверстие, а по бокам от него при взгляде спереди и сверху видны два довольно крупных продольных склерита, возможно, гомологичные мандибулам эмбрионов других насекомых. По-видимому, этот же процесс описан Людвигом [Ludwig, 1949] у близкого рода *Calliphora* как начало формирования головной складки ("head fold" Снодграсса). У *Calliphora* через 13 ч развития на голове эмбриона образуется U-образное углубление, открытым концом ориентированное вперед. Его боковые края лежат конутри от формирующихся чувствующих придатков личинки. Согласно предлагаемому нами способу гомологизации головных придатков, этот процесс представляет собой инвагинацию всей передней части эмбриональной головы (до мандибулярного сегмента включительно), в то время как максиллярный и лабиальный сегменты остаются лежащими впереди и по бокам от этого углубления, несущего инвагинированные зачатки фронтотрипеолабрума, глаз, антенн и мандибул (см. схемы на рис. 13, 17—21). Иными словами, это состояние может соответствовать моменту образования головного изгиба эмбрионов других голометаболов, т.е. самому началу их позднего эмбриогенеза. На этой стадии становятся заметными отчлененная и разделенная вдоль анальная пластинка и задние дыхальца на восьмом брюшном сегменте (рис. 13, 14, 15).

Следующая стадия уже весьма близко напоминает молодую личинку, так как у нее уже имеются чувствующие придатки на выростах по бокам головы и начинают формироваться ротовые крючья и скелет цибариума. В промежутке между придатками правой и левой половин головы находится широкое треугольное углубление — зачаток будущего атриума, прикрытый сверху тонкой мембраной (которая, видимо, и представляет собой головную складку). Зачатки чувствующих придатков (по принятой нами терминологии зачатки челюстных и нижнегубных щупиков) с момента появления располагаются тесно друг около друга и между ними ни на одной стадии не появляется углубления, которое можно было бы рассматривать как место инвагинации мандибул. На этой стадии происходит резкое удлинение фронтотрипеолабрума: лобная область, по-видимому, образует головную складку, клипеальная область вместе с образующимися на этой стадии параклипеальными фрагментами сильно разрастается и погружается задним концом все глубже в грудь, увлекая за собой формирующиеся в этом месте лобные мешки — зачатки глаз и антенн. В конце позднего эмбриогенеза скелет цибариума хорошо виден сквозь стенки тела. Сверху он имеет U-образную форму (часть, по Снодграссу, гомологичная клипеусу) (рис. 13, 22). Сбоку хорошо видны параклипеальные фрагменты (рис. 13, 2), в этот период значительно более короткие в средней части, чем у взрослых личинок, и соединенные с мандибулами тонкими склеротизованными тяжами. При взгляде сверху на отпрепарированный скелет видно, что между тяжами, идущими к правой и левой мандибулам (на этой стадии очень тесно соединенным между собой), имеется склеротизованная перемычка (рис. 13, 22). По-видимому, при дальнейшем развитии она преобразуется в H-образную пластинку, к которой прилегают ротовые крючья. Внешний вид скелета цибариума на этой стадии позволяет думать, что нижняя часть его боковых пластинок образована разросшимися аподемами мандибулярных мышц, соединение которых с фрагментами вполне естественно. Правда, трудно объяснить, как эти внутренние структуры могут быть сброшены при линьке, однако и сами мандибулы тоже сбрасываются при этом вместе с H-образной пластинкой, которая, возможно, представляет собой дериват стернита мандибулярного сегмента. Лобная часть, по-видимому, как и у ранних эмбрионов осы и сверчка (см. далее) осуществляющая соединение наличника с грудью и образуя головную складку,

также разрастается под погружающимися в грудь параклипеальными фрагментами, тогда как ее верхняя часть фиксирована между боковыми выступами головы (передняя часть головной складки). По-видимому, вместе с разрастанием лобной области удлиняется и иннервирующая ее ветвь фронтоклипеолабрального нерва. Причем ее окончание мигрирует (в филогенезе) из передней части головной складки к непосредственно соседствующему с ней максиллярному щупику, усиливая его иннервацию.

Описанная выше инвагинация передней части головы происходит на морфогенетически очень ранней стадии, когда у эмбрионов других насекомых тергальные части сегментов еще слабо развиты и не смыкаются между собой на дорзальной стороне тела. Видимо, этот процесс инвагинации затормаживает развитие тергальных областей головных сегментов у высших двукрылых, поскольку глазной и антеннальный сегменты заключены внутри лобных мешков, образуя их стенки, а мандибулярный сегмент, расположенный в глубокой складке по краям параклипеальных фрагментов, также лишен возможности интенсивно расти. Эта возможность частично сохраняется у максиллярного и лабиального сегментов, однако и они лишь образуют наружные стенки боковых выступов и, не успев сойтись друг с другом, замыкаются на уже сформированный к этому времени переднегрудной сегмент. Иными словами, широко известный, но не объясненный факт дезинтеграции головы у личинок *Cyclorhiza* может быть истолкован как отставание дифференцировки головных сегментов (роста их тергальных областей) в начале позднего эмбриогенеза по сравнению с грудными сегментами, т. е. как одна из многочисленных (см. далее) гетерохроний в их развитии.

Личиночное развитие

В противоположность многим насекомым с полным превращением имагинальные диски высших двукрылых развиваются в течение личиночной стадии благодаря полной изоляции от наружных покровов, что позволяет им не участвовать в линьках. Такое развитие дисков ног, и особенно крыльев представляет собой очень резкую гетерохронию, поскольку реализуется на фоне общего уровня дифференцировки личинки, соответствующего весьма раннему эмбриональному состоянию других насекомых. Однако, несмотря на раннюю закладку, имагинальные диски в течение активной личиночной жизни растут незначительно и почти не претерпевают органологической дифференцировки вплоть до конца последнего личиночного возраста незадолго до образования пупария. Это период, по существу отвечающий уже не личинке, а предкуколке других насекомых, в нормальном онтогенезе очень кратковременен. Однако, воздействуя на зрелых личинок с помощью аналогов ювенильного гормона, удалось получить несколько сотен личинок, находящихся на разных стадиях этого процесса, описанных далее. Стадии, проходящие в предкуколический период у высших двукрылых, в отличие, например, от жуков вообще не оформлены и выражаются лишь в степени дифференцировки имагинальных дисков, сохраняющих свое инвагинированное положение. Внешний вид личинки при этом не изменяется вплоть до образования пупария.

Начальная стадия предкуколического развития, на которой органологическая дифференцировка имагинальных дисков уже доступна для изучения, по некоторым общим признакам с развитием жуков названа **сильфоидной**. Более ранние стадии, полиподная и брюхоидная, прямому исследованию пока не поддаются.

Диски антенн, как уже говорилось, развиваются вместе с дисками сложных глаз в лобных мешках, которые у взрослых личинок действительно выглядят как сморщенные мешочки, соединенные внутренней частью с глазными долями и

открывающиеся у верхних задних углов параклипеальных фрагм. В начале предкулолочного развития лобные мешки сильно увеличиваются в размерах. В них дифференцируются отдельно плотные поперечные диски сложных глаз, первоначально лежащие во внутренней более глубокой части мешка ближе к глазным долям мозга, и зачатки антенн, расположенные ближе к выходу из лобного мешка и имеющие вид плоских дисков с валикообразно приподнятым краем (рис. 14, 1). Расчленения их в это период еще не заметно. Затем часть, лежащая конутри от этого валика, отчленяется от него, утолщается и в центре ее отделяется округлый вершинный членик будущей антенны, т.е. антенна становится трехчлениковой. Второй членик сильно разрастается и на нем появляются следы отделения еще двух члеников — у основания и у вершины (рис. 14, 2), т.е. зачатки педицеллюса и предвершинного членика. Из числа других головных придатков в этот период развиваются лабиальные диски в виде широкогорлых мешочков (а не длинностебельчатые, как диски ног и крыльев), открывающихся в атриум возле нижних углов ротовых крючьев. Их гиподерма непосредственно переходит в гиподерму боковых выступов головы, несущих чувствующие придатки (рис. 14, 3). Эти диски не претерпевают разделения на членики или отдельные доли (например, алаглоссу и щупик или зачатки нижней губы и максиллы), их дифференцировка выражается лишь в увеличении размеров и утолщении гиподермы на внутренней стороне. Диски конечностей и крыльев располагаются в глубоких мешках, связанных длинной тонкой горловиной с гиподермой своих сегментов (рис. 14, 4). Диски ног прикрепляются на вентральной стороне тела, передние и средние — недалеко от средней линии, задние — несколько латеральнее, а диски крыльев и жужжалец — в дорсолатеральной части сегментов. Однако топографически диски сдвинуты далеко назад: так, диски передних ног лежат рядом друг с другом (даже частично страстаясь, хотя их переподальные мешки открываются раздельно) в пределах второго и частично третьего грудных сегментов, диски средних ног имеют более короткие периподальные мешки, открывающиеся ближе к бокам тела, и лежат целиком в пределах заднегруди. Диски передних крыльев также лежат в пределах заднегруди в ее дорсолатеральной части, открываясь в задней части среднегруди. Диски жужжалец в неглубоких мешках лежат в задней половине заднегруди, простые лопастевидные, без складчатости. Диски ног в начале стадии состоят из периподального мешка, очень плотного в основании, которое, как видно из дальнейшего, гомологично коксе будущей ноги, следующего членика в форме плоской чаши, вытянутой в сторону горла мешка — гомолога трохантерофемура, и крупного вершинного членика, в котором постепенно намечаются следы последующего разделения (рис. 14, 5). Затем (рис. 14, 6, 7) вершинный членик увеличивается в размерах и разделяется на два, из которых базальный продолжает сильно разрастаться и в нем появляются следы дальнейшего разделения на два (голень и лапку). Округлый вершинный членик, по-видимому, гомологичен претарзусу. Несколько позже (на стадии, когда антенны становятся трехчлениковыми) разделение третьего и четвертого члеников ноги становится явственным, а в основании претарзуса заметно тесно ассоциированное с ним явственно отчлененное кольцо (рис. 14, 8). По-видимому, оно гомологично пятому членику лапки, который в дальнейшем сливается с претарзусом и вплоть до окукливания развивается вместе с ним (подобная же ассоциация последнего членика лапки с претарзусом наблюдается и в предкулолке осы, однако там эти членики не сливаются). Возможно, что состояние ноги, изображенное на рис. 14 8, фиксирует момент разделения лапки на два тарзомера (первый из которых гомологичен четырем базальным, а второй — апикальному членикам лапки куколки и имаго) и соединения вершинного из них с претарзусом.

Диски передних крыльев в этот период также начинают разрастаться и

образуют картину, внешне напоминающую разделение зачатка ноги (рис. 14, 9), однако в отличие от члеников ноги его отделы не чашевидны и в профиль выглядят как простые поперечные складки (рис. 14, 10). Никаких имагинальных дисков в брюшке, в том числе и на генитальных сегментах, не обнаруживается.

Следующая стадия, наступающая непосредственно перед образованием пупария, может быть названа пронимфоидной. Диски антенн на этой стадии становятся явственно пятичлениковыми (рис. 14, 11, 12), их второй членик очень большой, чашевидный, третий тоже довольно широкий, со следами поперечной складчатости, два верхних (четвертый и пятый) особенно резко ограничены друг от друга. Тот же порядок расчленения с более ранней по сравнению с остальными члениками жгутика дифференцировкой двух верхних члеников и отчленением как предвершинного членика, так и педицеллюса от второго членика трехчленистых антенн наблюдался нами ранее в онтогенезе *Tenebrio* и *Dolichovespula* (см. выше).

Лабальные диски продолжают увеличиваться в размерах не меняя формы, придатки головы не обнаруживают никаких внешних изменений. Диски ноги в этот период становятся восьмичлениковыми (рис. 14, 13), включая коксу, которая образует дно и нижнюю часть стенки периподального мешка, за счет разделения базального членика лапок на четыре и окончательного слияния пятого их членика с претарзусом. Зачаток коксы в основании периподальной мембраны уже в это время и позднее резко отделен от нее более тонким прозрачным участком. В начале развития диска он толстый и плотный, мало отличается по виду от других члеников (за исключением расположения на дне и внешней стенке периподального мешка). На пронимфоидной стадии он, как и остальные стенки мешка, становится более тонким. Отчленение трохантера в этот период незаметно.

Затем начинается образование пупария, которое, как известно, не синхронно с окукливанием (в наших условиях при 22—24° С между образованием пупария и окукливанием проходит около суток). С помощью аналогов ювенильного гормона удалось фиксировать на этой стадии, которая по аналогии с развитием *Tenebrio* и *Dolichovespula* названа нами нимфоидной, значительное число особей. Образование пупария сопровождается втягиванием головы и значительной части переднегруди. При этом выступы, несущие максиллярные и лабиальные щупики, резко укорачиваются, а оральный диск суживается, так что личиночный материал придатков головы оказывается оближенным с наружным отверстием цибарнума, где прикрепляются мандибулы и открываются лабиальные имагинальные диски. Скелет цибарнума (параклипеальные фрагмы) погружается еще глубже в грудь, приближаясь к мозгу. В результате диски сложных глаз и антенн, которые в этот период сильно разрастаются, лежат уже не позади, как у личинки (рис. 13, 4), а по бокам от параклипеальных фрагм, прилегая снаружи к их задней части (рис. 14, 14). Антенны в этот период (рис. 14, 15, 16) становятся отчетливо шестичлениковыми за счет разделения третьего членика. Их верхние членики начинают утоньшаться и удлинняться, одновременно смещаясь относительно центра диска, который в целом приобретает форму неправильного конуса. Лабиальные диски по-прежнему лишь увеличиваются в размерах и утолщаются на внутренней стороне, не претерпевая какого-либо расчленения или образования структур, напоминающих щупики.

Развитие дисков ног, крыльев и жужжалец на нимфоидной стадии сводится в основном к увеличению размеров и изменению формы. Членики ноги сильно удлиняются, особенно бедро (которое при этом складывается вдвое), голень и первый членик лапки, образующий посередине поперечную складку, так что кажется двухчлениковым (рис. 14, 17—19). Тонкая мембрана, образующая противоположную от основания диска стенку периподального мешка, исчезает

(край ее показан на рисунках: *pp*), так что вершина ноги выступает свободно в полость тела. На стенке, прилежащей к основанию ноги, в этот период хорошо заметны два кольца, отделенные друг от друга и от наружных стенок мешка очень четкими прозрачными зонами (рис. 14, 19б). По-видимому, они гомологичны коксе и трохантеру. Наружное кольцо кокса, как уже говорилось, заметно и на более ранних стадиях, когда место отчленения трохантера из-за его малых размеров и расположения в складке между бедром и стенкой периподального мешка обнаружить не удастся.

К концу нимфоидной стадии (в наших условиях содержания около суток после образования пупария), когда пупарий из беловатого, а затем желтого становится светло-коричневым и начинается явственный гистолиз личиночной мускулатуры, лобные мешки, несущие диски антенн и сложных глаз, еще увеличиваются, занимая почти все пространство по бокам от параклипеальных фрагм и постепенно формируя всю будущую дорзальную стенку имагинальной головы. Диски антенн резко меняют свою форму (рис. 14, 20, 21). Их базальный членик по-прежнему образует основание периадентальной мембраны, второй остается кольцеобразным, третий резко увеличивается в размерах, становится полушаровидным, а три конечных смещаются субтерминально по отношению к вершине третьего, где при этом образуется треугольная складка, и заметно суживаются, образуя направленный в сторону трехчлениковый вырост. По расположению и форме антенн в целом совершенно очевидно, что эта стадия — момент образования аристы из трех вершинных члеников, аналогичная состоянию, которое наблюдается у имаго некоторых прямошовных двукрылых — *Tabanidae*, *Rhagionidae* (*Glutops*).

Конечности продолжают увеличиваться в размерах, кокса и трохантер становятся члениковидными, нерезко отделены от остальной части периподального мешка, образующей грудь, друг от друга и от бедра (рис. 14, 22). Начинает маскироваться также отчленение голени от бедра, причем бедро, еще в начале стадии сложенное вдвое, особенно интенсивно растет своей срединной, направленной наружу частью. При этом его основание, граничащее с вертлугом, и вершина, на которой прикрепляется голень, оказываются сближенными друг с другом на его внутреннем конце, а наружная сторона образует резкий выступ, направленный наружу и вверх. Далее отчленение голени от бедра окончательно маскируется, и эта часть ноги приобретает форму, изображенную на рис. 14, 23, истолкованную Ч.В. Кимом [Kim, 1960] как феморотибиальный зачаток. Такое кажущееся объединение члеников, на всех более ранних стадиях отчетливо разделенных (причем, как мы видели, членик, гомологичный бедру, дифференцируется первым), несомненно вторично, как и у *Tenebrio* и *Dolichovespula*, и не может служить свидетельством существования феморотибиального зачатка.

Диски крыльев продолжают увеличиваться, освобождаются от гиподермальных мешков и приобретают все более глубокую поперечную складчатость (рис. 14, 24). Интенсивно развиваются также бобовидные широкогорлые открывающиеся впереди передних дыхалец диски переднеспинки. Они изнутри прилежат к наружным отделам передних трахейных стволов (рис. 14, 25) и впоследствии образуют тергальную часть переднегруди и длинные выступы над дыхальцами куколки, соединяющиеся с отверстиями в стенке пупария, через которые осуществляется дыхание куколки. По образованию и положению эти выступы куколки (как и дыхательные выросты куколки *Simuliidae*, см. [Штейнберг, 1959]), аналогичны птеритам *Tenebrio* и *Dolichovespula*, которые также интенсивно развиваются именно на нимфоидной стадии. У имаго они преобразуются в плечевые бугорки: образования, гомология которых у двукрылых была до сих пор неясна. На нимфоидной стадии мухи птерит выглядит как утолщение в

стенке диска, с небольшим бугорковидным выступом, преобразующимся затем в тонкий вершинный отросток птерита, соединяющийся со стенкой пупария. Однако на нимфоидной стадии ни сам диск переднеспинки и птерита, ни тем более этот выступ не окружают дыхальца, что вполне понятно, так как оно по происхождению относится не к передне-, а к среднегрудю.

Никаких следов развития имагинальных структур в брюшке (в том числе дифференцировки гениталий) на нимфоидной стадии не наблюдается. Такое отставание дифференцировки брюшка, в котором заключены основные личиночные органы, обеспечивающие главную ее функцию — питание и запасание жировых веществ, представляет собой яркий пример гетерохронии в онтогенезе этих насекомых подобно отставанию дифференцировки головных сегментов в эмбриогенезе.

Дальнейшее развитие придатков головы также идет не синхронно. Антенны и сложные глаза, находящиеся внутри лобных мешков, могут развиваться сравнительно беспрепятственно и достигают более высокой степени дифференцировки (шестичлениковые антенны). В то же время нижняя губа развивается лишь в средней части, образуемой из лабиальных дисков, тогда как лабиальные щупики и максиллы вместе с их щупиками образуют функционирующие органы личинки и их материал заключен в очень ограниченном пространстве боковых выступов головы, к тому же сравнительно удаленных от развивающегося имагинального диска. Это задерживает их развитие на пронимфоидной и нимфоидной стадиях, когда у других голометаболических личинок нижней губы давно сомкнуты, а щупики длинны и претерпевают прогрессирующее расчленение. Как уже говорилось, принимаемый нами способ гомологизации чувствующих придатков высших двукрылых нов и их превращение в максиллярные и лабиальные щупики никем до сих пор не прослеживалось. Напротив, существует мнение, что и нижняя губа и максиллы с их щупиками образуются из лабиального имагинального диска, однако конкретно этапы этого процесса также никем не наблюдались. Это можно было бы объяснить кратковременностью периода выворачивания имагинальных дисков у высших двукрылых. Однако, как мы видели при развитии других органов, процесс дифференцировки придатков начинается задолго до момента их выворачивания, чего в данном случае не наблюдается. Кроме того, с помощью аналогов ювенильного гормона удалось вычленивать отдельные этапы дифференцировки куколочных максилл и нижней губы, т.е. получить несколько экземпляров на стадии криптоцефалической куколки, у которых выворачивание лабиальных дисков уже произошло, но челюстные и губные щупики сохранили члениковидность и склеротизацию, напоминая внешне чувствующие придатки личинки, однако уже располагаются так же, как у эмбрионов большинства голометаболических и некоторых их личинок (например, ос): губные по краям широкого несколько двулопастного выступа — тотоглоссы, а максиллярные — латеродорзальнее их на собственных небольших выступах (рис. 14, 26). Таким образом, удалось непосредственно, а не только по аналогии и характеру иннервации, подтвердить гомологию чувствующих придатков личинки с максиллярными и лабиальными щупиками. Расположение этих придатков у криптоцефалических куколок позволяет считать, что из лабиального имагинального диска образуются лишь медиальная и базальная части нижней губы, тогда как губные щупики и максиллы с их щупиками образуются за счет гиподермы боковых выступов головы личинки. Описанное выше сближение этих выступов с лабиальным диском в период образования пупария (рис. 14, 25) облегчает такую гомологию.

Таким образом, в течение предкулолочного развития *Musca* происходит постепенная дифференцировка придатков, по степени и порядку расчленения мало отличающаяся от того, что мы наблюдали в онтогенезе других групп

голометабол (в особенности, ос). Придатки личинки соответствуют имеющимся у имаго и поддаются гомологизации с ними. Исключение составляют ротовые крючья, которых нет у имаго, однако у него отсутствуют и какие-либо другие структуры, которые можно было бы гомологизировать с мандибулами. Крайне сильно специализированные мандибулы личинок мускоидных мух просто сбрасываются при куколочной линьке вместе с H-образной пластинкой и параклипеальными фрагмами, чему способствует их тесное объединение с этими склеритами, начиная с эмбриогенеза. Как и в ходе эмбрионального развития, в предкуколочный период онтогенеза *Musca* наблюдаются довольно резкие частичные гетерохронии: отставание дифференцировки челюстных и губных щупиков по степени дифференцировки от других придатков, головы в целом по сравнению с грудью (даже антенны достигают лишь шестичленикового состояния, в котором и фиксируются, тогда как у других форм в конце нимфоидной стадии они бывают более расчлененными) и, наконец, брюшка по сравнению с грудью и головой.

Развитие криптоцефалической куколки

Эта интересная стадия, свойственная лишь высшим двукрылым, характеризуется тем, что тело куколки уже сформировано, гиподерма, образованная при разрастании имагинальных дисков, сомкнута, сами придатки вывернуты и лежат свободно под покровами пупария, однако голова еще остается инвагинированной вместе с параклипеальными фрагмами, облекая их снаружи, хотя гиподерма головы куколки уже полностью отделена от них. В наших условиях содержания (при 22—23° С) эта стадия продолжалась около полусуток, целый ряд экземпляров был задержан на разных ее этапах воздействием АЮГ. По общему уровню дифференцировки она сопоставима с сурпаннимфоидной стадией ос, однако в развитии отдельных структур имеются существенные отличия, объясняющиеся описанными выше частичными гетерохрониями.

Голова глубоко втянута в грудь и, кроме того, ее латеродорзальные области заключены в глубокую поперечную складку, образованную очень большими соединившимися друг с другом в верхней части головы лобными мешками. Процесс слияния лобных мешков описан Б. Валем [Wahl, 1914] для *Calliphora* и С. Робертсоном [Robertson, 1936] для *Drosophila* как рассасывание их внутренних стенок с последующим объединением наружных. Лобные мешки образуют также глубокие продольные складки по бокам от параклипеальных фрагм, на внутренней стороне которых располагаются зачатки антенн, а на наружной — сложных глаз. Клипеальная область образует вытянутый вперед выступ между параклипеальными фрагмами, соединяется с лобной областью, лежащей выше их, и с окулоантеннальными складками у задних краев этих фрагм. Таким образом, общая поверхность гиподермы, окружающей инвагинированные параклипеальные фрагмы, весьма велика, что и обеспечивает очень крупные размеры головы (вместе с лобным пузырем) куколки и молодого имаго.

ЕДИНСТВО МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИ ПОЛНОМ И НЕПОЛНОМ ПРЕВРАЩЕНИИ

Для сравнения описанных выше стадий онтогенеза голометабол с традиционными, выделявшимися А. Берлезе [Berlese, 1909] в эмбриогенезе насекомых с неполным превращением, рассмотрим поздний эмбриогенез сверчка *Gryllus domesticus* L. Его последовательные стадии вслед за А. Берлезе и А.А. Захваткиным [1953] обозначаются как преполиподная, полиподная, олигоподная и постполиподная.

Как и у описанных ранее форм голометабола, эмбриогенез сверчка рассматривается с момента, когда постларвальная сегментация тела эмбриона уже завершена и достаточно хорошо различима и начинается закладка придатков. Первой из описываемых далее стадий предшествует прямая зародышевая полоска без головного и каудального изгибов и со следами ларвальной сегментации.

Преполиподная стадия. На этой стадии передняя часть будущей головы (эмбриональный лабрум и процефалические доли с зачатками антенн) отогнуты на спинную сторону эмбриона и начинает формироваться каудальный изгиб между шестым и седьмым брюшными сегментами, вершина которого, однако, еще направлена дорзально¹, а отогнутая вершина брюшка — чуть косо назад, не прилегая к его вентральной стороне (рис. 15, 1). Эмбрион целиком погружен в желток, который повсюду тесно прилегает к нему. Зачаток эмбрионального лабрума непарный, отделен от процефалических долей. Формирование придатков еще только начинается: антенны и грудные ноги (придатки, в онтогенезе сверчка опережающие остальные) в виде широких бугорков, прочие в виде небольших утолщений, сегменты девятый-одиннадцатый и проктодеальные образуют общую пластинку, на которой границы сегментов внешне неразличимы.

Полиподная стадия. На этой стадии эмбрион по-прежнему располагается в задней (по отношению к его окончательному положению перед выходом) половине яйца близ его притупленного конца и ориентирован головным концом назад. В начале стадии он полностью окружен желтком, к концу ее у вентральной стороны зародыша заметна небольшая амниотическая полость (рис. 15, 3).

В самом начале стадии головной изгиб выпрямляется, так что процефалические доли оказываются направленными прямо вперед, а эмбриональный лабрум вниз (рис. 15, 1). Каудальный изгиб становится более резким и вершина брюшка постепенно подгибается к его вентральной стороне. В ней явственно различимы девятый сегмент, сильно распластанный в стороны, тогда как десятый и одиннадцатый, граница между которыми по-прежнему незаметна, образуют довольно длинную пластинку, также с распластанными и несколько выступающими назад боковыми лопастями (рис. 15, 2б). На эмбриональной верхней губе появляется продольное разделение в виде бороздки, резкой в передней и сглаженной в задней части. Появляются лопастевидные головные и грудные придатки, из которых антенны наиболее длинные, к концу стадии достигают задней части мандибулярного сегмента. Мандибулы относительно невелики. На максиллах и еще непарных зачатках нижней губы появляется разделение на внутреннюю часть — жевательные доли (пока еще не отделенные друг от друга) и наружную — еще нечленистый зачаток щупика. Грудные ноги широкие и короткие без следов расчленения, брюшные придатки в виде очень небольших плоских бугорков, плейроподии и церки чуть крупнее.

В середине стадии (рис. 15, 4) хвостовой конец эмбриона окончательно прилегает с вентральной стороны к передней половине брюшка и при взгляде сбоку выглядит утолщенным, так как начинается рост боковых краев сегментов в дорзальном направлении, на остальном теле еще незаметный. Однако края сегментов и здесь еще не смыкаются друг с другом, так что на спинной стороне вершины брюшка (в подогнутом состоянии ориентированный вниз) хорошо виден округленно-треугольный проктодеальный зачаток (рис. 15, 5). Сегментация тела очень резко выражена, однако отчленение десятого и одиннадцатого сегментов слабо различимо в виде очень неглубокого вдавления, отделяющего небольшой вершинный треугольник с анальной щелью и церками. Все сегменты тела разделены продольно посередине, стерниты еще не обособлены. Эмбриональная

¹¹ По отношению к морфологическим осям самого эмбриона, а не яйца, так как эмбрион в это время ориентирован головным концом к той части яйца, которая перед вылуплением становится задней (ср. рис. 15, 1, 25, 28).

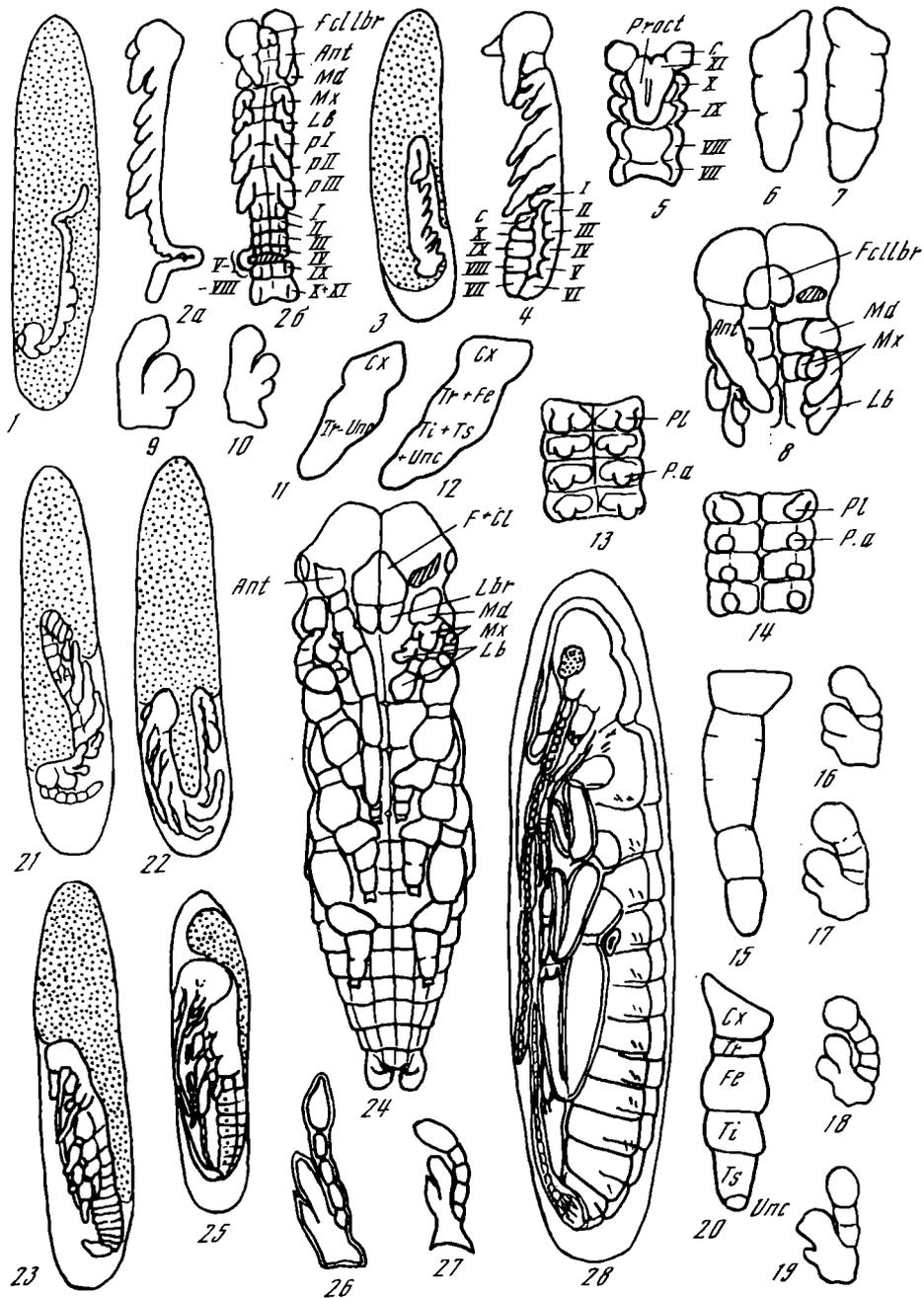


Рис. 15. Эмбриогенез домашнего сверчка (*Achet domestica* L.)

1—4, 21—25, 28 — эмбрион на преполлиподной стадии (1), в начале (2) и середине полиподной (3, 4); в конце олигоподной (21—23 — этапы бластокинеза, 24 — общий вид) и на постоллиподной стадиях (25 — положение в яйце, 28 — общий вид в конце стадии); 5 — верхина брюшка снизу в середине полиподной стадии; 6, 7, 15 — антенна в начале (6) и конце полиподной (7) и в начале олигоподной стадий (15); 8 — головные сегменты в начале полиподной стадии; 9, 16—18, 26, 27 — максилла в начале полиподной (9), в начале (16), середине (17) и конце олигоподной (18) и в середине (26) и конце полиподной стадий (27); 10, 19 — нижняя губа в начале полиподной (10) и в середине олигоподной стадий (19); 11, 12, 20 — нога в середине (11) и конце полиподной (12) и в начале олигоподной стадий (20); 13, 14 — основание брюшка в середине (13) и конце (14) полиподной стадии

P.a — брюшные ноги, *Pl* — плевроподии, *Proct* — зачаток проктодеальных сегментов, остальные обозначения см. рис. 8

верхняя губа очень сильно выпуклая и очень резко отделена от глазных долей, продольное разделение в виде бороздки заметно уже по всей ее длине, ротовое отверстие открывается сразу позади нее. Антенны удлинняются, в середине стадии достигают середины максиллярного, к концу ее — основания лабиального сегмента (рис. 15, 8). Очень отчетливо заметны следы их разделения вначале на три членика (рис. 15, 6). К концу стадии антенны неявственно четырехчлениковые (рис. 15, 7). Мандибулы увеличиваются в размерах, максиллы и зачатки нижней губы тоже, причем их жевательные доли разделяются на наружную и внутреннюю лопасти, однако щупики еще остаются нерасчлененными (рис. 15, 8—10), конечности также удлинняются и приобретают следы расчленения в середине стадии на два членика (видимо, гомологичные коксе и последующим членикам вместе) (рис. 15, 11), а в конце на три (предположительно коксу, вертлуг + бедро, голень + лапку + претарзус) (рис. 15, 12). Абдоминальные сегменты II—X с явственными брюшными ногами. В середине стадии они бугорковидные (рис. 15, 13), к концу ее на базальных сегментах выглядят как короткие отчлененные лопасти (рис. 15, 14), на подогнутых вершинных сегментах сглажены. Первый сегмент несет крупные булавовидные плейроподии (рис. 15, 13, 14), одиннадцатый — также булавовидные, постепенно увеличивающиеся церки (рис. 15, 4, 5).

Олигоподная стадия. В начале этой стадии положение эмбриона то же, что и на полиподной стадии, но увеличиваются его размеры, особенно толщина, за счет дорзального роста боковых частей сегментов. В конце стадии эмбрион претерпевает весьма быстрый blastokinesis, который начинается с того, что головные сегменты полностью выходят в уже освободившуюся от желтка полость в задней части яйца (к которому эмбрион до сих пор был ориентирован головным концом), и на уровне максиллярного сегмента образуется резкий перегиб, так что эмбриональный лабрум и антенны ориентированы к заднему полюсу яйца (рис. 15, 21). Затем эмбрион постепенно обходит по периметру заднюю часть яйца (рис. 15, 22, 23) и, наконец, занимает дефинитивное положение, так что почти весь желток располагается впереди от него и небольшая часть дорзально (рис. 15, 23). При этом каудальный изгиб распрямляется, так что подогнутыми вперед оказываются только церки.

Участок, соответствующий ранее эмбриональной верхней губе, удлинняется, к концу стадии его основание вытягивается в тупой треугольник между процефалическими долями, вершина которого продолжается теменным швом. Его продольное разделение сохраняется по всей длине, однако более явственно в вершинной части, гомологичной будущему имагинальному лабруму, которая отделяется от базальной части поперечной складкой (рис. 15, 24). Антенны также сильно удлинняются, вначале их расчленение заметно несколько слабее, чем на предыдущей стадии, резче других отчленены два вершинных членика, предшествующих им (второй) членик наиболее длинный. Внутри его прослеживаются следы закладки трех сегментов, еще не маркированных перетяжками на внешней поверхности членика (рис. 15, 15). К концу стадии (рис. 15, 25) особенно сильно удлинняются три вершинных членика, а сами антенны становятся семичлениковыми, видимо, за счет разделения третьего членика (meriston), так как разделение между третьим и четвертым члениками заметно хуже всего. Латеральнее оснований антенн обособляются участки, окрашивающиеся борным кармином сильнее, чем остальные части головы, и соответствующие будущим сложным глазам. Границы между головными сегментами становятся менее заметными, а отчленение от них придатков — более резким. Мандибулы увеличиваются в размерах: широкотреугольные, к концу стадии с выемкой на вершине, максиллы и зачатки нижней губы как на рис. 15, 16—19, к концу стадии последние сближаются друг с другом, но еще не соприкасаются. На максиллярном

щупике появляются слабо заметные следы расчленения. Сначала отделяется первый членик, а остальная часть выглядит нерасчлененной с перетяжкой у середины (рис. 15, 16). В середине стадии щупик выглядит четырехчлениковым (рис. 15, 17), причем слабее всего заметно разделение двух вершинных члеников, к концу стадии он становится пятичлениковым (рис. 15, 18). Губные щупики в начале стадии цельные, к середине ее неявственно (рис. 15, 19), а к концу четко трехчлениковые (рис. 15, 24), порядок их расчленения не прослеживается. Стернальные части послеротовых сегментов в конце стадии сливаются между собой и бугорковидно выпячиваются по направлению к верхней губе (внутри будущей предротовой полости), образуя зачаток гипофаринкса, однако еще сохраняют продольное разделение посередине. Конечности уже в начале стадии претерпевают дальнейшую дифференцировку. Между члениками, на полиподной стадии являющимися первым и вторым, появляется перетяжка, внутри которой различимы следы короткого членика, видимо, гомологичного вертлугу. Вершинный членик ноги предыдущей стадии разделяется на три — широкий базальный (гомолог голени), удлинненный последующий (гомолог лапки с едва намечающимися следами двух тарзомеров, незаметными с поверхности) и короткий довольно явственно отчлененный вершинный, видимо, гомологичный претарзусу, но вначале не разделенный на два коготка (рис. 15, 20). К концу стадии конечности сильно увеличиваются и приобретают очень четкое разделение: на коксу, гомологичную первому членику ног полиподной стадии, узкий кольцеобразный трохантер, сильно утолщенное бедро, расширенную к вершине голень, отогнутую кнаружи лапку и небольшой, но резко отчлененный претарзус, который становится двухлопастным (рис. 15, 24). Три последних отдела, как уже говорилось, образуются из третьего членика ноги предыдущей стадии еще в начале данной. Таким образом, разделение бедра, образующегося из второго членика полиподной стадии, и голени, происходящей из третьего ее членика, осуществляется в конечности сверчка одним из первых. Эти данные, как и все приведенные ранее, говорят против существования феморотибиального зачатка у насекомых, в том числе ортоптероидных, который был описан Ч.В. Кимом [Kim, 1960] по данным Рунвола [Roonwall, 1937] о развитии ног у саранчи. Уже в начале олигоподной стадии брюшные придатки (кроме несколько удлиняющихся плейроподий и церков) постепенно исчезают; брюшные сегменты сохраняют продольное срединное разделение, однако медиальнее мест прикрепления конечностей уже намечается будущее отделение стернитов от тергоплевральных участков. К концу стадии оно становится столь же резким, как и срединное. Разделение между десятым и одиннадцатым сегментами становится незаметным, а сами эти сегменты несколько отстают в росте от остальных, так что относительно уменьшаются в размерах. Тергальные части вершинных сегментов (начиная с девятого) постепенно сближаются друг с другом, а затем срастаются, остальные сегменты еще широко разделены на спинной стороне, где тело прилегает к желтку. Плейроподии сильно увеличиваются и в вершинной половине довольно сильно распластываются назад (на длину двух-трех сегментов) и частично вперед от места прикрепления. Церки также сильно удлиняются и начинают заостряться на вершине, однако не обнаруживают еще никаких следов разделения на членики.

Постолигоподная стадия. На этой стадии происходит обрастание желтка зародышем. В начале ее, когда эмбрион занимает несколько больше половины длины яйца, вершинные брюшные сегменты, начиная с шестого, уже замкнуты на спинной стороне. Правые и левые половины стернитов уже прочно срастаются между собой, так что следы их разделения сохраняются лишь в виде тонкой бороздки. Напротив, между стернитами и тергоплевральными областями образуется широкая прозрачная внешне несегментированная зона. Головная лопасть

(которую мы раньше определяли как эмбриональную верхнюю губу, основываясь на способе ее закладки) становится еще длиннее и уже, чем на предыдущей стадии. Ее задняя часть, гомологичная будущей фронтотрипеальной области имаго, практически утрачивает следы продольного деления. Передняя часть (гомолог верхней губы имаго) еще разделена вдоль и очень резко отчленяется от задней части глубокой бороздкой. Антенны, теперь уже отчетливо семичлениковые, резко удлиняются, особенно за счет четырех вершинных члеников, и почти достигают вершины брюшка. Сложные глаза, еще не пигментированные, приобретают очень четкие очертания, располагаясь на небольших выступах латеральнее оснований антенн. На их поверхности становятся различимыми оптические структуры омматидиев, которые сразу появляются в большом числе. Ротовые части сравнительно мало меняются по сравнению с концом предыдущей стадии, однако головная тагма отделяется от груди более резко. Внутри нее границы сегментов практически исчезают, стеральная их область образует резкую узкотриугольную складку с вершиной, направленной вперед (будущий гипофаринкс). Зачатки нижней губы начинают срастаться друг с другом с помощью тонких выростов, растущих навстречу друг другу от оснований жевательных лопастей, однако сами глоссы еще далеко разделены. Конечности уже в начале стадии имеют лапку, очень явственно разделенную на два тарзомера. В основании второго членика появляются следы отделения еще одного членика (у выходящей из яйца нимфы лапки трехчлениковые). Церки удлиняются и заостряются на вершине, в них появляются неразличимые с поверхности следы деления сразу на несколько члеников (не менее пяти), расчленение вершинной части слабо различимо.

В период, когда эмбрион занимает в длину большую часть яйца (рис. 15, 25), все брюшные сегменты уже сомкнуты дорзально и лишь грудные полутергиты разделены на небольшом протяжении. Лежащий снаружи желток образует небольшой плотный ком и соединяется с желтком, уже заключенным в теле эмбриона, через щелевидное отверстие в тергальной части груди. Все придатки еще более удлиняются, причем расчленение антенн становится гораздо менее явственным, чем на предыдущей стадии. Мандибулы приобретают зубец у наружного края вершины. Зачатки нижней губы уже слиты на довольно значительном протяжении, образуя общий прементум, однако глоссы правой и левой половин еще отделены друг от друга промежутком. Челюстные щупики явственно пятичлениковые¹² (рис. 15, 26), губные — трехчлениковые. Это их состояние сохраняется и при выходе из яйца. Брюшные стерниты становятся совершенно цельными, грудные еще сохраняют слабые следы продольного деления. Несегментированная зона между стернитами и тергоплеврой расширяется. Голени, на вершинах которых появляется по две крупные зубцевидные шпоры, и особенно лапки, которые уже становятся явственно трехчлениковыми, очень сильно удлиняются и утоньшаются. Церки достигают половины длины тела, резко утоньшаются к вершине, по-прежнему сохраняют внутри следы многочленистости, не видной с поверхности.

К моменту, когда желток полностью включается в кишечник эмбриона, уже занимающего в длину все яйцо, базальная часть головной лопасти (гомолог фронтотрипеуса) сильно удлиняется, так что верхняя губа относительно ее несколько уменьшается, а отделяющие эту последнюю складки принимают несколько косое направление. Антенны за исключением двух базальных сегментов распадаются на множество члеников (видимо, почти одновременно: последовательность отчленения и его место не прослеживаются). В результате в

¹² Как уже говорилось, место отделения членика, дифференцирующегося последним (в конце предыдущей стадии) не прослеживается, однако, по-видимому, оно не лежит в пределах последних двух члеников, так как их отчленение на постолгоподной стадии заметно резче всего.

кутикуле каждого из пяти вершинных члеников предыдущей стадии лежит по шесть—восемь члеников. Сложные глаза приобретают свою окончательную форму, хотя и не окрашиваются, на мандибулах формируются небольшие зубцы на режущем крае, жевательные лопасти максилл и их щупики сильно удлиняются. Глоссы обеих половин нижней губы, наконец, срастаются, располагаясь на невысоком общем основании, в котором еще не заметно разделения на пре- и постментум. Грудные стерниты полностью срастаются по средней линии без следов шва. Конечности постепенно приобретают окончательную длину и форму, прозрачные боковые участки на брюшке впячиваются, образуя по обеим сторонам тела складки между стернитами и тергоплевритами. По мере общего роста брюшка девятый сегмент все сильнее отстает в росте и присоединяется к последующему (десятый + одиннадцатый), отделяясь от него лишь тонкой линией. При этом церки одиннадцатого сегмента эмбриона на этой стадии легко принять за урогофмы, которые, согласно нашим данным по эмбриогенезу жуков (см. ранее), являются тергалными придатками собственно девятого сегмента. В конце постполиподной стадии наблюдается по меньшей мере одна вполне выраженная эмбриональная линька, так как незадолго до вылупления эмбрион имеет уже характерные нимфальные структуры (ясно выраженную хетотаксию на голове и теле, фасеточные глаза, вначале красные, затем коричневые, многочленистые антенны, склеротизованные и сильно зазубренные на режущем крае мандибулы, ноги с нимфальной хетотаксией и вооружением, церки, разделенные на множество члеников и покрытые длинными щетинками), которые скрыты внутри прозрачной, но вполне оформленной кутикулы предыдущей стадии с меньшим расчленением придатков и лишенной склеротизации, хетотаксии и вооружения (рис. 15, 28).

Если сравнить эти данные с приведенными выше, легко видеть, что последовательные стадии эмбрионального развития сверчка имеют аналогии с проходящими в эмбриогенезе (преполиподная, полиподная, олигоподная) или в предкулолочном развитии (отчасти олигоподная, в основном постполиподная) стадиями голометабола. Эти аналогии распространяются не только на наличие или отсутствие конечностей или других придатков, но и степень, и порядок их расчленения, форму и соотношение отдельных частей, т.е. основные этапы органогенетической дифференцировки эмбриона. Поскольку уровень этой дифференцировки, достигнутый к моменту вылупления, определяет основные черты строения личинок разных групп, то такие морфологические аналогии вкупе с исследованием предыдущей (в эмбриогенезе) и последующей (в предкулолочный период) дифференцировки в скрытых стадиях развития голометабола позволяют говорить об аналогии этих стадий эмбриогенеза ортоптероидных насекомых с разными типами личинок голометабола. Однако здесь имеются и весьма серьезные отличия, прямо связанные с эмбриональностью этих стадий у сверчка и большим количеством желтка в яйце, процесс обрастания которого в это время далек от завершения. Эти отличия приведены при обсуждении аналогий на каждой из стадий.

Преполиподная стадия сверчка, по-видимому, может быть сопоставлена с близкими к вылуплению эмбрионами высших двукрылых, в частности по сохранению головного и отсутствию каудального изгиба, отсутствию сформированных ног, недоразвитию и широкому разделению зачатков нижней губы.

Прямых аналогов полиподной стадии сверчка среди свободных стадий описанных выше групп голометабола нет, известная аналогия по уровню дифференцировки ротовых частей может быть проведена между ними и брухоидными личинками некоторых жуков, которые нередко (например, зерновки, усачи) имеют двух-трехчлениковые грудные ноги, а у безногих форм зачатки конечностей (как грудных, так и брюшных) появляются в эмбриогенезе незадолго перед

выходом личинки, а затем маскируются. Видимо, такими же вторично аподными формами являются личинки высших перепончатокрылых, в эмбриогенезе которых есть стадия с небольшими зачатками грудных и брюшных ног (см. выше), а также некоторых двукрылых из числа *Nematocera* и *Brachycera Orthorhapha*, имеющих сходное расчленение придатков головы. Существенное отличие от всех этих форм — полное отсутствие у эмбриона сверчка на полиподной стадии головной тагмы, широкое разделение зачатков нижней губы, которые в перечисленных группах голометабола обычно уже смыкаются в конце эмбриогенеза (кроме ос, у которых, как уже говорилось, этот процесс завершается лишь у личинки), а также большая дифференцировка антенн, свойственная, напротив, значительно более дифференцированным сильфоидным и карабонидным личинкам голометабола. Существенно, что полиподная стадия сверчка не отвечает уровню дифференцировки гусениц, особенно большинства личинок пилильщиков, с которыми ее морфологию было принято сопоставлять после работ Берлезе и Иммса. Большинство гусениц соответствует по степени расчленения придатков олигоподной стадии сверчка, а часть личинок пилильщиков — даже самому ее концу, имея шестичлениковые ноги с парными коготками, шестисемичлениковые антенны и сильно расчлененные щупики, что совершенно не свойственно полиподной стадии сверчка, в особенности аналогичным ей стадиям эмбриогенеза голометабола. По-видимому, сохранение (и даже дальнейшее развитие до гораздо более дифференцированного состояния, чем на полиподной эмбриональной стадии в любых группах) брюшных ног у гусениц и личинок пилильщиков представляет собой результат гетерохронии, связанной с биологической полезностью этих органов у растительноядных личинок, активно передвигающихся по растениям.

Олигоподная стадия сверчка соответствует по положению головного и каудального изгибов концу эмбриогенеза большинства насекомых с полным превращением, однако происходящий в конце ее интенсивный бластокинез совершенно не свойствен даже тем из голометабола, которые имеют наиболее сильно дифференцированных личинок, что связано с отсутствием у них свободного желтка в яйце на этой стадии. По уровню дифференцировки придатков эмбрион сверчка в начале этой стадии соответствует сильфоидным, а в конце ее карабонидным личинкам насекомых с полным превращением и пронимфоидной стадии их предкуколичного развития. Значительно отстают по сравнению с этими стадиями голометабола смыкание зачатков нижней губы и обособление головной тагмы, которые по всех перечисленных группах завершаются в конце полиподной, а у сверчка лишь на постолигоподной стадии. Значительно раньше, чем у сверчка (на полиподной или сильфоидной, т.е. ранней олигоподной стадии), завершается у насекомых с полным превращением образование цельных, не разделенных вдоль стернитов и их окончательное отчленение от тергоплевральных областей, а также следующее непосредственно за этим отчленением образование между стернитами и тергоплевритами широкой прозрачной внешне несегментированной зоны (удивительно постоянный признак, отмеченный во всех исследованных нами эмбриогенезах насекомых). И, наконец, дорзальное смыкание кишечника вокруг желтка и срастание полутергитов между собой также завершается у голометабола на сравнительно ранних морфогенетических стадиях (в зависимости от степени дезэмбрионизации от полиподной до сильфоидной). В то же время у сверчка оно только начинается в конце олигоподной стадии, а завершается на постолигоподной.

Эта последняя стадия эмбриогенеза сверчка не имеет аналогов в эмбриогенезе и личиночном развитии голометабола, но сопоставима с нимфоидной стадией, обнаруженной в предкуколичном развитии жуков и перепончатокрылых. Она также отличается признаками, связанными с большим количеством желтка в яйце

ортоптероидных насекомых: более поздним формированием головной тагмы и смыканием грудных полутергитов.

В онтогенезе сверчка отсутствуют аналогии с супранимфидной и субимагоидной стадиями изученных групп голометабола, так как они отражают уже процессы становления самих этих групп и не могут проявляться в онтогенезе ортоптероидных насекомых.

В целом, сопоставление морфологии скрытых и свободных стадий онтогенеза разных групп насекомых демонстрирует существование единого, в общих чертах сходного морфогенеза имагинальных органов, прерываемого периодом активной личиночной жизни на разных стадиях в ходе процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации развития. Основные проблемы и спорные вопросы, связанные с признанием таких перестроек онтогенеза и их филогенетическим значением, обсуждаются в следующей главе.

Глава II

СООТНОШЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА У НАСЕКОМЫХ

Проблема рекапитуляции, т.е. отражения в онтогенезе потомков путей морфологической эволюции предковых групп, была и остается одним из главных вопросов в эволюционной биологии. Ожесточенная полемика по этому вопросу не прекращается и по сей день. Однако ни многочисленные поправки к биогенетическому закону, ни ряд теорий, предложенных вместо него (теория исторического гетерогенеза [Крыжановский, 1939]; закон консервативных предшествующих стадий [Naef, 1931]; теория протерогенеза [Schindewolf, цит.: по Ежикову, 1940]; представление о параллелизме онто- и филогенеза в результате развития по одинаковым законам [Соболев, 1924; Ивановский, 1976; Берг, 1977; и др.]), все-таки не объясняют фактов воспроизведения в онтогенезе признаков и способов их эволюции, свойственных предковым группам. В ряде случаев это воспроизведение настолько полно, что попытки объяснить его любыми случайными причинами граничат с признанием чуда. Поэтому наиболее весомым доводом в пользу существования рекапитуляций остается нахождение подобных фактов в конкретных группах, что и было сделано нами на примере насекомых (см. главу I).

Мы не будем пытаться дать здесь обзор огромной литературы, посвященной проблеме соотношения онто- и филогенеза, так как это уже сделано в ряде фундаментальных сводок [Мирзоян, 1974; Gould, 1977; Шишкин, 1981; и др.]. Остановимся лишь на одном моменте, который имеет некоторые специфические аспекты именно применительно к насекомым. Это вопрос о том, каким образом изменения, происходящие в онтогенезе, могут оказывать влияние на филогенез в случаях, если развитие не идет по пути анаболий. Согласно М.А. Шишкину [1981], онтогенез в результате стабилизирующего отбора телеономически запрограммирован на получение конечного результата (имагинальной стадии), т.е. все изменения в раннем онтогенезе, если они происходят, должны быть выправлены в результате саморегуляции. Поэтому признание девиаций и тем более архаллакисов модусами эволюции не имеет под собой реальной почвы. Однако в случае насекомых с полным превращением мы сталкиваемся с возможностью опосредованного воздействия перестроек онтогенеза на эволюцию имагинальных форм, которая, по нашему мнению, не волне строго укладывается в понятие анаболии. Подробнее этот механизм эволюции будет рассмотрен в конце главы. Самое общее его проявление состоит в том, что в онтогенезе насекомых

появляется второй (после яйца) покоящийся период (предкуполка и куполка). Происходящие в этот период интенсивные морфогенетические перестройки в скрытом состоянии, т.е. без выполнения организмом активных функций и в условиях меньшей жесткости морфогенетических корреляций, позволяют молодым формам эволюционировать интенсивнее по сравнению с нимфальными стадиями предков, не снижая при этом жизненности имагинальных стадий. Особенно легко представить себе этот процесс восстановления конечной имагинальной морфологии в скрытых стадиях, если рассматривать личинок не как вторично упрощенных нимф, а как гомологов более ранних онтогенетических стадий предков, перешедших к свободному образу жизни в ходе дезэмбрионизации развития. При этом обнаружение в покоящихся стадиях морфологических аналогов свободных преимагинальных стадий предков, по нашему мнению, тоже можно рассматривать как рекапитуляцию. Большое число фактов такого плана, описанных ранее, видимо, позволяет говорить о существовании весьма полных рекапитуляций в классе насекомых, несмотря на чрезвычайно сильные перестройки организма при метаморфозе.

Однако, помимо легкости восстановления имагинальной нормы, этот процесс интенсивных перестроек в скрытом состоянии дает возможность и для изменения взрослых стадий, слабее контролируемых отбором, чем если бы все этапы этих перестроек проходили в свободном состоянии. Тем самым он резко ускоряет эволюцию имагинальных стадий, что определяет важное филогенетическое значение полного метаморфоза насекомых, обсуждаемого далее.

ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛНОГО МЕТАМОРФОЗА НАСЕКОМЫХ

Прежде всего существен вопрос о первичности или вторичности развития с метаморфозом вообще. По-видимому, общим в животном мире правилом является первичность длительного метаморфоза и его постепенная утрата в ходе эволюции. Правда, в 30-е годы нашего века в эмбриологии было широко распространено мнение, что метаморфоз всегда возникает вторично в связи с обеднением яйца желтком [Иванов, 1937]. Мнения о вторичности метаморфоза придерживался и Дж. Де Бир [De Beer, 1930]. Однако в тот же период развивалась и противоположная точка зрения, что первичен тип развития, все стадии которого существуют в свободном состоянии, обитая в той же среде, что и взрослая форма, и ведущим направлением эволюции онтогенеза является криптометаболия — уход ранних стадий под защиту яйцевых оболочек или материнского организма и переход к свободному образу жизни более дифференцированных молодых организмов. Накопление же в яйцах большого количества желтка — вторичное явление, возникшее из-за трудности самостоятельного питания ранних стадий [Ежиков, 1939б]. И.И. Шмальгаузен [1938] считает такое скрытое развитие одним из главных направлений эволюции онтогенеза, называя его эмбрионизацией. Эмбрионизация постоянно возникает при смене сред обитания, например, при переходе из соленых вод в пресные или из воды на сушу, когда молодые стадии оказываются наиболее уязвимыми. Кроме того, И.И. Шмальгаузен подчеркнул еще одно крайне важное преимущество эмбрионизации развития — возможность длительного сохранения клеточного материала в малодифференцированном состоянии (в яйце), что позволяет ему дольше сохранять пластичность, предоставляя большие возможности для эволюционных изменений. По мнению А.А. Захваткина [1949], представление о вторичности метаморфоза и приспособительном характере личинки частично справедливо по отношению к некоторым высшим Metazoa (на основании изучения которых оно и сформировалось), но никак не приложимо к наиболее примитивным группам. Поэтому представление о самом возник-

нове; ни метаморфоза как о вторичном явлении противоречит по существу всем данным сравнительной эмбриологии.

Первичность развития с метаморфозом и тенденция к вторичному упрощению развития, преимущественно за счет эмбрионизации ранних стадий, иллюстрируется многочисленными примерами из разных групп животных. Приведем некоторые из них, в основном сведенные О.М. Ивановой-Казас [1975, 1977, 1978а, 1978б, 1979, 1981]. Примитивные метагенетические гидроиды имеют в развитии стадии жгутиконосной бластулы, паренхимулы, планулы, тогда как в более продвинутой группе гипогенетических гидроидов яйца начинают развиваться внутри материнского организма и свободное существование начинается у части форм со стадии планулы, у других — паренхимулы и, наконец, у третьих сразу появляется молодой полип. Тенденция к накоплению в яйце желтка и к неполному дроблению вторична в филогенезе коралловых полипов, ориентация на выпрямление развития характерна для эволюции Scyphozoa, полностью эмбрионизован онтогенез гребневиков.

У гетеронемертин развитие со свободноплавающей личинкой пилидием сменяется у некоторых групп дезоровским типом развития. У аннелид прямое развитие олигохет и пиявок, достигнутое в результате обогащения яиц желтком (которое дополняется у некоторых пиявок заботой о потомстве), сменило исходный метаморфоз полихет с личиночными стадиями трохофорой и метатрохофорой. Тенденция к эмбрионизации развития наблюдается и внутри самих полихет.

Вторичная эмбрионизация стадий трохофоры и велигера характерна для части брюхоногих моллюсков, причем у некоторых форм велигер еще сохраняется в яйце или коконе [Ежиков, 1936а]. У пластинчатожаберных моллюсков развитие со свободными личиночными стадиями (велигер, видоизмененный велигер) сменяется прямым развитием при переходе в пресные воды [Millar, Hollis, 1963; Thompson, 1967; и др.]. Наконец, у высшей группы моллюсков — головоногих — яйцо содержит очень много желтка и из него выходит почти сформированное молодое животное. Однако и внутри этой группы (даже в пределах одного рода) существуют виды с большим или меньшим количеством желтка в яйцах, что отражается на длине эмбрионального развития и степени дифференцировки формы, выходящей из яйца [Boletzky, 1969].

Общая тенденция к выпрямлению развития наблюдается у Tentaculata.

Среди членистоногих в наибольшей степени явления эмбрионизации развития изучены у ракообразных. Существует очень много работ, посвященных так называемой аббревиации, т.е. поглощению яйцом ранних стадий при изменении образа жизни: переходе из абиссали на литораль, из морских вод в пресные и т.д. [Herrick, 1888; Goodbody, 1960; Hartnoll, 1964; Макаров, 1968, 1971; Makarov, 1968; Lam Soh Cheng, 1969; Walker, 1969; Shokita Shigemitsu, 1973; и др.]. При этом в развитии утрачивается свободная стадия науплиуса, а иногда и последующие (зоа, глаукотоз). Для морских беспозвоночных сформулировано даже так называемое правило Торсона об утрате свободных пелагических стадий в развитии по мере продвижения от экватора к полюсам [Thorson, 1950; Милейковский, 1961, 1965].

Тенденция к поглощению яйцом стадии шестиногой личинки, а иногда и протонимфы реализуется в развитии разных групп клещей. Прогрессирующая тенденция к эмбрионизации с поглощением яйцом и яйцевым коконом все большего числа преимагинальных стадий характерна для пауков [Иванов, 1965]. Наконец, почти общепризнана точка зрения об эмбрионизации развития насекомых с неполным превращением [Ежиков, 1929, 1936а, б, 1939б и др.; Захваткин, 1953; Шаров, 1953; Гиляров, 1957; и др.] по сравнению с исходной протометаболией Thysanura и особенно археметаболией поденок.

Метаморфоз более примитивных иглокожих со свободноплавающими личиночными стадиями в ходе эволюции сменяется более прямым развитием у части форм в результате накопления в яйце большого количества желтка, у некоторых морских звезд путем образования выводковых камер, а у некоторых высших офиур и голотурий даже появлением живорождения.

Вторичная утрата метаморфоза, связанная с эмбрионизацией развития, характерна для полухордовых, по крайней мере из класса кишечнодышащих.

Переход от примитивного развития бесчерепных с ресничными свободноплавающими личинками типа диплеврулы к появлению личинок, все более сходных со взрослыми формами, затем к утрате личиночных стадий как таковых и, наконец, к живорождению общеизвестен как магистральный путь эволюции онтогенеза позвоночных.

Однако широко известны и случаи вторичного возникновения метаморфоз в ряде групп. Так, в типе плоских червей наблюдается переход от прямого развития большинства турбеллярий (кроме некоторых *Polyclada*) к развитию со свободноплавающей личинкой у большинства многогенетических сосальщико-вис несколькими личиночными стадиями у дигенетических сосальщиков и лентецов. Это явление обычно связывают с вторичной специализацией к паразитизму в этом типе животных [Шмидт, 1968; Иванова-Казас, 1975]. При этом в большинстве случаев личинки сильно упрощены, что уменьшает количество крупных перестроек при таком вторично возникающем метаморфозе по сравнению с первичным.

Нередки случаи вторичного возникновения личиночных стадий, морфологически и экологически отличных от взрослых форм, в результате перехода последних к новому образу жизни или иной среде обитания, приводящего к надставке новых морфологически отличных от предков имагинальных стадий. Так, по-видимому, образовался метаморфоз всего типа иглокожих, перешедших к прикрепленному образу жизни взрослых форм. Такому же появлению сидячих взрослых стадий обязано вторичное возникновение личинки типа "головастика" у асцидий [Иванова-Казас, 1978б]. Наконец, хрестоматийный метаморфоз амфибий более сложен, чем у рыб, лишь в результате надставки заключительных стадий, ведущих полуназемный образ жизни.

Однако в некоторых случаях вторично возникающий метаморфоз не связан столь очевидно с надставкой новой, биологически отличной от предков имагинальной стадии.

Так, сложный некробиотический метаморфоз гетеронемертин с пилидием, строящим тело взрослого червя из имагинальных дисков [Мечников, 1950; Salensky, 1887], вторично происходит от эволютивного метаморфоза палеонемертин. Он биологически выгоден, поскольку позволяет сосредоточить в одном коротком периоде онтогенеза, когда животное освобождено от активных функций, все процессы перестройки, ранее сочетавшиеся с ростом и линьками, с которыми морфогенез находится в известном противоречии [Шмальгаузен, 1935б; и др.]. Этот пример интересен из-за сходства с полным метаморфозом насекомых. Оба случая несомненно возникли независимо, и оба в момент своего возникновения не были связаны с паразитизмом или иными способами обеспечения пищи вторично упрощенных личинок: в материнском организме, за счет желточных клеток или абортивных яиц и т.д. [Ежиков, 1953б; Шмидт, 1968].

Развитие голометабола выделяется Г.А. Шмидтом в отдельную категорию — вторичный свободный личиночный эмбриогенез [Шмидт, 1968]. Этот по-своему уникальный случай возникновения и прогрессирующего углубления полного метаморфоза в громадном классе животных до сих пор остается не до конца объясненным, несмотря на его многолетнее обсуждение.

Поскольку появление метаморфоза, как уже говорилось, нередко бывает связано со сменой сред обитания, возникновение голометаболии у насекомых

также объясняли тем, что это первично водная группа, в дальнейшем специализировавшаяся к воздушному образу жизни имаго и к обитанию в тканях растений на личиночной стадии [Laméere, 1900; Мартынов, 1938]; и др.). Действительно, у примитивных групп насекомых связь с водой в среднем теснее, чем у более продвинутых. Так, прибрежное и частично амфибиотическое существование (в зоне прилива) характерно для ряда *Thysanura*. Водный образ жизни ведут личинки поденок, стрекоз и веснянок, а из насекомых с полным превращением — вислоккрылок, группы, в некоторых отношениях наиболее сходной с гипотетическими предками голометабола [Расницын, 1980]. Водные личинки и имаго характерны для многих более примитивных групп жуков [Пономаренко, 1969]. В воде обитают и личинки большинства примитивных групп двукрылых, так что водный образ жизни нередко считается исходным для личинок этого отряда [Snodgrass, 1954; Ковалев, 1984].

Однако признанию насекомых в целом первично водными формами препятствует существование у всех представителей класса, как сухопутных, так и водных, трахейной системы, а также явная вторичность приспособления к дыханию в воде у всех водных форм [Osborn, 1908; Гиляров, 1949, 1957; и др.]. Поэтому трудно связывать возникновение голометаболизма с выходом на сушу, хотя возможно, что известную роль в его становлении сыграла утрата отдельных водных стадий развития, уже ранее возникших вторично внутри класса насекомых (например, водных расселительных нимф).

По мнению С. Чена [Chen, 1949], водными были первичные личинки голометабола, произошедшие от нимф насекомых с неполным превращением. Эти личинки, по-видимому, (по аналогии с современными мегалоптерами) принадлежали к камподоидно-полиподному типу и имели три пары грудных и 10 пар брюшных конечностей. Конечность на брюшке, видимо, состояла из втяжного пузырька и стилуса. Чен гомологизирует вентральные бугорки личинки *Corydalis*, а также брюшные ноги гусениц, пилильщиков и ручейников с втяжными пузырьками *Thysanura*, а боковые отростки со стилусами. Как указывает Р.Е. Снодграсс [Snodgrass, 1954], мускул, связанный в отряде *Thysanura* с втяжным пузырьком, прикрепляется на вентральной стороне тела, а брюшные ноги *Corydalis* и гусениц втягиваются мускулом, имеющим дорзальное прикрепление. Кроме того, Снодграсс приводит ряд примеров существования у личинок брюшных придатков, которые, по его мнению, вряд ли можно гомологизировать со стилусами, например, латеральные придатки личинок вертячек *Dineutes*, термитофильных гусениц *Plastopolypus* (у которых эти придатки многочлениковые), водных гусениц *Nymphula*, некоторых термитофильных мух. Снодграсс также указывает на то, что брюшные придатки личинок панорпы, обычно гомологизируемые с брюшными конечностями, соответствуют по положению не ногам, а щетинконосным бугоркам, расположенным между ними на грудных сегментах. Однако, основываясь на данных Истхэма (Eastham, 1930, см. [Snodgrass, 1954]), он считает возможным определять брюшные ноги гусениц как сериальные гомологи конечностей. Воздерживаясь от однозначной оценки гипотезы С. Чена, Снодграсс в то же время подчеркивает, что приспособления личинок вислоккрылок к водному образу жизни в их организации менее существенны, чем общие признаки личинок, которые не объясняются такой специализацией. С другой стороны, обитание в воде личинок стрекоз, поденок и веснянок не вызывает у них ни потери сложных глаз и наружных крыловых зачатков (что типично для личинок голометабола), ни появления куколочной стадии.

Специализация личиночных форм к обитанию в тканях растений, рассматриваемая А. Ламером [Laméere, 1900] как причина возникновения полного превраще-

ния, конечно, играет важную роль в углублении полного метаморфоза, поскольку позволяет развиваться прогрессирующей дезэмбрионизации развития (см. далее). Однако, как указывает и Р.Е. Снодграсс [Snodgrass, 1954], такая специализация встречается в наиболее продвинутых группах голометабола. В то же время личинки более примитивных групп живут открыто или в скважинах почвы и подстилки и морфологически более сильно дифференцированы, чем личинки, обитающие в тканях растений. Кроме того, этот способ обитания объясняет потерю личинками голометабола сложных глаз, но остается непонятной причина возникновения простых глазков, так как для жизни в тканях растений глаза вообще не нужны.

Хорошо аргументирована гипотеза А.П. Расницына [1976, 1980] о переходе молодых форм предков голометабола к обитанию внутри генеративных органов голосеменных. При этом они могли сочетать скрытый образ жизни в достаточно широких полостях (т.е. без необходимости прокладывать ходы) при более высокой, чем в наружном воздухе, влажности, с избыточным питанием высококалорийной пищей, которая обеспечивала личинкам возможность быстрого роста. Такой образ жизни и соответствующее ему строение личинок имеют наиболее примитивные перепончатокрылые, поэтому естественно считать его исходным для этого отряда. Однако трудно представить себе и объяснить с экологических позиций массовый переход от этого сравнительно специализированного образа жизни личинок, с одной стороны, к обитанию в почве и детрите, т.е. к экологической деспециализации, а с другой — к водному образу жизни, т.е. специализации совершенно иного плана, к тому же филогенетически недавно утраченной предками. Поэтому выведение экологических и морфологических особенностей личинок Megaloptera (весьма близких к исходным формам голометабола), Coleoptera, Mecoptera, Neuroptera и даже Diptera из такого образа жизни и строения личинок примитивных перепончатокрылых встречает некоторые трудности.

Строение и происхождение личинок этих групп проще объясняет гипотеза М.С. Гилярова [1949, 1957] о специализации молодых форм в околоводном детрите и в почве. Обитание в этих субстратах, экологически промежуточное между водным и воздушным образом жизни, позволяет выводить из него и вторично водный образ жизни, и обитание в отмершей, а затем и живой древесине, и специализацию к питанию подземными, а затем и надземными частями растений, и затем открытое обитание на растениях. Однако, как и большинство рассмотренных гипотез, она не выявляет экологических причин возникновения полного метаморфоза, поскольку обитание в почве и детрите свойственно молодым формам предков всех крылатых насекомых, а не только голометабола. Поэтому оно само по себе не объясняет необходимости морфологического упрощения личинок по сравнению, например, с молодыми формами Thysanura.

Наиболее общее экологическое толкование полного метаморфоза как способа более всестороннего охвата среды благодаря различному образу жизни личинок и имаго разделяется всеми исследователями метаморфоза насекомых [Snodgrass, 1954; Chen, 1955; Гиляров, 1957; и др.], которые видят в нем одну из основных причин прогрессивного развития класса. По существу этой же точки зрения придерживается В.Б. Уигглсворс [Wigglesworth, 1954], рассматривая полный метаморфоз как один из случаев полиморфизма. Однако, как и более частные гипотезы, эта общая точка зрения не объясняет конкретных причин и тем более механизма возникновения стадии куколки, поскольку различия образа жизни и даже сред обитания личинок и имаго существуют и у насекомых с неполным превращением и связанные с этим морфологические различия нимф и взрослых форм легко преодолеваются в течение одной линьки.

Достаточно общепринят взгляд на причины появления куколки с точки зрения механики развития, а не экологии. При этом куколка рассматривается как стадия, которая необходимо появляется в онтогенезе, чтобы сделать возможной перестройку организации личинки с ее специфическими приспособлениями в весьма отличную от нее организацию имаго. Особенно подчеркивается значение этой стадии для облегчения морфогенеза крыльев, которые при концентрации всех процессов перестройки организма в покоящейся стадии освобождаются от необходимости линять. Существование имагинальных линек у первых крылатых насекомых можно считать доказанным [Шаров, 1957, 1959; Расницын, 1980]. Понятно, что у таких архиметаболических предковых форм крыло должно было сохранять на имагинальной стадии живую гиподерму, т.е. быть толстым и тяжелым. Поэтому утрата имагинальных линек с переходом процессов морфогенеза крыльев в куколочную стадию биологически прогрессивна. По мнению Э.О. Пояркова [1914] и Р.Е. Снодграсса [Snodgrass, 1954], стадия куколки в наибольшей степени необходима для построения имагинальной мускулатуры. Последняя, по мнению этих авторов, может формироваться лишь на стадии, по форме напоминающей имаго, после чего требует еще одной имагинальной линьки для врастания тонофибрилл в кутикулу. Однако у насекомых обычны случаи очень серьезной перестройки мускулатуры в течение одной линьки, а иногда и вообще без нее (см. далее).

Рассмотрение куколки как стадии, предназначенной исключительно для перестройки личиночной организации в имагинальную, нередко приводит к мнению, что эта стадия возникла в онтогенезе голометабола независимо и не гомологична ни одной из стадий развития остальных насекомых [Кожанчиков, 1946].

Р.Е. Снодграсс выводит полное превращение из неполного и считает, что личинки голометабола образовались в результате вторичного упрощения нимфы. Он аргументирует это тем, что личинки голометабола по существу не являются бескрылыми. Они несут зачатки крыльев в более или менее дифференцированном состоянии. Следовательно, по мнению Снодграсса, у голометабола происходит лишь задержка в развитии крыльев, которая биологически полезна личинкам. Однако эта точка зрения, а также мнение М.С. Гилярова [1957] и А.Г. Шарова [1959] о том, что личинки голометабола — видоизмененные тизануроидные (т.е. еще бескрылые) нимфы предков, не объясняет большинства остальных отличий личинок от нимфы. Это касается, прежде всего, расчленения придатков (антенн, щупиков и конечностей), которое у личинок более примитивных групп голометабола сравнительно постоянно, и резко отличается от их расчленения у нимфы, имеющего имагинальный характер. Характерны для личинок большая гомономность сегментации тела и в особенности нервной системы, а также отсутствие сложных глаз и нередко наличие брюшных ног. Все эти признаки эмбрионально примитивны, т.е., как мы видели, присутствуют у эмбрионов насекомых с неполным превращением на стадиях, далеко предшествующих выходу из яйца. В то же время органы, которые в эволюции личинок голометабола действительно подвергаются редукции (например, брюшные ноги) или задержке развития (например, грудные ноги куркулионидных личинок жуков) даже если они были свойственны весьма отдаленным предкам, сохраняются в эмбриогенезе в силу весьма полной (см. ранее) рекапитуляции гиподермальных структур у насекомых. Кроме того, гипотеза возникновения личинок как вторично упрощенных нимфы заставляет предполагать, что органы, подвергающиеся упрощению у личинок, должны вновь усложняться, причем с дифференцировкой тех же частей (из-за их большого сходства у нимфы и имаго) при последующем имагинальном морфогенезе. Так, например, полностью расчлененная нимфальная нога должна была в филогенезе превратиться в шести- или даже пятичле-

никовую посредством слияния члеников лапки и затем объединения их с голенью или даже полностью исчезнуть. При этом она должна вновь возникать у имаго в том же (утраченном личинками производной группы) состоянии, что противоречит известным представлениям о механике развития и правилу Долло. Кроме того, при этом приходится предполагать, что происходит задержка в развитии такого важного и прогрессивно развивающегося органа, как крыло. Это находится в противоречии с общей тенденцией к акселерации интенсивно эволюционирующих органов, сдвиганию их закладки и развития на все более ранние стадии онтогенеза [Mehner, 1898]. На существование такой акселерации развития крыльев у голометабола указывает ряд авторов (см. далее). Об этом же говорят наши данные по метаморфозу жуков и перепончатокрылых (см. главу I). Все личинки голометабола, уже обладающие зачатками крыльев, по уровню дифференцировки остальных признаков стоят значительно ниже, чем, например, имагинальные стадии *Thysanura*, которые еще вообще не имеют крыльев. Поэтому закладка и развитие имагинальных дисков крыльев у личинок высших двукрылых или перепончатокрылых, которые в целом соответствуют по уровню дифференцировки ранним эмбриональным состояниям *Thysanura* или насекомых с неполным превращением (преполиподной и полиподной стадиям), говорит об очень сильной акселерации, а отнюдь не о ретардации развития крыльев в филогенезе голометабола. И, наконец, даже признав, что личинки этой группы утратили крылья, чтобы приспособиться к условиям жизни, отличным от имаго, нельзя объяснить ни конкретных причин, ни механизмов возникновения стадии куколки и появления полного превращения. Сам Р.Е. Снодграсс, резюмируя обширный обзор материалов по эволюции онтогенеза, подчеркивает, что современные отличия личинок от нимф необъяснимы и причин для возникновения метаморфоза нет ни во внешних, ни во внутренних признаках личинок.

Действительно, представление о необходимости покоящихся стадий для быстрого преодоления резких морфологических различий между личинками и имаго лишь отражает наблюдаемое явление большей глубины перестроек при метаморфозе голометабола. Оно не объясняет первопричины этих различий и тем более механизма появления куколки как отдельной стадии у первых голометабола, у которых различия между личинками и имаго должны были быть гораздо менее резкими, чем у современных представителей этой группы. Исходя из общей тенденции к все большему углублению метаморфоза, постоянно наблюдаемой в современных отрядах голометабола (см. далее), можно предполагать, что у первых представителей этой группы перестройки при метаморфозе должны были быть сравнительно незначительными. Кроме того, несходство личинок и имаго голометабола в наибольшей степени определяется гиподермальными структурами, которые, как известно, менее всего подвержены метаморфозу, особенно у низших голометабола.

Чтобы попытаться выявить причины возникновения голометаболии, необходимо рассмотреть в филогенетическом аспекте особенности перестройки при метаморфозе разных групп насекомых. Это отчасти сделано в фундаментальном обобщающем труде О.М. Ивановой-Казас [1981], данные которой в нашем обзоре частично повторяются для удобства понимания последующих морфологических интерпретаций. Однако часть его основана на собственных данных, изложенных в главе I, и, главное, приводимые в нем данные оцениваются под несколько иным углом зрения.

ГЛУБИНА ПЕРЕСТРОЕК ПРИ ПОЛНОМ МЕТАМОРФОЗЕ НАСЕКОМЫХ

Господствующее в настоящее время представление о резкой противоположности полного и неполного метаморфоза отчасти объясняется тем, что основными объектами для изучения метаморфоза служили именно те группы, в развитии которых процессы разрушения личиночных органов и новообразования имагинальных из гистобластов выражены в наибольшей степени. Наибольшее число работ такого плана посвящено высшим двукрылым [Weissmann, 1864; Kowalewsky, 1885, 1886, 1887; Wahl, 1901; Pérez, 1910; Robertson, 1936; Trager, 1937; Birmingham, 1942; Hadorn et al., 1949; Bodenstein, 1953b; Whitten, 1957, 1968; Waddington, Perry, 1969; Schoeller, 1964; Crossley, 1965; Misch, 1965; Schubiger, 1968; Mahmud-ul Ameen, 1969; Poodry, Schneidermann, 1971; Emmert, 1972; Bhaskaran, 1972; Bryant, 1974; Fristrom D., Fristrom J.W., 1975; Bautz, 1976; Fristrom et al., 1977; Madhavan, Schneiderman, 1977; Pearson, 1977, и др.], перепончатокрылым [Carriere, Bürger, 1898; Karawajew, 1898; Anglas, 1901; Pérez, 1903, 1912; Weissenberg, 1907; Tiegs, 1922; Oertel, 1930; Schlüter, 1933; Bernard, 1937; Baerends, Baerends van Roon, 1949; Иванова-Казас, 1952, 1961; Lukoshus, 1955; Schmidt, 1964, и др.] и бабочкам (Johansen, 1893; Verson, 1905; Deegener, 1908; Köhler, 1932; Umbach, 1934; Bodenstein, 1935; Титова, 1940б; Штейнберг, 1950; Eassa, 1953; Finlayson, 1956; Kim, 1959; Piepho, Holz, 1959; Kuske et al., 1961; Kuske, 1963; Heywood, 1965; Lockshin, Williams, 1965; Sass, Kovács, 1974; Egelhaaf et al., 1975; Hakim, Kafatos, 1976; и др.). Значительно меньше работ по метаморфозу менее продвинутых групп тех же отрядов: длинноусых двукрылых [Weissmann, 1866; Hulst, 1906; Pulikovsky, 1924; Trager, 1935, 1937; Satô, 1960; White, 1961; Clements, 1963; и др.], пилильщиков [Иванова-Казас, Иванова, 1964] и низших чешуекрылых [Korotneff, 1872; Hufnagel, 1918; Tchang Yung-Tai, 1929; Blaustein, 1935; Lafont, 1976; и др.]. Учитывая многообразие уровней дифференцировки личинок (см. главу I), недостаточно изучен даже метаморфоз жуков, несмотря на довольно большое число работ, посвященных этой группе [Poyarkoff, 1910; Bott, 1928; Mansour, 1934; Murrey, Tiegs, 1935; Patay, 1939; Титова, 1940а; Штейнберг, 1949; Kirchhoffer, 1970]. Существует несколько работ по метаморфозу вислоккрылых [Du Bois, Geigy, 1935; Geigy, 1937; Geigy, Rahm, 1951], в которых, однако, освещается преимущественно экология и биология размножения, а данные о перестройке в предкулольный период ограничиваются прижизненным наблюдением через кутикулу последнего личиночного возраста. Слабо изучен метаморфоз ручейников, практически нет работ по таким важным в эволюционном плане группам, как скорпионницы и сетчатокрылые.

Сравнительно много работ по онтогенезу внешнеморфологических признаков насекомых с неполным превращением [Heymons, 1912; Przibram, Megušar, 1912; Marlatt, 1923; Handlirsch, 1927; Przibram, 1930; Lew, 1934; Ludtke, 1940; Straub, 1943; Henson, 1946; Giles, 1952; Bodenstein, 1953a; Snodgrass, 1954; Wigglesworth, 1954, 1956; Cloudsley-Thompson, 1959; Johanson, 1959; Blackith et al., 1963; Davies, 1966; Gymer, Edwards, 1967; Hyde, 1972; Lawrence, 1973; Joly, 1977; и др.] и Thysanura [Heymons, 1897; Heymons R., Heymons H., 1905; Шаров, 1953; Woodland, 1957; Larink, 1969; и др.]. Однако, оно почти не сопоставлялось с морфогенезом голометабола, у которых, как мы видели, состояния, отвечающие свободным стадиям развития насекомых с неполным превращением и Thysanura, сконцентрированы в предкулке и до сих пор были мало доступны для прямого наблюдения. Поэтому многие весьма существенные этапы имагинальной дифференцировки, происходящие одинаково

или в одинаковой последовательности (например, расчленение антенн, щупиков, даже конечностей), ускользали от внимания исследователей или рассматривались как малосущественные по сравнению с революционными общими изменениями, происходящими при превращении личинки высших голометаболов во взрослое насекомое.

Тем не менее в большинстве обобщающих работ по метаморфозу насекомых [Heymons, 1907; Поярко́в, 1914; Wigglesworth, 1954, 1959, 1970; Snodgrass, 1954; Гиляров, 1957; Novak, 1975; Иванова-Казас, 1981] подчеркивается многообразие вариантов как полного, так и неполного превращения и отсутствие резких границ между ними (за исключением самого наличия стадии куколки, на основе которого и производится это разделение). При этом постоянно отмечается прямая корреляция между глубиной перестройки при метаморфозе и уровнем организации соответствующих групп при сравнении как разных отрядов, так и внутри них. Последующий краткий обзор данных по глубине перестройки при метаморфозе разных систем органов преследует цель сравнить их роль при образовании и эволюции полного метаморфоза, чтобы попытаться выяснить его конкретные причины.

Гиподермальные структуры. Перестройка туловищной гиподермы различна по степени в разных отрядах и даже внутри них в зависимости от степени продвинутости групп. Прямая перестройка личиночной гиподермы в имагинальную, обычно сопровождающаяся клеточной аутономией, описана у жуков (листоедов и даже долгоносиков). У бабочек прослежен переход от такой же прямой перестройки (у огневок) к частичному метаморфозу у гесперид, шелкопрядов и белянок и полной дегенерации при метаморфозе крупных личиночных клеток у высшей группы — бражников. То же явление характерно для перепончатокрылых. У пилильщиков перестройка гиподермы почти прямая, у пчел и ос наблюдается частичная дегенерация личиночных клеток, а у паразитических наездников, особенно яйцеедов, вся имагинальная гиподерма строится заново. В отряде двукрылых по этому признаку довольно резко различаются подотряды: у комаров перестройка гиподермы прямая, а у высших, особенно круглошовных двукрылых она строится заново из гистобластов. Вместе с тем известны случаи весьма заметной перестройки гиподермы при последней линьке и у насекомых с неполным превращением, например у клопов.

Из числа отдельных гиподермальных структур наиболее интенсивен метаморфоз глаз. Личиночные глазки разрушаются при метаморфозе во всех группах, где они имеются. Однако, когда онтогенез глаз прослежен достаточно полно (например, у пилильщика *Pontania*), наблюдается закладка в эмбриогенезе общего имагинального диска. Одна его часть, находясь на ранней стадии морфологической дифференцировки, превращается в личиночный глазок и затем, выполнив свою функцию, дегенерирует, а другая подобно остальным имагинальным тканям задерживается в развитии в течение личиночной стадии и продолжает дифференцировку в предкуколке, давая сложный глаз имаго. У некоторых длинноусых двукрылых имагинальные глаза начинают развиваться уже у личинки, причем число омматидиев постепенно увеличивается, а в то же время присутствует и пара простых глазков, возникающих в эмбриогенезе и дегенерирующих при метаморфозе [Constantineanu, 1930]. Глаза личинки панорпы состоят из 30—35 глазков, имеющих структуру омматидиев, и возможно функционируют как аппозиционные сложные глаза, однако, вместе с их нервами дегенерируют при метаморфозе. Р.Е. Снодграсс [1954] приводит два последних примера как свидетельство независимости имагинальных и личиночных глаз. Однако эти факты допускают и иную интерпретацию. Возможно, что специальная дифференцировка части клеток общего зачатка глаза, которая позволяет ему начать функционировать на более ранней, чем у предков, онтогенетической стадии, не

дает возможности этим клеткам продолжать дальнейшую имагинальную дифференцировку, которую проходят в предкулке неспециализированные клетки остальной части зачатка. В пользу мнения о разновременной акцелерации части общего зачатка сложного глаза у личинок разных групп говорит все большее сходство личиночных глаз с имагинальными по мере возрастания уровня общей дифференцировки личинок. У крайне просто устроенных личинок высших двукрылых и перепончатокрылых глазки отсутствуют или имеется один в большей или меньшей степени развитый глазок. У большинства личинок жуков и бабочек, находящихся на среднем уровне дифференцировки (сильфоидной стадии — см. выше), обычно имеется несколько простых глазков, рассеянных или расположенных полукругом. У имагообразных карабидных личинок (часть жуков, верблюдки) глазки собраны вместе в пределах четкого глазкового поля. Наконец, описанные выше личиночные глаза панорпы скорее свидетельствуют именно о таком способе образования личиночного глаза из части сильно дифференцированного имагинального зачатка, чем о независимом адаптивном новообразовании. Личинка панорпы — скрытоживущее насекомое, которое не нуждается в столь совершенном органе зрения больше, чем другие личинки, обитающие в сходных условиях, а выработка структуры, напоминающей имагинальный фасеточный глаз, морфогенетически сложна и вряд ли могла возникнуть независимо. Очень интересный факт описан у гусениц *Orgyia* и *Lambdina*, искусственно зараженных ядерным полиэдрозом. Это заболевание вызывает преждевременное развитие антенн, ротовых частей и имагинальных ног, т.е. акцелерацию имагинальных признаков. При этом у больших гусениц наблюдалось и частичное слияние простых глазков [Morris, 1970]. Интересный пример аналогии с полным метаморфозом глаза описан у певчих цикад [Marlatt, 18923]. У них в первом нимфальном возрасте имеется глазное пятно, которое потом исчезает, а сложный глаз имаго возникает сразу в течение одной имагинальной линьки. У высших групп голометабола, не имеющих личиночных глазков, глаза имаго развиваются из имагинальных дисков нередко еще в течение личиночной жизни [Patten, 1887; Phillips, 1905; Bernhard, 1937; Enzmann, Haskins, 1938; Birminham, 1942; и др.].

Антенны личинок, если они имеются, непосредственно превращаются в имагинальные. Это наблюдалось нами в онтогенезе жуков, описано у пилильщиков, бабочек и длинноусых двукрылых. У личинок высших двукрылых, не имеющих антенн, их имагинальные диски лежат в лобных мешках вместе с зачатками глаз. Однако, когда личинка имеет антенны, например, львинка *Odontomyia*, в лобном мешке содержатся только диски сложных глаз [Jusbashian, 1910]. Это косвенно свидетельствует о преимственности личиночных и имагинальных антенн у двукрылых.

Ротовые части личинок непосредственно превращаются в имагинальные у вислокрылок, жуков и ос, а также у пилильщиков, для которых прослежено, что дифференцировка их клеток происходит даже без потери клеточного содержимого [Иванова-Казас, Иванова, 1964]. Формирование имагинальной головы внутри отслоившейся кутикулы головы личинки, а также имагинальных ротовых частей внутри кутикулы соответствующих придатков личинки описано для длинноусых двукрылых *Bibiocephala* и *Simulium* [Kellogg, 1902]. Для высших двукрылых характерно образование ротовых частей из имагинальных дисков [Birminham, 1942; Gehring, Seippel, 1967; и др.; собственные наблюдения]. Исключения составляют имеющие у личинки губные щупики, для которых нами прослежено непосредственное превращение в щупики куколки и затем в оральный диск имаго. У высокоспециализированных паразитических перепончатокрылых голова личинки не дифференцируется и начинает формироваться только в период предкуко-

лочного развития. В целом для насекомых характерна преемственность между личиночными и имагинальными ротовыми частями. Что же касается их внешней формы, которая сильно меняется при метаморфозе, то подобные факты известны и для насекомых с неполным превращением, например, перестройка нижней губы наяд стрекоз [Butler, 1904; Corbet, 1951].

Грудные ноги личинок в тех группах насекомых, где они имеются, также непосредственно перестраиваются в имагинальные (по литературе и собственным данным [Тихомирова, 1983]). Представление, что у насекомых с полным превращением ноги целиком развиваются за счет имагинальных дисков, расположенных на втором членике [Bodenstein, 1935] или между первым и вторым члениками [Штейнберг, 1950], как уже говорилось, не следует однозначно из самих опытов этих авторов и не подтверждается нашими данными по экстирпации частей ног у личинок *Tenebrio* перед началом метаморфоза. Образование имагинальных ног из всей гиподермы личиночных ног посредством клеточной автотомии, которая начинается с концов ног и распространяется к их основаниям, прослежено у листоеда *Galerucella*. Такой же прямой переход гиподермы личиночных ног в гиподерму имагинальных, также с дедифференциацией, начинающейся с концов ног, но даже без потерь клеточного содержимого, описан у ивового пилильщика. Ч.В. Ким [Kim, 1960] считает, что вся личиночная нога по существу представляет собой "имагинальный диск", функционирующий как конечность, и разница между развитием ног у насекомых с неполным и полным превращением состоит лишь в том, что у первых оно происходит непрерывно в эмбриогенезе, а у вторых прерывается на очень ранней (двукрылые) или более поздней (гусеницы) стадии. У лишенных ног личинок высших перепончатокрылых (*Aculeata*, *Parasitica*) и мух они без перестроек формируются из имагинальных дисков, глубоко погруженных в замкнутые периподальные мешки и не участвующих в линьках, что позволяет им расти и дифференцироваться в течение личиночной жизни. В эмбриогенезе пчел описано появление наружных зачатков грудных и брюшных ног, которые затем прекращают рост и ко времени вылупления редуцируются до состояния дисков в гиподерме. Последние позднее переходят к развитию внутри периподальных мешков у личинки. У личинок высших двукрылых куколочные конечности внутри периподального мешка полностью расчленены и сформированы еще до начала образования пупария, однако все членики их укорочены. У дрозофилы превращение такого диска в нормальную куколочную ногу может произойти в течение нескольких минут, причем гиподермальные клетки из высоких столбчатых превращаются в кубические, что и вызывает удлинение конечности.

Таким образом, при развитии ног никогда не наблюдается разрушения гиподермальных частей ноги и построения новых (т.е. собственно метаморфоза); из имагинальных дисков образуются лишь ноги или их части, отсутствующие на личиночной стадии. При этом степень дифференцировки, проходящая в предкуколке, весьма различна — от образования всей ноги у высших групп, имеющих аподных личинок, до сравнительно небольшой перестройки у карабидных личинок жуков, сетчатокрылых, верблюдов, у которых личиночные конечности шестичлениковые и даже имеют подобно имагинальным два коготка.

В то же время известны примеры значительных изменений конечности в постэмбриональном развитии насекомых с неполным превращением. Так, одночлениковые лапки наяд поденок в течение одной линьки перестраиваются в пятичлениковые имагинальные, у певчих цикад одночлениковые нимфальные лапки сразу перестраиваются в трехчлениковые у имаго. У листоблошек сильные изменения ноги происходят в течение личиночной жизни: при выходе личинки из яйца у нее разделены вертлуг и бедро, а голень отделена от лапки. Во втором

возрасте это расчленение маскируется. При линьке на последний возраст вновь намечается разделение тиббиотарзуса, но теперь уже на голень и лапку из двух тарзомеров. Наконец, лишь в конце последнего нимфального возраста вертлуг вновь отделяется от бедра. Интересно, что сходный порядок передифференцировки личиночной ноги в имагинальную (с временной маскировкой трохантерофеморального сочленения и одновременным появлением всех тарзомеров) наблюдается в предкуколке жуков (см. выше).

Крылья в свободном виде отсутствуют у всех личинок насекомых с полным превращением, что считается основным признаком личинок в отличие от нимф. Они присутствуют у личинок в виде гиподермальных зачатков (имагинальных дисков), в разной степени изолированных от наружной гиподермы и растущих "по имагинальному типу" — путем интенсивного деления клеток. Поэтому можно говорить не о метаморфозе крыльев, а об их непрерывном формировании, однако происходящем не в эмбриональный, а в предкуколочный и куколочный периоды. В случае прототелии, т.е. преждевременного развития наружных зачатков крыльев [Kolbe, 1903; Lengerken, 1932; Aspöck et al., 1974; и др.] эти зачатки крыльев личинок не разрушаются при метаморфозе, а продолжают расти и дифференцироваться в имагинальные (прослежено нами у *Tenebrio*).

Д.М. Штейнберг [1950] видит качественное отличие имагинального крыла у голометабола от зачатков крыльев насекомых с неполным превращением в том, что оно состоит из эмбриональной ткани, гистологическая дифференцировка которой начинается лишь при выворачивании диска. Однако он же подчеркивает, основываясь на собственных данных и работах В. Тауэра [Tower, 1903], что в разных отрядах и иногда даже в разных семействах одного и того же отряда (например, жуков) можно наблюдать все переходы от наружного положения зачатки крыла до его образования на дне глубокого замкнутого мешка. При этом клетки зачатка крыла перестают участвовать в линьках только после смыкания щели, связывающей этот мешок с наружной средой. Таким образом, описанное качественное различие появляется в филогенезе позже, чем возникает полное превращение, причем тенденция к все большей изоляции диска крыла проявляется независимо в разных филогенетических ветвях голометабола. Прогрессирование этой тенденции в филогенезе вполне понятно, поскольку изоляция дисков позволяет им расти и дифференцироваться, не участвуя в линьках, в частности, начинать развитие на все более ранних этапах онтогенеза. Так, непрерывный рост крыльев в замкнутых гиподермальных карманах в течение всей личиночной жизни прослежен для жуков из семейств *Scarabaeidae*, *Coccinellidae*, *Chrysomelidae*, гусениц *Pieris*, пилильщика *Pontania* и др. При этом скрытая личиночная дифференцировка крыла непосредственно продолжается в предкуколке и куколке. Собственные опыты Д.М. Штейнберга с жуками [1949] и бабочками [1950] показывают, что при удалении диска крыла у личинок его регенерация происходит за счет прилегающей гиподермы груди того же сегмента. Иногда она происходит даже за счет пересаженной гиподермы переднегруди [Штейнберг, 1959]. Эти факты необъяснимы, если считать крыло насекомых с полным превращением специализированным имагинальным органом, независимым от функционирующих тканей личинки. Вместе с тем внутреннее развитие крыльев в последнем нимфальном возрасте известно у гемиметабола, например у самцов эмбий. Поэтому оно не может рассматриваться как исходное отличие полного превращения от неполного, возникшее с появлением куколки, хотя, конечно, как и в случае остальных структур, появление в онтогенезе этой стадии стимулировало обособление крыловых зачатков и их более раннюю закладку.

Относительно **наружных гениталий** можно повторить сказанное о крыльях, включая факты ранней закладки этих специфических имагинальных органов у

личинок (например, у пилильщиков и особенно у высших перепончатокрылых). В то же время известны случаи образования вполне развитых гоноподий в течение одной имагинальной линьки у гемиметабол, например у певчих цикад.

Таким образом, у большинства насекомых с полным превращением, кроме самых продвинутых групп, гиподерма и ее внешние производные лишь в слабой степени подвержены метаморфозу в узком смысле этого слова (некробиотическому метаморфозу [Иванова-Казас, 1975]), т.е. разрушению органов и тканей личинки и построению на их месте новых имагинальных. Поэтому изменения внешней формы при переходе от личинки к имаго, определяющиеся в основном гиподермальными структурами, не могут рассматриваться как повод для возникновения в онтогенезе насекомых отдельной куколочной стадии. Об этом же говорят и приведенные факты существенных перестроек гиподермальных структур в ходе одной линьки у насекомых с неполным превращением.

Нервная система. Претерпевает обычно сильные изменения в общей структуре, чаще всего выражающиеся в концентрации ганглиев и сдвигании их вперед путем укорочения коннектив. Однако внутренние ее перестройки (правда, изученные много хуже, чем для других органов) сравнительно невелики. Прямолинейное развитие личиночной нервной системы в имагинальную описано у муравья *Lasius*. У осы *Polistes*, несмотря на существенную общую перестройку нервной системы (сдвигание и слияние ганглиев), наблюдается лишь частичная дегенерация нейрилеммы и нейтральной пластинки, а весь клеточный материал личинки без лизиса переходит к имаго [Singh, Srivastava, 1973]. Сходно развивается нервная система пчелы *Melipona* [Cruz-Landium, Hofling, 1972], у которой преобразование брюшной цепочки не сопровождается размножением клеток и митозы обнаружены только в зрительных долях мозга. Даже перестройка крайне своеобразной концентрированной нервной системы личинок высших двукрылых сводится преимущественно к обособлению отдельных стволов и ганглиев посредством формирования коннектив и комиссур, т.е. к процессу, нормально протекающему в любом эмбриогенезе менее специализированных групп. Довольно интенсивный метаморфоз наблюдается в зрительных долях мозга у насекомых с хорошо развитыми и функционирующими личиночными глазами, например у некоторых бабочек и пилильщиков [Панов, 1960, 1961, 1963; Edwards, 1969]. Частичный метаморфоз мотонейронов в ганглиях брюшной цепочки описан у некоторых бабочек [Neuwood, 1965; Taylor, Truman, 1947], что связывается с интенсивной перестройкой иннервируемой ими двигательной мускулатуры. Однако в целом образование и последующее разрушение специальных личиночных нервных клеток (а у специализированного паразитического наездника *Mormoniella* даже нервных волокон) — явление сравнительно редкое. Сохранение чувствительности и подвижности в ответ на раздражение в течение почти всего предкуколичного и куколичного периода у большинства голометабол указывают, что нервная система насекомого продолжает функционировать в течение этих покоящихся стадий.

Хотя, как указывает Р.Е. Снодграсс [Snodgrass, 1954], усложнение форм имагинального поведения, особенно у высших перепончатокрылых, требует сильной перестройки сенсорных и моторных нервов и почти полной реорганизации нейронных ассоциаций в центральной нервной системе, перестройка нервного аппарата первых голометабол и их ближайших предков вряд ли была достаточной, чтобы объяснить возникновение полного превращения.

Трахеальная система. Как и в случае нервной системы, при метаморфозе происходят значительные изменения в общей структуре трахейной системы. Однако в большинстве случаев личиночные трахеи перестраиваются в имагинальные путем интенсивных клеточных делений, обычно без разрушения

личиночных клеток. Даже конечные ветви трахей внутри разрушающихся личиночных мышц сохраняются и вступают в связь с вновь образующимися на их месте имагинальными мышцами. У медоносной пчелы перестройка сводится к росту путем клеточной пролиферации из концов ветвей личиночных трахей, а также к расширению некоторых трахейных стволов для образования воздушных мешков взрослого насекомого. Однако у части высших перепончатокрылых описаны более значительные перестройки трахейной системы. Так, у хальциды *Mormoniella* вся личиночная трахейная система разрушается, но восстановление идет из замещающих клеток в базальных частях дыхальцевых трахей, не отставая от разрушения личиночных трахей. Поэтому перерыва в существовании трахейной системы (который может, как предполагают некоторые авторы, объяснить U-образную кривую потребления кислорода во время кукольного развития) не происходит. У высших двукрылых наблюдается довольно значительная деструкция личиночных клеток и замещение их из групп имагинальных клеток, расположенных на стенках личиночных трахей. Они развиваются в новые ветвящиеся стволы, отсутствовавшие у личинки, а также замещают личиночные клетки, разрушенные путем фагоцитоза. Однако значительная часть личиночной трахейной системы сохраняется у имаго с более или менее значительной перестройкой. Во вторично упрощенном метаморфозе наездника *Prestwichia* развитие трахейной системы начинается уже в постэмбриональный период, и она не претерпевает никаких перестроек, кроме уменьшения числа стигм. О.М. Иванова-Казас [1961], описавшая это явление, рассматривает его как рекапитуляцию процесса олигомеризации трахей, имевшей место в развитии предковых групп.

В то же время значительные изменения общей структуры трахейной системы известны и у насекомых с неполным превращением, например, утрата трахейных жабр наядами разных отрядов. У поденок в первом возрасте, который А.А. Захваткин [1953] рассматривает как собственно личиночный в противоположность остальным нимфальным, трахейная система вообще отсутствует и образуется лишь при первой линьке.

Таким образом, перестройка трахейной системы, как и других эктодермальных структур, недостаточна, чтобы объяснить необходимость возникновения в онтогенезе стадии куколки.

Сердце и перикардальные клетки. Не претерпевают метаморфоза у громадного большинства насекомых, хотя клетки обычно растут "по-личиночному", т.е. без делений, путем увеличения размеров. Это показано для жуков *Lina* и *Sitophilus*, бабочек и даже высших двукрылых. У листоеда *Leptinotarsa* в период метаморфоза отмечено развитие дополнительной камеры, локализованной в среднегруди. Однако у хальциды *Mormoniella* описан глубокий метаморфоз сердца и перикардальных клеток, начинающийся в момент личиночной дефекации. Личиночные клетки сердца и перикардальные клетки дегенерируют, а имагинальное сердце восстанавливается за счет эмбриональных клеток. Временное прекращение биений сердца, связанное с дегенерацией сердечной мышцы, описано у *Drosophila* и *Sarcophaga*. Других случаев метаморфоза сердца к настоящему времени не известно. Имеется множество свидетельств, что сердце разных насекомых продолжает сокращаться в течение всего периода метаморфоза. У представителей отрядов *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera* отмечены [Gerould, 1924, 1933] реверсии в направлении биений сердца при метаморфозе.

Кишечный канал. Судьба разных отделов кишечника при полном метаморфозе неодинакова. Эктодермальные стомо- и проктодеум претерпевают менее глубокую перестройку, сравнимую с метаморфозом других эктодермальных структур. Образование имагинальных передней и задней кишки за счет "омоложения" клеток посредством клеточной автотомии без их разрушения описано

у листоеда *Galerucella*. У большинства насекомых имеются так называемые имагинальные кольца, состоящие из эмбриональных клеток, за счет размножения которых в большей или меньшей степени формируются стомо- и проктодеум имаго. У бабочек и комаров они представляют собой просто зоны роста, за счет которых происходит удлинение передней и задней кишки по сравнению с личиночными (без их разрушения). У муравьев происходит частичное, а у высших двукрылых и специализированных паразитических перепончатокрылых полное замещение эпителия этих отделов за счет имагинальных колец.

Гораздо более существенны перестройки при метаморфозе **средней кишки**. Практически у всех изученных в этом отношении голометаболических трипсов, полный метаморфоз которых возник независимо от остальных групп) наблюдается полная смена личиночного кишечного эпителия. Имагинальный эпителий обычно образуется из мелких имагинальных клеток, которые рассеяны поодиночке в стенке средней кишки между крупными личиночными клетками. Смена кишечного эпителия обычно происходит в конце последнего личиночного возраста после прекращения питания (в предкуколке). Иногда замещение эпителия средней кишки происходит дважды: при линьке на куколку и на имаго [Schmidt, 1964]. Периодические обновления эпителия средней кишки (однако без характерного для периодов метаморфоза изменения анатомической и гистологической структур этого органа) нередко происходят при каждой личиночной линьке.

В целом перестройка средней кишки насекомых при метаморфозе — явление весьма типичное для голометаболических и может рассматриваться как специфическое различие полного и неполного превращения.

Мальпигиевы сосуды, как правило, разрушаются при метаморфозе и образуются заново либо из имагинального кольца проктодеума, либо за счет имагинальных клеток (или ядер при синцитиальном строении мальпигиевых сосудов), рассеянных между личиночными в стенках сосудов. Известные случаи отсутствия перестроек мальпигиевых сосудов при метаморфозе, по-видимому, вторичны, так как встречаются преимущественно в продвинутых группах, тогда как у более примитивных форм они интенсивно разрушаются при метаморфозе, что, по-видимому, было характерно и для предков голометаболических.

Слюнные и шелкоотделительные железы также, как правило, полностью разрушаются при метаморфозе, а имагинальные слюнные железы строятся на их месте из имагинальных дисков. У некоторых видов бабочек сохраняются протоки лабиальных прядильных желез, которые трансформируются в слюнные железы имаго, иногда даже без дегенерации или деления клеточных элементов [Nakim, Kafatos, 1976].

Личиночное жировое тело обычно распадается при метаморфозе, когда значительная часть запасенных в нем веществ тратится на построение тела взрослого насекомого. Однако часть его клеток затем вновь собирается вместе, образуя жировое тело имаго. Оно, в свою очередь, используется на развитие гонад. В случаях дополнительного питания имаго в жировом теле на этой стадии снова накапливается запас питательных веществ.

Генерации **эноцитов** обычно сменяются при метаморфозе за счет новых клеток, выделяемых гиподермой, но известны случаи образования имагинальных эноцитов путем деления клеток личиночных.

Половая система в основном строится в предкуколке и куколке, однако клетки ее зачатков, обычно обособляющиеся в весьма раннем эмбриогенезе, проходят этот период, не претерпевая метаморфоза, а лишь прогрессивно размножаясь.

Весьма значительны при метаморфозе перестройки **мускулатуры**. Специфические личиночные мышцы полностью разрушаются, обычно распавшись на сарколиты, которые затем фагоцитируются, известны для них также процессы

автолиза и лиоцитоза. Для части мышц характерна двойственная природа — они содержат крупные ядра, претерпевающие лишь прямое деление и составляющие со своей саркоплазмой основную часть мышц личинки. Однако между ними рассеяны мелкие имагинальные клетки, которые во время метаморфоза делятся митотически и образуют мышцы имаго. Характерно, что у насекомых с неполным превращением, а также у части голометабола путем трансформации личиночных торакальных мышц образуется такой, казалось бы, имагинальный орган, как крыловые мышцы имаго. Однако у большинства высших голометабола они уже образуются заново из имагинальных дисков.

В целом хотя перестройка мускулатуры весьма типична для полного превращения, но, по-видимому, она предшествовала его появлению, поскольку у ряда голометабола — клопов, тлей и др. — также наблюдаются весьма серьезные перестройки мускулатуры [Wigglesworth, 1956; Johanson, 1959; и др.]. Скорее всего процесс перестройки мускулатуры интенсифицировался параллельно с развитием голометаболизма, будучи обусловлен одними и теми же причинами (см. далее).

Легко видеть, что степень перестройки при метаморфозе большинства органов невелика в более примитивных группах голометабола (которые тем не менее уже имеют куколку) и резко возрастет в ходе эволюции. При этом различия глубины метаморфоза внутри самих голометабола (например, между жуками и высшими двукрылыми) гораздо больше, чем между теми же жуками и, например, *Номортега* — даже если не говорить о самцах *Coccocidea*, развитие которых нередко рассматривается как независимо возникшая голометаболия. У них имеется одна [Sutcliffe, 1932], или две покоящиеся стадии, называемые куколками. Однако, по мнению Р.Е. Снодграсса [Snodgrass, 1954], они соответствуют нимфальным возрастам и поэтому негомологичны куколке истинных голометабола. Последняя, по мнению этого автора (сходному с нашим — см. далее), представляет собой второй имагинальный возраст.

Иными словами, вряд ли можно считать, что момент появления куколки в филогенезе был вызван скачкообразным возрастанием степени онтогенетических перестроек. Скорее напротив, эта покоящаяся стадия после своего появления сама послужила стимулом для все большего углубления метаморфоза и усиления экологической дивергенции личинок и имаго, ставшей одной из причин быстрого прогрессивного развития голометабола.

Понятно, что первопричиной возникновения полного метаморфоза нельзя считать сильные различия формы тела личинок и имаго, поскольку они определяются в основном гиподермой, менее всего подверженной перестройкам. Кроме того, подобные различия легко преодолеваются в ходе одной линьки, например, между наядой и имаго стрекозы, нимфой и имаго певчей цикады или, наконец, между плоской чешуйковидной личинкой и крылатым длинноногим имаго у алейродид. В то же время у насекомых известны и обратные примеры, в частности развитие трипсов, у которых различия формы тела между имаго и личинками незначительны. Они ничуть не больше, чем различия между соседними нимфальными возрастными и нимфой и имаго насекомых с неполным превращением. Тем не менее в развитии трипсов имеется от одной до трех [Priesner, 1926] покоящихся стадий, на которых их внутренние органы (кишечный канал, слюнные железы, жировое тело, мускулатура и отчасти нервная система) претерпевают типичный полный метаморфоз [Müller, 1927; Melis, 1935].

Характерно, что наибольшая глубина перестроек при метаморфозе свойственна органам, связанным с пищеварением: эпителию средней кишки, слюнным железам, мальпигиевым сосудам. Эти органы особенно активно функционируют у личинок в связи со специализацией их именно к питанию и росту в противоположность имаго, функцией которого становится расселение и размножение

[Гиляров, 1945, 1957, 1966, 1970]. Представления М.С. Гилярова о возникновении полного метаморфоза в результате такого разделения функций в онтогенезе, усиливающегося по принципу положительной обратной связи, в наибольшей степени отражают принцип рационализации онтогенеза [Шмальгаузен, 1938], ведущий в филогенетическом развитии.

Такое разделение функций, по-видимому, появилось в эволюции насекомых довольно рано, может быть раньше, чем сам полный метаморфоз. Оно могло способствовать возникновению некоторых перестроек организации, которые резко углубились впоследствии с появлением в онтогенезе второй покоящейся стадии. Так, например, редукция пищеварительной системы могла быть связана с афагией имаго при переходе функции питания преимущественно или целиком к личинке. Афагия имаго наблюдается, например, уже у поденок, по типу метаморфоза наиболее сходных с гипотетическими предками как геми-, так и голометабола [Захваткин, 1953]. Афагия имаго выражена у многих веснянок [Smith, 1913], характерна для многих примитивных форм в разных отрядах голометабола: Megaloptera, отряда Neuroptera, всех Trichoptera; Lasiocampidae, Bombycidae и Psychidae из Lepidoptera, многих Diptera Nematocera, Bombyliidae из Brachycera, Siricidae из Hymenoptera и др. [Родендорф, 1959]. С афагией имаго и редукцией ротовых органов и пищеварительной системы связано независимое возникновение голометаболии у самцов кокцид [Berlese, 1896; Mäkel, 1942]; следы существовавшей в филогенезе стадии с упрощенным кишечником прослеживается в развитии трипсов [Müller, 1927]. Поэтому можно предположить, что в начале формирования полного превращения прототипом для процессов разрушения кишечного эпителия и других органов, связанных с питанием, послужила естественная деградация этих органов у имаго. Возможно также, что здесь сыграла свою роль сильная перестройка этих органов в результате изменения функции. Так, у непитающихся имаго поденок наряду с редукцией ротовых частей [Murphy, 1922] происходит перестройка желудка в тонкостенный воздушный мешок. Он служит для заглатывания воздуха, облегчая этим насекомым парение в восходящих токах. Такое облегчение тела должно было быть важным приобретением при интенсификации функции расселения у примитивных групп крылатых насекомых, обладавших слабым полетом. Впоследствии с совершенствованием крыльев этот признак мог потерять свое значение и утратиться. Прогрессирующее повышение энергетики полета и необходимость более длительной жизни имаго в связи с развитием заботы о потомстве могли послужить причиной возникновения дополнительного питания у имаго. С этим могло быть связано вторичное усложнение ранее упрощенных органов пищеварения, которые тем не менее у имаго обычно не достигают размеров и сложности личиночных. Следы такой временной деградации органов, связанных с пищеварением, могли фиксироваться в покоящихся стадиях онтогенеза. В дальнейшем, в ходе продолжающейся дивергенции характера питания личинок и имаго у голометабола перестройка этих органов могла значительно специализироваться и углубиться.

Сильная перестройка при метаморфозе мышечной системы также может быть связана в зачаточной форме со специализацией имаго к расселению путем совершенствования полета, а личинок к перемещению в узких ходах. При этом они должны преодолевать не большие расстояния, а сопротивление стенок ходов, что требует в основном способности тела к вытягиванию, укорочению и изгибанию [Гиляров, 1949]. Поэтому у имаго и личинок должны были интенсифицироваться разные группы мышц. Личиночные мышцы были бесполезными для имаго и должны были разрушаться, во-первых, для уменьшения веса тела, а во-вторых, чтобы высвободить материал для формирования имагинальных мышц, в основном связанных с полетом. Такая перестройка мускулатуры также могла

быть в некоторой степени выраженной уже у предков голометабола. Конечно, как и все остальные процессы перестройки, при метаморфозе она резко углубилась с появлением в онтогенезе предкуколки и куколки, где все процессы перестройки могли протекать быстрее, полнее и экономичнее.

РАЦИОНАЛИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА ГОЛОМЕТАБОЛ И ЕЕ ГОРМОНАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ

Наиболее существенный и почти постоянный признак голометаболии — морфологическая однородность личинок в течение всего развития, слабые морфогенетические изменения при переходе от возраста к возрасту в отличие от насекомых с неполным превращением. Даже у *Thysanura*, лишенных крыльев, мы наблюдаем в течение постэмбриального развития возникновение чешуек на теле, увеличение числа члеников антенн и каудального филамента, формирование брюшных стилей и стилей ног, развитие подвижности члеников лапки, возникновение паранотальных выростов грудных сегментов и наружных гоноподий [Adams, 1933; Sweetman, Whitemore, 1937; Lindsay, 1939; Шаров, 1953; Delany, 1961; Birsch, 1964]. У поденок в ходе метаморфоза увеличивается число члеников антенн, церков и хвостовой нити, а также лапок, развиваются два коготка вместо одного, образуются сложные глаза, гоноподии и крылья, формируется трахейная система (которой лишены личинки первого возраста), возникают и впоследствии исчезают трахейные жабры [Joly, 1872; Ide, 1935; Захваткин, 1953]. У стрекоз в течение нимфального развития растут сложные глаза, возникают оцелли, увеличивается число члеников антенн и лапок, сильно изменяется форма груди в связи с развитием крыльев, описаны прогрессивные изменения нервной системы, увеличение числа мальпигиевых сосудов [Tillyard, 1917].

Несколько меньшие в связи с эмбрионизацией развития, но все-таки весьма существенные перестройки претерпевают в течение нимфального развития и другие насекомые с неполным превращением. Так, например, у клопов, помимо общего для всех нимф развития крыльев и гоноподий, от возраста к возрасту сильно меняется относительная величина щитка, место прикрепления хоботка смещается с вершины рострума на нижнюю сторону головы [Поливанова, 1959а, б]; у уховерток увеличивается число члеников антенн, шейных склеритов, происходят значительные перестройки груди вплоть до появления новых швов и сочленений (несмотря на вторичную утрату крыльев у некоторых форм), перестраиваются брюшные сегменты, увеличивается число хет и сенсилл [Davies, 1966].

Конечно, и у голометабола, особенно из более продвинутых групп, наблюдается тенденция к увеличению относительного количества морфогенетических перестроек в последнем возрасте. Это позволяет рассматривать имагинальную линьку как особую стадию онтогенеза, отличную от других [Handlirsch, 1927; Wigglesworth, 1954; Blackith et al., 1963]. Однако перестройки в течение предыдущих нимфальных стадий и в этих группах весьма значительны и несравнимы с удивительной однородностью личиночных возрастов у голометабола, которые почти совсем не меняются внешне от начала развития до окукливания, если не считать утраты при линьке на второй возраст провизорных образований, обычно связанных с вылуплением из яйца, и то у немногих форм. Более существенные морфогенетические изменения в течение личиночной жизни у голометабола весьма редки и обычно связаны с гиперметаморфозом или иными специфическими изменениями исходного типа развития.

Морфологическая однородность личинок при голометаболии почти столь же постоянна, как и само наличие куколки. Она тесно связана с моментом появления куколки в филогенезе, поскольку именно там (вернее в предкуколке)

концентрируются те процессы имагинального морфогенеза, которые выпадают из личиночного развития. Это позволяет морфогенезу идти быстрее и с меньшими затратами энергии, не препятствуя росту и линькам. Поэтому попытаемся рассмотреть причину кажущегося отклонения насекомых от общего пути эволюции метаморфоза в свете принципа автономизации и рационализации онтогенеза [Шмальгаузен, 1938]. Этот философский аспект эволюции индивидуального развития был отмечен еще Г. Спенсером [1899] и назван "фактором экономии". В свете этих представлений тенденция к выпрямлению развития путем ухода все большего числа ранних морфогенетических стадий в эмбриогенез (эмбрионизация, криптометаболия) реализуется не только потому, что обеспечивает их лучшую защиту. Более существенно, что она позволяет ювенильным свободным стадиям специализироваться преимущественно на питании и росте, претерпевать меньше морфогенетических перестроек. Последние при этом смещаются в покоящуюся фазу — яйцо. Там они проходят быстрее и экономичнее, так как отпадает необходимость в линьках и дифференцировке специфических ценогенетических структур, необходимых молодым формам для свободного существования.

Тенденция к разделению онтогенеза на два периода: преимущественного формообразования (в яйце) и преимущественного роста (на свободных стадиях) отмечена для позвоночных еще А.Н. Северцовым, детально рассмотрена И.И. Шмальгаузенем, а для беспозвоночных И.И. Ежиковым. Он, в частности, показал, что чередующихся периодов морфогенеза и роста может быть больше, поскольку всякий личиночный период означает некоторую приостановку развития в пользу роста. При этом образуются два периода более интенсивного морфогенеза: формирование личинки и формирование взрослой формы [Ежиков, 1939a]. Именно такой тип развития характерен для голометаболических насекомых и обычно расценивается как вторичное усложнение онтогенеза, на самом деле, как мы попытаемся доказать, в значительной степени кажущееся. Конечно, типичное неполное превращение ортоптероидных насекомых или *Rhynchota* морфогенетически более выгодно, чем археметаболия или протометаболия. Однако и при неполном превращении период роста связан с заметными морфогенетическими перестройками и, главное, с линьками сильно дифференцированного организма. При этом молодые особи, обитающие по существу в тех же условиях, что и имаго, и по строению сходные с ними, должны обладать таким же высоким уровнем дифференцировки огромного большинства структур, рост которых невозможен в течение активной жизни каждого возраста. Он может осуществляться только в короткий предличиночный период между отслоением старой и отвердением новой кутикулы. Поэтому интенсивный рост (который необходим, поскольку размер яиц при сохранении высокого уровня плодовитости ограничен) может происходить только в результате многих линек сильно дифференцированного организма. Одним из способов рационализации такого онтогенеза является уменьшение морфогенетической дифференцировки имаго путем неотении. Оно реализуется в разной степени в ряде групп насекомых, например у *Rhynchota* (см. далее). Однако это связано со снижением активных функций имаго, в частности, при паразитизме на животных (пухоеды, вши), или с малоподвижным, почти прикрепленным образом жизни сосущих насекомых (тли, червецы, щитовки), который нередко называют паразитизмом на растениях. Будучи биологически прогрессивной, такая специализация ставит существенные ограничения морфофизиологическому и общему прогрессу этих групп.

У голометаболических насекомых морфогенез разделен на два периода: яйцо, с одной стороны, предкуколка и куколка — с другой. Личиночная стадия гораздо менее дифференцирована, чем нимфы голометаболических насекомых, что значительно облегчает линьки. При этом она практически освобождена от необходимости морфогенетических

перестроен и специализируется только на питании и росте. Важна при этом и способность личинки, сильно отличной от имаго, обитать в иных условиях, позволяющая группе в целом более полной охватить среду обитания. Эта точка зрения отчасти выражена А.А. Захваткиным [1953. С. 202], объясняющим возникновение полного метаморфоза переходом к "камбиальному способу построения имагинальной организации", который "связан с далеко зашедшей дифференцировкой ранних онтогенетических стадий...", что приводит к расширению адаптивных возможностей ранних стадий, как бы освобождая их от выполнения морфогенетических процессов, в которых заключается постепенная, эпиморфная имагинизация".

Детальная разработка проблемы соотношения морфогенеза и роста в применении к онтогенезу насекомых принадлежит А.П. Расницыну [1965], который показал, что основная тенденция эволюции онтогенеза насекомых — установление наиболее экономичных отношений между периодами интенсивной дифференцировки и периодами активной жизни и роста. Это соотношение достигается путем перекомбинации этапов морфогенеза, все возрастающего в объеме в ходе эволюции, между покоящимися стадиями яйца и куколки.

Твердая кутикула, покрывающая тело насекомого (и других членистоногих), мешает как росту, так и морфогенезу, которые поэтому в основном осуществляются в период, предшествующий каждой линьке и непосредственно следующий за ней. Одна из основных функций гормонов метаморфоза — вызывание линьки и всех связанных с ней процессов. Природа, источники и механизмы действия этих гормонов обсуждаются в известных сводках [Novak, 1975; Тобиас, Буров, 1983].

Гормоны метаморфоза образуют целостную систему, в которой иницирующая роль принадлежит проторакотропному гормону (ПТТГ), вырабатываемому нейросекреторными клетками мозга (гомологи латеральных фронтальных желез ракообразных [Melnikov, Rasnitsyn, 1984]). ПТТГ служит связующим звеном между внешними стимулами (фотопериод, пища, температура) и другими гормонами. В частности, он в нужный момент запускает выделение линичного гормона (экдизон, ЛГ), вырабатываемого железами (переднегрудными, вентральными, перикардальными и т.д.), которые все являются прямыми или сериальными гомологами головных нефридиев щетинохвосток, линичной железы ракообразных и нефридиев предковых групп аннелид. ЛГ вызывает линьку, стимулируя гиподермальные клетки к отслоению и растворению старой кутикулы и выделению новой. Наконец, ювенильный гормон (ЮГ), продуцируемый прилежащими телами (*согрга allata*, гомологи эктодермальных отделов нефридиев аннелид), обладает широким спектром действия [Sehnal, 1984], из которого нам более важны стимуляция роста и торможение морфогенеза. Выделение и метаболизм ЮГ регулируются нервными и нейросекреторными стимулами и антагонистическим взаимодействием между ЮГ и ЛГ.

Раннее возникновение линьки в филогенезе указывает на вероятное появление ЛГ уже у аннелидоподобных предков членистоногих [Novak, 1969a], а возникновение нейрогормона — предшественника ПТТГ — могло произойти еще раньше [Novak, 1975]. ЮГ достоверно известен уже у щетинохвосток, а ЮГ-чувствительные ткани обнаружены у ракообразных, свидетельствуя о древности и этой гормональной системы [Sehnal, 1984].

Существенно, что насекомые и их предки в природе встречались с экзогенными (фитогенными) аналогами линичного и ювенильного гормонов (соответственно АЛГ и АЮГ) со сходным физиологическим действием (выделение АЛГ более характерно для некоторых водорослей, АЮГ — для хвойных растений). Это позволяет предположить, что гормональная функция ЮГ, как и

экдизона, вторична. Возможно, что его предшественниками были АЮГ, поступавшие с пищей — живыми тканями или, что более вероятно, опадом первых хвойных. Резкое ускорение роста, связанное с потреблением таких веществ, должно было активизировать формирование органов, использовавшихся для их выведения (предшественников *согрома allata*). В то же время выгодность быстрого роста для скрытоживущих ранних возрастов, еще не обладавших достаточно плотной кутикулой, могла привести к закреплению этого эффекта АЮГ. В свою очередь, быстрый рост этих стадий создал предпосылки к тому, что необходимые для образования имаго размеры достигались уже в ранних, мало дифференцированных возрастах. Поэтому более поздние преимагинальные стадии освобождались от необходимости питаться и вести активный образ жизни. Они должны были только продолжать дифференцировку, необходимую для достижения имагинальной стадии. Это позволило им оставаться в укрытиях, где проходила и активная жизнь предыдущих стадий, и, возможно, уже тогда выработать дополнительные защитные механизмы (коконы и др.), возможные в результате утраты подвижности. С прекращением роста этих стадий отпала и необходимость в линьках и они смогли все сконцентрироваться в последнем личиночном возрасте, а позднее в его конце — в предкуколке. Отсутствие поступления АЮГ с пищей в результате афагии этих стадий и при его интенсивном выведении из организма могло закрепить механизм дифференцировки имагинальных тканей в отсутствие АЮГ. Формирование некоторых специфических имагинальных органов (например, гонад) также начиналось еще до возобновления питания, т.е. в отсутствие АЮГ. Необходимость поступления пластических веществ в период созревания половых продуктов вызывала возобновление активного питания имаго и новое поступление АЮГ с пищей, в результате чего закрепилась их гонадотропная функция. Этот примитивный механизм разделения фаз онтогенеза, связанный с моментами поступления пищи, необходимо должен был совершенствоваться с возникновением системы гормонов метаморфоза и ее эволюцией. При этом АЮГ, поступающие с пищей (как и экдизоиды), могли стать моделью, а может быть отчасти и материалом для создания собственного гормона сходной природы. Прилежащие тела из органов выведения АЮГ превратились в источник ЮГ, а функция его выведения целиком перешла к мальпигиевым сосудам.

В целом можно согласиться с В.Н. Новаком [Novak, 1975], что именно появление ювенильного гормона, совершенствование структур и механизмов его выработки и элиминации из организма и четкая синхронизация этих процессов с этапами морфогенеза обусловили современный расцвет класса насекомых. Повидимому, определяющим здесь было не столько появление ЮГ (которое предшествовало возникновению голометабола и даже крылатых насекомых вообще), а отработка механизмов взаимодействия всей гормональной системы рационализации онтогенеза в неразрывной связи с экологическими (разделение функций между личинкой и имаго) и морфологическими (перекombинация этапов морфогенеза и питания, и роста) эволюционными перестройками. Именно сама рационализация онтогенеза и явилась тем ароморфозом, который привел к современному расцвету высших голометабола. Сравнительно высокая лабильность и обратимость этого регулятивного механизма (по сравнению с изменением генокода) и легкость его закрепления сделали его весьма быстрым и эффективным эволюционным агентом, результаты действия которого мы нередко наглядно наблюдаем у представителей близко родственных групп (например, у видов одного рода). Однако, как мы видим, они прослеживаются и на уровне самых крупных групп: отрядов, когорт и даже класса насекомых в целом.

ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ИМАГО

Как мы видели, тонко сбалансированная система гормонов метаморфоза представляет собой механизм, позволяющий насекомым сравнительно легко смещать момент выхода из яйца или из куколки на более ранние или более поздние морфогенетические стадии. Такой способ перестройки онтогенеза обеспечивает весьма полную рекапитуляцию в скрытых периодах онтогенеза признаков ранее сконцентрировавшихся в них стадий. Это объясняется переходом в яйцо, предкуколку и куколку сразу комплекса признаков ранее свободной стадии с сохранением в общих чертах ее системы морфогенетических корреляций. В случае анаболии это означает сохранение той же системы корреляций у вновь возникающей в результате надставки имагинальной формы. Эта новая стадия, появляющаяся как бы "сверх программы", представляет собой следующую ступень дифференцировки структур, активно развивавшихся в определенном направлении перед имаго у предковой формы. Например, у насекомого незадолго до момента выхода из куколки уже завершено развитие ног и крыльев, но происходит интенсивная дифференцировка гениталий в ходе выработки механизмов репродуктивной изоляции (состояние, описанное выше для многих стафилинид). Если момент прекращения дифференцировок в куколке и выхода имаго запаздывает по сравнению с нормой, то изменение формы, обусловленное продолжением этой дифференцировки в уже начавшемся направлении, но дальше нормы, претерпят именно гениталии, а не ноги или крылья. Именно такое положение вещей наблюдается в настоящее время в ряде интенсивно эволюционирующих групп, где описывается множество видов двойников, различающихся почти исключительно по строению гениталий. Изменение под действием аналогов ЮГ именно признаков видового ранга (хетотаксии, опушения, специализированных склеритов наружных гениталий), которые дифференцируются в куколочном развитии последними, описано для *Drosophila melanogaster* [Ashburner, 1970].

Изменением баланса гормонов метаморфоза можно, как уже говорилось, объяснить и обратную направленность тех же процессов, т.е. более раннее (по сравнению с наблюдавшимся у предковой группы) прекращение дифференцировок в покоящейся стадии. Это означает переход к свободному имагинальному состоянию стадий, ранее скрытых в куколке. Для имагинальной стадии голометабола это приводит (в сочетании с более ранней дифференцировкой половой системы и наружных гениталий) к появлению неотенических¹³ форм.

Неотения как один из способов упрощения длительного развития, а также как способ известной деспециализации ряда структур, позволяющей их дальнейшее развитие в новом направлении, очень широко распространена у насекомых. Факты вторичного упрощения строения, носящего характер неотении, широко известны для самок многих групп [Махотин, 1936: 1940; Федотов, 1939; Ежиков, 1953б; Давыдова, 1965, 1966, 1968; White, Lamb, 1968; Novak, 1975; и др.]. Неотеническое происхождение имеют некоторые случаи полиморфизма, в частности крылового полиморфизма у клопов [Wigglesworth, 1954, 1969a; Novak, 1975; и др.], а также кастового полиморфизма у общественных насекомых [Kaiser, 1955; Brian, 1965; Springetti, 1970; Lüscher, 1961, 1969, 1972; и др.].

Правда, многие авторы, описывающие случаи появления личиночных или

¹³ Термин "неотения" здесь используется в своем более широком значении [Novak, 1975 и др.], означая прекращение преимагинального развития и наступление половой зрелости на стадии, морфогенетически более ранней, чем у предков. Оно соответствует понятию "педоморфоза" в смысле Дж. Гулда [Gould, 1977], т.е. включает и "неотению", и "прогенез", по терминологии этого автора.

куколочных признаков у имаго, склоны трактовать это явление как вторичную редукцию, связанную с упрощением образа жизни. Это часто не вполне объяснимо экологически, поскольку например, у общественных насекомых, где неотенические признаки проявляются у рабочих особей или солдат, эти последние ведут гораздо более активный, чем половые особи, образ жизни, связанный с выполнением разнообразных функций. Неясны и экологические предпосылки возникновения неотенического черт у самок ряда высших групп насекомых, поскольку именно на них лежит функция заботы о потомстве, которая в целом у насекомых представляет собой мощнейший стимул для усложнения поведения и связанного с этим морфофизиологического и общего прогресса группы (см. далее). Сравнительно близка к нашей точка зрения И.И. Ежикова [1953а, С. 168], согласно которому, "чем более значительна степень редукции органов, тем с более ранних стадий должны начинаться явления недоразвития и дегенерации и тем большие размеры должна приобрести и коррелятивно вызываемая эмбрионизация". Однако И.И. Ежиков рассматривает имагинальное состояние как нечто стабильное, морфогенетически равноценное у всех групп насекомых. Сохранение у имаго личиночных признаков он считает результатом ретардации, у одних признаков вызванной сокращением их функций, а у других — коррелятивной связью с первыми ("коррелятивная эмбрионизация"). Однако в ряде случаев, например, у описанной Д.М. Федотовым [1939] самки бабочки чехлоноски *Pachytelia*, у имаго сохраняется полный набор ювенильных признаков, что невозможно считать результатом вторичной редукции даже по теории вероятности. Гораздо естественнее предположить здесь, напротив, ускорение в развитии немногих признаков, связанных с размножением, на фоне сохранения более раннего ювенильного состояния остальных структур в результате все более раннего выхода из куколки, т.е. типичный случай неотении. Такой механизм упрощения гораздо более экономичен, чем вторичная редукция. Благодаря большей легкости гормональной регуляции (см. выше) он значительно более вероятен, чем "коррелятивная эмбрионизация".

Детальное исследование явлений неотении, как и анаболии, не было задачей нашей работы, посвященной преимущественно перестройкам личиночной стадии насекомых. Однако ряд конкретных фактов, полученных в работе, свидетельствует в пользу такой гипотезы вторично упрощенных имагинальных форм многих групп. Неотенией легко объясняются факты независимого появления сходных признаков в строении гениталий, что прослежено нами на примере стафилинид. Таково, например, параллельное возникновение вильчатой парамеры в разных группах рода *Philonthus* при том, что соседние виды той же группы имеют цельную парамеру. Так же могут объясняться описанные выше факты перестройки эдеагуса внутри рода *Lathrobium*. Наконец, внешняя личинковидность целой трибы *Xantholinini*, особенно подтрибы *Xantholinina*, связанная с узкой специализацией к скрытому образу жизни [Тихомирова, 1966, 1967, 1973; Tichomirova, 1971; и др.], также легко объясняется неотеническим происхождением этих форм. Крайне специализирован генитальный аппарат самцов этой трибы. Его главным диагностическим признаком и действующим механизмом является сложно устроенный "внутренний мешок", выворачивающийся при копуляции. Такой эдеагус мог возникнуть в результате филогенетического развития в новом направлении благодаря неотеническому упрощению наружных гениталий: эти формы имеют очень короткий пенис и крошечные слабые разделенные параметры, что соответствует очень раннему этапу дифференцировки гениталий других *Staphylininae* (прослежено у *Philonthus*). Явно неотеническое происхождение имеют обитающие в морских водорослях на океанском побережье жуки *Nadropinus fossor* [Тихомирова, Филатов, 1979]. Они почти неотличимы от личинок

по мелким деталям поведения и общей моторике. Это говорит о чрезвычайной близости не только внешнеморфологических признаков, но даже мускулатуры и характера ее иннервации. Наконец, магистральный путь эволюции всего семейства стафилинид тесно связан с проявлениями неотении, независимо возникающей в его обеих главных филогенетических ветвях и даже внутри каждого подсемейства (кроме, может быть, *Tachyporinae*). Явно неотетическими являются целые трибы (*Osoiriini*, *Oxytelini*) и даже подсемейства (*Leptotyphlinae*). Это же характерно в разной степени для большинства семейств стафилиноидной серии, а также для многих *Cantharidoidea*. Ряд неотетических признаков (более гомомное основание брюшка, крупные коксы, удлинённая щупиковидная галера максилл) имеют жуки подотряда *Adephaga*. Сопоставление их с признаками ювенильных форм, выделенных из куколки *Polyphaga* (*Tenebrio molitor*), лишенных этих признаков на имагинальной стадии, указывает, что тип строения *Adephaga* мог образоваться посредством некоторой ювенилизации имагинальной стадии. Ювенильными признаками нередко отличаются и целые отряды, например верблюдки. Особенно характерна неотения для паранеоптер, где она целиком охватывает несколько отрядов (пухоеды, вши), и в той или иной форме характерна для большинства групп остальных отрядов.

ИЗМЕНЕНИЕ УРОВНЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ЛИЧИНОК И ГИПОТЕЗА БЕРЛЕЗЕ-ЕЖИКОВА

В случае личинок признание смещения момента выхода из яйца на более раннюю морфогенетическую стадию в качестве эволюционного механизма возвращает нас к гипотезе А. Берлезе и И.И. Ежикова [Berlese, 1913, Jeschikov, 1929] об эмбриональном происхождении личинок голометабола. Эта гипотеза, истоки которой связаны со взглядами Гарвея, Сваммердама и Люббока, в первой половине нашего столетия была почти общепринятой, но впоследствии неоднократно подвергалась критике и была последнее время практически оставлена энтомологами.

Согласно взглядам А. Берлезе [Berlese, 1913], впоследствии несколько детализированным Иммом [Imms, 1937], личинки насекомых с полным превращением могут выходить из яйца на одном из трех последовательных уровней эмбриональной дифференцировки: протоподном, полиподном и олигоподном, что и объясняет морфологические различия личинок этих групп. Протоподные личинки некоторых паразитических наездников характеризуются неполной сегментацией тела или при полной сегментации отсутствием придатков. Полиподный тип выделен по наличию брюшных ног и по этому признаку к нему отнесены все личинки, имеющие брюшные ноги, в том числе гусеницы и личинки пилильщиков. В действительности, как уже говорилось, это неверно, поскольку по остальным признакам (расчленение туловищных сегментов, антенн, щупиков и грудных ног) эти личинки соответствуют той же (а личинки многих пилильщиков даже более поздней) морфогенетической стадии, что и личинки большинства жуков, отнесенных к олигоподному типу. Олигоподный тип личинок характеризуется наличием трех пар грудных ног и отсутствием брюшных и свойствен личинкам жуков, сетчатокрылых, верблюдок. Безногие личинки мух и некоторых жуков по Берлезе—Иммосу представляют собой высокоспециализированные дериваты олигоподного типа, что также неверно. В действительности личинки высших двукрылых, как показали наши эмбриологические исследования, выходят из яйца на очень ранней морфологической стадии, сравнимой с протоподными личинками высших перепончатокрылых, личинки большинства двукрылых соответствуют истинным полиподным формам и лишь немногие личинки

Nematocera могут быть сопоставлены с самым началом олигоподной стадии других групп (например, жуков).

И.И. Ежиков [Jeschikov, 1929, 1938; Ежиков, 1936а,б, 1939 а,б, 1953 и др.] подкрепил эту гипотезу данными о разном количестве питательного желтка в яйце у насекомых с полным и неполным превращением и об отсутствии его в яйцах наездников, выходящих на протоподной стадии. Он же детально проследил глубоко эмбриональные черты протоподных личинок некоторых наездников: полное дробление яиц, отсутствие зародышевой полоски и зародышевых оболочек, тело, разделенное только на головогрудь и брюшко, присутствие лишь головных и одной пары грудных конечностей, неполную сегментацию груди, отсутствие соединения средней кишки с задней, а также нервной системы, неполное отделение мезодермальных органов от бластодермы, частично сегментированную полость тела, отсутствие органов дыхания и кровообращения [Ежиков, 1939а]. И.И. Ежиковым отмечен очень важный момент: все более ранняя дифференцировка зачатков и увеличение детерминированности развития прогрессируют с развитием полного превращения (т.е. в нашем понимании с дезэмбрионизацией развития). И.И. Ежикову принадлежит термин "постолигоподная стадия", которым определяются поздние стадии эмбриогенеза насекомых с неполным превращением, более дифференцированные, чем олигоподные личинки голометабола.

Некоторые трудности практического применения этой гипотезы связаны с перечисленными ошибками в определении уровня эмбриональной дифференцировки, соответствующего личинкам отдельных групп и с поверхностностью некоторых аналогий. Однако большинство возражений против гипотезы Берлезе—Ежикова касается самой возможности сопоставления личиночной морфологии со стадиями эмбриогенеза других групп. Считается невозможным рассматривать дезэмбрионизацию как механизм морфологического упрощения личинок голометабола, хотя, как уже говорилось, эмбрионизация онтогенеза гемиметабола общепринята, а роль дезэмбрионизации в образовании протоподных личинок некоторых наездников признается большинством авторов. Рассмотрим кратко основные полемические моменты, связанные с этой гипотезой, подчеркиваемые разными авторами.

Хорошо аргументированы морфологические возражения Хинтона [Hinton, 1948, 1955], которые, по-видимому, в наибольшей мере способствовали отходу от нее современных энтомологов. Исследовав брюшные ноги личинок групп *Panoptoidea* (*Trichoptera*, *Mecoptera*, *Lepidoptera*, *Siphonaptera*, *Diptera*), Хинтон пришел к выводу, что во всех этих группах они представляют собой вторичные образования и не гомологичны не только брюшным придаткам полиподной стадии ортоптероидных насекомых, но даже и друг другу. Правда, нужно сказать, что простое внешнеморфологическое несходство структур личинок никак не может быть свидетельством против их гомологии. Так, например, бугорки на груди личинок долгоносиков, хорошо заметные перед окукливанием, нисколько не напоминают длинную, расчлененную и вооруженную двумя коготками ногу личинки жуелицы и тем не менее, как это прослежено нами эмбриологически, вполне ей гомологичны. Однако очень существенно (факт, не отмеченный Хинтоном), что личинки большинства из перечисленных групп по всем остальным признакам (кроме наличия брюшных ног) вовсе не находятся на одном и том же уровне морфологической дифференцировки, соответствующем полиподной стадии эмбрионов полинеоптер. Если близкими по уровню дифференцировки к этому типу можно считать имеющих брюшные ноги личинок двукрылых и блох, то личинки *Mecoptera* уже приближаются по расчленению остальных придатков к типичным олигоподным личинкам. Гусеницы и личинки ручейников еще более диф-

ференцированы, чем личинки Mecoptera, а личинки некоторых пилильщиков уже значительно превышают по уровню дифференцировки щупиков и антенн всех типичных олигоподных (включая карабондных) личинок. Нетрудно видеть, что во всех группах, где возникают (действительно вторично, как указывает Хинтон) брюшные ноги, они биологически полезны либо из-за недоразвития и слабости грудных, либо при специализации к обитанию на растениях. Они позволяют животным лучше фиксироваться на качающихся стеблях и листьях, противостоят сдуванию ветром и смыванию дождевой водой. По нашему мнению, появление этого признака у большинства групп голометабола представляет собой ретардацию — задержку редукции эмбрионального зачатка до морфологически более поздней стадии, чем полиподная, на которой она появляется у гемиметабола, в связи с биологической полезностью этого органа для личинок. Такая гетерохрония могла возникать многократно и совершенно независимо в разных группах. Это, как справедливо указывает В. Новак [1961], не означает противоречия закону Долло, поскольку зачатки брюшных конечностей, потенциально способные к дальнейшей дифференцировке, в эмбриогенезе сохраняются во всех группах (как имеющих брюшные ноги, так и лишенных их). Более того, именно легкость появления этого признака во всех случаях, когда он оказывается биологически полезным, указывает на наличие единого легко реализуемого механизма, управляющего возникновением брюшных ног у личинок. Можно предполагать, что таким механизмом является задержка редукции зачатков до более поздних стадий и их развитие в новом направлении. Это развитие тем более выражено, чем дальше по уровню морфогенетической дифференцировки находятся личинки данной группы от типичной полиподной эмбриональной стадии. Так, брюшные ноги личинок високрылок, бабочек и пилильщиков в большинстве своем более сложно устроены и сильнее дифференцированы, чем у блох и двукрылых. Явно не гомологичны брюшным конечностям ползательные валики личинок высших двукрылых, которые из-за крайней дезэмбрионизации развития выходят из яйца на стадии, предшествующей моменту закладки брюшных конечностей у предков. Таким образом, интересные фактические данные, приводимые Хинтоном, на наш взгляд не только не противоречат представлению об эмбриональной природе личинок высших голометабола, но и находят в нем свое наиболее простое объяснение. Вместе с тем они указывают на одну из частных ошибок Берлезе и Иммса: признание высоко дифференцированных личинок бабочек, ручейников, пилильщиков, вислокрылок и скорпионниц соответствующими полиподной эмбриональной стадии предков, что, как показывают наши морфологические и эмбриологические данные, в действительности неверно.

Д.М. Штейнберг [1950. С. 274] указывает, что «эволюция личинок насекомых происходила в направлении обособления все большего количества имагинального материала на ранних стадиях эмбриогенеза, превращения личинок в специализированных "кормилок" накапливающих питательных веществ для жизнедеятельности взрослой фазы. В этой связи представляется совершенно необоснованной развитая Берлезе и Ежиковым теория, согласно которой безногих личинок двукрылых и перепончатокрылых следовало бы считать наиболее примитивными, гомологичными ранним эмбриональным стадиям насекомых с неполным превращением». Оставляя пока в стороне вопрос о соотношении понятий филогенетической и эмбриональной примитивности, который будет рассмотрен в конце раздела, остановимся на вопросе о более ранней детерминации имагинального материала в онтогенезе голометабола. Дело в том, что именно сам факт присутствия в теле личинок высших голометабола большого количества эмбрионального материала гораздо легче объяснить эмбриональной природой этих личинок, чем вторичной деспециализацией ранее

специализированных личиночных или даже нимфальных тканей. Например, пришлось бы признать превращение функционирующей гиподермы крыла нимф насекомых с неполным превращением в эмбриональную ткань имагинального диска голометабола. Что касается обособления будущего материала имагинальных дисков от личиночного, то оно происходит в эмбриогенезе лишь незадолго до вылупления. Различия в способе роста того и другого материала, определяющие их соотношение у личинки, связаны с балансом гормонов метаморфоза. Поэтому они могут проявляться, лишь когда гормональная система эмбриона уже сформирована и действует, т.е. перед выходом личинки. Именно поэтому группы, у которых наблюдается наибольшая концентрация эмбрионального материала в имагинальных дисках (высшие Hymenoptera и Diptera), имеют и наиболее просто устроенных личинок, наименьшее количество желтка в яйце и наиболее укороченный простой эмбриогенез. В этих же группах наиболее резко выражен рост личиночных тканей путем увеличения размеров клеток, т.е. узкая специализация к личиночному существованию и последующему отмиранию при метаморфозе относительно меньшего количества эмбрионального клеточного материала. Таким путем, видимо, достигается уменьшение энергетических затрат на клеточную дифференцировку тканей, подлежащих уничтожению, т.е. рационализация онтогенеза.

С этих позиций гораздо легче объясняются и общие направления развития регулятивных потенций насекомых, которые описываются самим Д.М. Штейнбергом в той же работе. Так, почти полное отсутствие у насекомых с неполным превращением способности к регенерации крыльев при хорошей способности к регенерации ног автор объясняет тем, что ноги филогенетически старше крыльев и в отличие от них уже успели выработать специальные приспособления к регенерации. Однако вряд ли промежуток времени, который имели в своем распоряжении крылья этих групп, можно считать недостаточным для выработки такой способности, тем более что ею обладают крылья многих голометабола. Эти факты лучше объясняются тем, что ноги, закладывающиеся всегда на ранней эмбриональной стадии, обладают способностью регенерировать из неспециализированной гиподермы. Напротив, крылья появляются в эмбриогенезе насекомых с неполным превращением гораздо позже ног, а у многих групп уже на свободной личиночной или даже нимфальной стадии. Следовательно, они образуются из более специализированного участка гиподермы, что и затрудняет их регенерацию при удалении этого участка. Таким образом, факт возникновения крыла в филогенезе уже как мозаичной структуры, отмеченный, но не объясненный Д.М. Штейнбергом, может быть связан с его онтогенетически более поздним появлением. Выработку у личинок насекомых с полным превращением (жуков, более примитивных семейств бабочек и др.) способности к регенерации крыльев за счет гиподермы Д.М. Штейнберг объясняет тем, что крылья у них оказались биологически полезным органом. Однако биологическая полезность крыльев очевидна и для насекомых с неполным превращением, у которых такой способности не выработалось. Гораздо легче представить себе, что появление в онтогенезе голометабола второго покоящегося периода (предкуколки и куколки), в котором концентрировались все крылатые и часть бескрылых возрастов, позволило этим насекомым сдвинуть закладку крыльев на онтогенетически более раннюю стадию. В результате они стали возникать из менее специализированной гиподермы и приобрели способность к регенерации в отсутствие имагинального диска. Последующую утрату способности к регенерации у личинок высших групп голометабола Д.М. Штейнберг совершенно справедливо связывает с односторонней специализацией личиночной гиподермы, которая утрачивает способность образовывать имагинальные структуры в связи с ранним обособлением имагинального материала. Однако сами эти обособление и специализацию

гораздо легче представить себе как результат дезэмбрионизации развития, т.е. перехода к различному способу дифференцировки имагинальных и личиночных тканей на все более ранних онтогенетических стадиях. Далее Д.М. Штейнберг описывает факты лучшей регенерации частей крыла за счет соседних участков имагинального диска (в отличие от рассмотренных случаев регенерации всего крыла за счет окружающей гиподермы) у бабочек и двукрылых по сравнению с жуками. Он объясняет их тем, что у бабочек и мух в филогенезе происходило постепенное погружение диска крыла внутрь тела. Оно сопровождалось его дедифференцировкой и вторичным превращением в эмбриональную ткань, приобретающую широкую способность к регуляции. В то же время наружные или свободные диски крыльев жуков еще в малой степени затронуты дедифференциацией. Однако процесс вторичного превращения специализированной ткани зачатка крыла в эмбриональную, постулируемый для бабочек и мух, сложен и энергетически невыгоден. Скорее здесь имеет место все более ранняя детерминация зачатка крыла в онтогенезе, когда все ткани гипотермы еще эмбриональны и имеют более широкие регуляционные возможности.

В.Б. Уигглсуорс [Wigglesworth, 1954 и др.] противопоставляет гипотезе об эмбриональной природе личинок голометабола свою точку зрения о том, что метаморфоз представляет собой лишь частный случай полиморфизма. По его мнению, формы полиморфизма многообразны и включают различия между молодыми и взрослыми особями, между самцами и самками, между экологическими расами, между кастами общественных насекомых, между генерациями, сменяющими друг друга при чередовании поколений. Полиморфный организм заключает в себе потенциальную возможность реализации любой из его различных форм, которая может определяться как генетическим складом, так и условиями среды.

В настоящее время общепринята более узкая трактовка понятия "полиморфизм", включающая морфологические или иные различия между разными экземплярами или популяциями животных одного вида, находящимися на одной и той же онтогенетической стадии. Однако даже если принять трактовку В.Б. Уигглсуорса и называть различия имаго и личинки одного и того же индивидуума (т.е. полиэйдизм в смысле Люббска) полиморфизмом, то в той же мере можно считать реализацией потенциальных морфологических возможностей полиморфного организма выход из яйца на более ранней стадии, поскольку любая морфогенетическая стадия, присутствующая в онтогенезе, может рассматриваться как потенциально возможная для проявления в свободном состоянии. Иными словами, представления В.Б. Уигглсуорса не только не противоречат гипотезе Берлезе—Ежикова, но и находят в ней единственный реальный механизм проявления такого полиморфизма.

Упоминая о том, что гипотеза Берлезе—Ежикова противоречит концепции роста насекомых и данным физиологии, В.Б. Уигглсуорс этого никак не аргументирует. В то же время разработанная преимущественно им и его школой концепция гормональной регуляции метаморфоза доставляет наиболее убедительные данные в пользу эмбрионального происхождения личинок голометабола, позволяя объяснить незначительные смещения момента выхода из яйца, накапливающиеся в филогенезе, изменением баланса гормонов метаморфоза. Это простой и лабильный и в то же время всеобщий (поскольку гормоны метаморфоза и характер их взаимодействия одинаковы у разных групп насекомых) механизм, с помощью которого могут осуществляться процессы эмбрионизации и дезэмбрионизации. Как мы видели, именно с помощью воздействия АЮГ на организмы, находящиеся в состоянии интенсивной дифференцировки (предкуколку и куколку), получены формы, рекапитулирующие когда-то свободные стадии предков. Это позволяет более определенно говорить о явлениях эмбрионизации

и дезэмбрионизации, как об эволюционных тенденциях класса насекомых. В.Б. Уигглсуорс указывает на существование двух различных типов дифференцировки: с одной стороны, крыльев и гоноподий под контролем экдизона и с другой — типа кутикулы и общей формы тела под контролем ЮГ, что было показано им на *Rhodnius* [Wigglesworth, 1959], а еще ранее на *Locusta* [Halbwachs et al., 1957]. Однако это совершенно не означает независимости дифференцировки личиночных и имагинальных признаков друг от друга, поскольку именно согласованное действие всей системы гормонов метаморфоза является тем необходимым механизмом, который обеспечивает прогрессирующую рационализацию онтогенеза насекомых.

Совершенно справедливы возражения Э.О. Пояркова [1914] против гомологизации куколки насекомых с нимфальными возрастами предков, разделяемые многими авторами [Hinton, 1948; Snodgrass, 1954; Wigglesworth, 1954; и др.]. Э.О. Поярков указывает на отсутствие в ходе куколочного развития листоедов стадии, соответствующей нимфам насекомых с неполным превращением и рассматривает куколку как гомолог второй имагинальной стадии. Факт гомологии куколки не с нимфальными, а с имагинальными стадиями подтверждается и нашими экспериментальными данными для *Tenebrio*. Однако стадия, сходная с нимфой насекомых с неполным превращением, выделена нами из предкуколки *Tenebrio* (а также ос, высших двукрылых и других насекомых), так что нельзя сказать, что она исчезла из онтогенеза голометабола.

Возражения И.В. Кожанчикова [1946] касаются в основном физиологических отличий куколки от всех остальных фаз развития других насекомых. Это заставляет автора считать куколку чем-то особым, возникшим в эволюции голометабола совершенно самостоятельно и не гомологизируемым ни с какими стадиями других насекомых. В первую очередь это U-образная кривая потребления кислорода в течение куколочного развития и отсутствие в этот период в организме ЮГ. Как показали наши данные по изучению онтогенеза *Tenebrio*, в его куколочном развитии формируются две морфологически оформленные стадии — субимагоидная и имагинальная. При воздействии аналогов ЮГ на предкулолку и ранних куколок момент смены этих стадий даже маркируется вставочной линькой. Поэтому вполне можно предположить, что и в нормальном онтогенезе в период смены этих стадий в куколке происходят некоторые физиологические процессы, характерные для линек, в том числе общеизвестный эффект понижения интенсивности дыхания. Что же касается факта отсутствия у куколки ЮГ (факт, приводимый И.В. Кожанчиковым для доказательства физиологической исключительности куколки), то, по нашему мнению, именно выработка механизма быстрой и полной элиминации ЮГ из организма в нужное время и позволила голометаболам объединить в двух покоящихся стадиях (предкуколке и куколке) большое количество ранее свободных личинок, нимфальных и имагинальных стадий, приведя к возникновению полного превращения. Таким образом, представления И.В. Кожанчикова о специфичности стадии куколки несколько не противоречат мнению о перестройках онтогенеза (в том числе и дезэмбрионизации по Берлезе—Иммсу) как механизме эволюции насекомых.

Возражения Р.Е. Снодграсса [Snodgrass, 1954] связаны преимущественно с не вполне удачной формулировкой И.И. Ежикова, согласно которой личинка насекомых с полным превращением — это "перешедший к свободному образу жизни эмбрион". Как указывает В. Новак [1961], эти возражения легко снимаются, если вместо слова "эмбрион" употребить выражение "морфогенетическая стадия, соответствующая эмбриональному состоянию предковых групп". Невозможность выполнения ранним эмбрионом активных функций личинки, на которую указывает также А.Г. Шаров [1959], очевидна. Однако дезэмбрионизация развития,

конечно, прогрессировала постепенно, путем незначительных сдвигов момента вылупления каждый раз лишь на чуть более раннюю стадию. Как мы видели при рассмотрении позднего эмбриогенеза жуков, дифференцировка личиночных органов в это время уже почти завершена. Поэтому незначительный сдвиг момента вылупления не противоречит возможности активного существования личинки, тем более что тенденция к дезэмбрионизации связана с прогрессирующим упрощением ее образа жизни. Обычно личинки крайне дезэмбрионизованных групп живут в пищевом субстрате: в тканях растений, как, например, у долгоносиков, усачей, златок и других просто устроенных личинок жуков; в разлагающихся органических веществах, как у высших двукрылых; за счет пищи, заготавливаемой взрослыми насекомыми или внутри тканей хозяина, как у перепончатокрылых. Одно из более конкретных возражений Р.Е. Снодграсса состоит в том, что у насекомых с неполным превращением крылья никогда не развиваются у эмбрионов. Однако и у большинства голометаболов в течение всего собственно личиночного развития крылья существуют лишь в виде групп недифференцированных эмбриональных клеток. Интенсивное развитие дисков крыльев происходит в предкуколке ("фаратной куколке" Дж. Хинтона [Hinton, 1958]), которая лишь помещается в шкурке личинки последнего возраста, но по существу уже не является личинкой (см. выше). В противоположность личинке это стадия интенсивной дифференцировки, проходящей в отсутствие ювенильного гормона, морфологически аналогичная нимфальным возрастам насекомых с неполным превращением (которые обычно уже имеют развитые крылья). Интенсивная дифференцировка крыльев (и ряда других имагинальных органов) у личинок некоторых крайне специализированных наездников [Иванова-Казас, 1952, 1961] возникает вторично в связи с крайним упрощением активных функций личинки, уже не препятствующих морфогенезу [Расницын, 1965]. В этом случае личинка вторично объединяет в себе стадии, соответствующие большей части эмбриогенеза (поскольку она вылупляется из яйца на крайне ранней "допротоподной" стадии), личиночному и нимфальному периодам развития предковых групп. Зачатки же крыльев личинок остальных голометаболов ничуть не более дифференцированы, чем у эмбрионов тех из гемиметаболов, нимфы которых выходят из яйца с зачатками крыльев. Правда, существует факт, не отмеченный Р.Е. Снодграссом, который предполагает, что личинки всех насекомых находятся на одном и том же уровне морфологической дифференцировки. Дело в том, что у личинок продвинутых групп голометаболов (высших Hymenoptera и Diptera) зачатки крыльев появляются на морфогенетически гораздо более ранней стадии, чем в эмбриогенезе насекомых с неполным превращением. Однако здесь мы сталкиваемся с явлением гетерохронии, порожденной как прогрессивным развитием этого органа у голометаболов (в связи с более интенсивным полетом), так и появлением в их онтогенезе второго покоящегося периода интенсивной дифференцировки, где гетерохронии могут происходить быстрее и в большем масштабе, чем при активном образе жизни всех последовательных морфогенетических стадий. При этом упрощенный образ жизни личинок, во многом напоминающий существование в яйце, позволяет сдвинуть момент закладки и даже частично рост крыльев (а также гениталий) на еще более ранние морфогенетические стадии, отвечающие личинке, а в отдельных случаях даже эмбриону этих высших групп. Существование, что в изученных случаях (преимущественно у позвоночных) такие сдвиги момента закладки прогрессирующего органа на более ранние стадии, т.е. акцелерации в смысле Е. Менерта [Mehner, 1898], более обычны именно в эмбриогенезе (возвращаясь к последнему возражению Р.Е. Снодграсса), чем на свободных онтогенетических стадиях.

Свое представление о нимфальном происхождении личинок голометаболов Р.Е. Снодграсс аргументирует, в частности, тем, что личинки более примитивных

групп — Megaloptera, Raphidipoptera, Neuroptera, ряда Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae и Dermestidae¹⁴) наиболее сходны с нимфами и имаго насекомых с неполным превращением (в том числе по действительно очень существенному признаку — наличию парных коготков). Однако характерно, что личинки перечисленных групп (кроме кожеедов) по сравнению с другими личинками голометабола находятся на весьма высоком уровне морфологической дифференцировки, соответствующем наиболее позднему выходу из яйца, т.е. обладают наименее дезэмбрионизованным развитием. При этом поскольку тенденция к дезэмбрионизации прогрессирует внутри группы голометабола, то менее всего она должна быть развита именно в более примитивных группах. Поэтому сходство перечисленных групп личинок с нимфами гемиметабола (которое, помимо признаков, перечисленных Р.Е. Снодграссом, проявляется еще в ряде существенных моментов: расчленении ротовых частей и конечностей, обособлении плевральных элементов брюшка и т.д.) лучше всего объясняется именно с позиций гипотезы Берлезе—Ежикова.

Возражение Р.У. Снодграсса, касающееся отсутствия у эмбрионов периодических линек, свойственных личинкам голометабола, опровергается нахождением у насекомых как с полным, так и с неполным превращением эмбриональных линек [Поливанова, 1972]. Кроме того, линьки необходимы лишь при интенсивном росте на стадиях имеющих твердую кутикулу, и быстро элиминируются из онтогенеза в случаях, когда или не происходит роста (утрата большинством насекомых имагинальных линек, свойственных Thysanura, Ephemeroptera и ископаемым Protoblattodea и Paraplecoptera [Шаров, 1959]), или когда рост может происходить без образования кутикулы (как в эмбриогенезе). Поэтому даже в группах, развитие которых явно сильно эмбрионизовано (например, у полинеоптер), эмбриональные линьки сильно редуцированы. По-видимому, именно присутствие эмбриональных линек даже у тех групп, к которым вряд ли приложимо представление об эмбрионизации развития [Поливанова, 1982], указывает на то, что они не являются остатком когда-то существовавших в филогенезе реальных линек. Скорее это, напротив, механизм подготовки развивающегося организма к будущим линькам, этапы становления нужной периодичности всех связанных с линькой физиологических процессов, обусловленные постепенным развитием у эмбриона гормональной системы метаморфоза. Эти эмбриональные линьки, по нашему мнению, как раз и представляют собой один из механизмов возникновения дезэмбрионизации в результате превращения последней из таких подготовительных линек в реальную личиночную линьку. Это уменьшает сложность возникновения линьки у эмбриональной стадии, на которую справедливо указывает Р.Е. Снодграсс. Таким образом, этот аргумент, приведенный Р.Е. Снодграссом против гипотезы эмбрионизации, в настоящее время с развитием физиологии эмбриогенеза насекомых становится аргументом в ее пользу.

Резко негативно отношение к этой гипотезе А.Г. Шарова [1957], возражения которого сводятся преимущественно к двум моментам. Во-первых, А.Г. Шаров считает, что если бы в филогенезе наблюдалось тормозящее влияние ЮГ на определенных стадиях эмбрионального развития, вызывающее дезэмбрионизацию, то такого же рода торможение должно было бы наблюдаться и в эмбриогенезе современных голометабола. "В действительности никакой приостановки развития эмбриона у Holometabola не наблюдается и во всех случаях эмбрион продолжает развиваться вплоть до момента выхода из яйца" [Шаров, 1959. С. 62]. Однако понятно, что и в прошлом и теперь, если эволюция в каких-

¹⁴ При этом Р.Е. Снодграсс, основываясь лишь на габитуальном сходстве, смешивает группы личинок разного уровня дифференцировки — сильфоидных личинок кожеедов и карабондных жуужелиц и Neuroptera.

либо группах продолжает идти в направлении дезэмбрионизации, момент приостановки морфогенезов в яйце как раз и означает вылупление личинки, как прекращение морфогенезов в предкуколке вызывает окукливание, а в куколке — выход имаго. Поэтому в таких случаях должна наблюдаться не приостановка морфогенеза в яйце при продолжении эмбриогенеза, а морфологически более ранний выход личинки из яйца. Понятно, что в случаях, не вызывающих резко выраженных уродств, такие одноразовые изменения должны быть очень незначительными и просто не могут быть замечены без специальных исследований.

Второе более серьезное возражение состоит в том, что и полное и неполное превращение независимо произошли от протометаболии тизанурообразных предков, неполное — путем имагинизации ранних стадий онтогенеза, вызванной переходом всех возрастов к открытому существованию, а полное — в результате их же изменения при специализации, напротив, к более скрытому образу жизни, чем у предков, тогда как имаго, напротив, специализировались к открытому обитанию. Однако, гипотеза о независимом происхождении полного и неполного превращения от типа развития, характерного для бескрылых предков, требует и признания независимого возникновения крыла и полета в этих двух группах. В то же время как детальное совпадение строения и жилкования крыльев, так и современные данные палеонтологии [Расницын, 1980] не подтверждают предположения о столь ранней самостоятельности этих двух ветвей. Более того, палеонтологические данные А.П. Расницына указывают на более раннее отделение от общего филогенетического ствола гриллоновых (полинеоптер в старом понимании), тогда как *Cimiciformes* (паранеоптеры) стоят заметно ближе к *Scatabaeiformes* (олиgoneоптерам), чем к гриллоновым, т.е. гемиметаболы вообще не являются естественной группой. Кроме того, причины постулируемой А.Г. Шаровым экологической дивергенции гемии- и голометабола (причем в одном случае всех стадий, а в другом только молодых) остаются непонятными. Совершенно неясен также механизм имагинизации нимф насекомых с неполным превращением и тем более (как уже говорилось) упрощения личинок голометабола, не оставивший, как мы видели, никаких следов в эмбриогенезе этих групп. Если бы, как утверждает А.Г. Шаров, все типы личинок современных голометабола соответствовали одному определенному онтогенетическому уровню развития, то этот уровень, соответствующий состоянию дифференцировки эмбриона перед выходом личинки у предков групп, должен был бы сохраниться в эмбриогенезе всех производных групп голометабола, чего, как мы видели, в действительности не наблюдается.

Это общее возражение целиком приложимо и к взглядам А.А. Захваткина [1953], наиболее строго аргументированным большим числом морфологических фактов. Выводя полное и неполное превращение из археметаболии достаточно древних, но уже крылатых насекомых, А.А. Захваткин указывает на сходство олигоподных личинок голометабола не с эмбрионами полинеоптер, а с низшими *Atelocerata* и особенно с ларвулой поденок. Как уже говорилось, мы полностью присоединяемся к этой точке зрения об исходном для обеих групп типе превращения. Однако приведенные выше фактические данные позволяют отбросить ряд конкретных морфологических возражений А.А. Захваткина против гипотезы дезэмбрионизации. Например, он указывает, что укорочение усиков у личинок голометабола — не эмбриональный признак, так как известно, что в эмбриогенезе эти придатки опережают все остальные. Как мы видели, это справедливо лишь для полинеоптер (прослежено у сверчка), в то время как у голометабола (жуков, перепончатокрылых, двукрылых) рост и особенно дифференцировка антенн в эмбриогенезе заторможены, а происходят в основном в предкуколке. Сильное развитие головных лопастей со зрительными долями, впоследствии дифференцирующимися в сложные глаза, рассматривается А.А. Захваткиным как эмбрио-

нальный признак, несвойственный личинкам голометабола. В действительности он всегда присутствует в развитии последних, но лишь на его ранних эмбриональных стадиях (как, впрочем, и у гемиметабола). В более позднем эмбриогенезе эти лопасти, первыми смыкаясь на дорзальной стороне эмбриона, образуют головную капсулу личинки. Наличие простых глазков, свойственное личинкам голометабола, как справедливо отмечает А.А. Захваткин, — не эмбриональный признак. Однако, если принять нашу точку зрения о том, что глазки — результат преждевременной тканевой и клеточной дифференцировки частей зачатка будущего сложного глаза (в период, когда органоогенетическая его дифференцировка еще не завершена), легко понять, что такая гетерохрония, притом связанная с затратами клеточного материала¹⁵, бессмысленна у эмбриона, не нуждающегося в зрении. Возражение о том, что сохранение претарзуса у личинок несходно с эмбриональным состоянием, снимается, поскольку в эмбриогенезе сверчка нами найдены стадии с выраженным претарзусом. Указание на то, что парность половых путей, характерная для личинок, примитивна, по существу, отнюдь не противоречит и эмбриональной примитивности этого признака. Генитальный аппарат как таковой у всех изученных голометабола начинается формироваться лишь в предкуколке. По-видимому, у эмбрионов указаний на парность половых путей, как и на их непарность, просто не было из-за отсутствия наружных половых органов и кутикулы, на которой были бы различимы гонопоры.

Тот факт, что количество желтка в яйце голометабола нередко превышает его объем у низших насекомых и многоножек, легко объясняется анаморфозом у двух последних групп. Иными словами, их развитие дезэмбрионизовано исходно не менее глубоко, чем у большинства насекомых, выходящих из яйца с полной сегментацией тела. Существенно лишь относительно меньшее количество желтка в яйцах голометабола по сравнению с поли- и паранеоптерами, на которое указывает и сам А.А. Захваткин.

К сожалению, нельзя согласиться и с данными, приводимыми А.А. Захваткиным в пользу эмбриональной природы личинок голометабола. Так, личинки жужелиц, у которых имеются железы, гомологичные эмбриональным плевроподиям, никак не могут рассматриваться как ювенилизированные формы, возникшие в результате дезэмбрионизации развития. Скорее они, напротив, претерпели некоторую эмбрионизацию онтогенеза по сравнению с сифоидными или промежуточными между сифоидными и карабидными личинками первых жуков. Поэтому сохранение у жужелиц плевроподий (которые, кстати говоря, имеются у личинок далеко не всех видов, а лишь у открытоживущих форм рода *Carabus*) скорее должно рассматриваться как случай частичной гетерохронии — ретардации эмбрионального признака со сменой функций (отпугивание врагов). Далее А.А. Захваткин указывает, что девятый брюшной сегмент личинок жуков может соответствовать нерасчленившемуся зачатку девятого-одиннадцатого сегментов, являющемуся, по П.П. Иванову, частью их ларвального тела. Однако во всех изученных нами случаях эмбриогенеза жуков (от имеющих сильно дезэмбрионизованное развитие долгоносиков до наиболее дифференцированных в личиночном состоянии жужелиц) в брюшке эмбрионов сразу образуется десять видимых сегментов, причем девятый сегмент всегда простой. Сложным является десятый членик брюшка эмбриона, впоследствии образующий десятый сегмент личинки (анальную лопасть, подталкиватель) и одиннадцатый сегмент, частично свернутый в проктодеум.

Полемизируя со сторонниками возникновения личинок голометабола путем вторичного упрощения нимф гемиметабола, А.А. Захваткин вслед за А.В. Марты-

¹⁵ Клетки простых глазков претерпевают слишком сильную специализацию и неспособны к пере-дифференцировке при метаморфозе (см. выше).

новым [1938] приводит ряд убедительных доказательств невозможности такого упрощения. Однако надо сказать, что все эти возражения возникают и при попытке объяснить строение личинок некоторых высших голометаболов (*Rhynchophora* из *Coleoptera*, *Aculeata* и *Parasitica* из *Hymenoptera*, высших *Diptera*) морфологическим упрощением форм, подобных ларвуле поденок. В то же время оно легко объясняется дезэмбрионизацией развития, т.е. ювенилизацией личинок примитивных предковых форм голометаболов, которые, по-видимому, действительно были близки по уровню дифференцировки к ларвуле поденок. Такое изменение онтогенеза могло стать возможным благодаря упрощению образа жизни личинок, связанному с развитием в высших отрядах голометаболов заботы о потомстве (см. далее). Отметим, что такой механизм перестройки онтогенеза признается и самим А.А. Захваткиным в применении к протоподным личинкам некоторых наездников. В этом случае дезэмбрионизация развития возникает в связи с паразитизмом, однако и личинки вышеперечисленных групп голометаболов обитают в условиях, не требующих от них сильной дифференцировки, всегда скрыто, причем обычно внутри пищевого субстрата, т.е. при постоянной защищенности и обилии пищи.

Наконец, вернемся к наиболее общему возражению против гипотезы дезэмбрионизации [Штейнберг, 1950; Гиляров, 1957; и др.], согласно которой личинок высших групп голометаболов (высших групп жуков, перепончатокрылых и мух), "следовало бы считать наиболее примитивными, гомологичными ранним эмбриональным стадиям насекомых с неполным превращением" [Штейнберг, 1950. С. 274]. Представляется очевидным, что такая "примитивность" — лишь отражение простоты организации соответствующих этим личинкам эмбриональных стадий предковых групп (которые не существовали у предков в свободном состоянии). Поэтому такая простота организации не может считаться плезиоморфным признаком, определяющим истинную филогенетическую примитивность. Эта "эмбриональная примитивность" нисколько не противоречит продвинутой группам, имеющих таких личинок, если считать, что их эволюция шла в направлении дезэмбрионизации развития.

Таким образом, как можно видеть из приведенного обзора, многочисленные возражения против гипотезы о перестройках онтогенеза путем эмбрионизации и дезэмбрионизации отчасти основаны на некоторых малосущественных фактических ошибках Берлеза и Иммса, исправленных в настоящей работе. Частично эти возражения направлены (как справедливо указывает В. Новак [1961]) против собственных ошибок оппонентов, а в остальном допускают по меньшей мере двойное толкование. Более того, очень большое число фактов и мнений, выдвигаемых против этой гипотезы, значительно лучше объясняется с точки зрения ее сторонников, чем противников. Все это позволило нам принять ее в качестве рабочей при изучении онтогенеза насекомых. Как нам кажется, полученные в работе морфологические и даже экспериментальные данные полностью укладываются в эту гипотезу. Поэтому она принята за основу при дальнейшем обсуждении эволюции насекомых и перестроек онтогенеза как одного из главных механизмов этого процесса.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ ПЕРЕСТРОЕК ОНТОГЕНЕЗА

В предыдущих разделах мы неоднократно касались вопроса об адаптивном значении перестроек онтогенеза в эволюции разных групп насекомых. Попробуем рассмотреть здесь этот вопрос более детально в применении к одной группе, а именно жукам, лучше всего известным автору, на примере одной из сторон ее экологии — способе питания.

Как было показано выше, при изучении позднего эмбриогенеза и морфологии стадий, скрытых в предкуколке и выделенных с помощью АЮГ, различия в

строении личинок жуков разных групп в значительной мере обусловлены изменением уровня дифференцировки личинок, выходящей из яйца [Тихомирова, 1974б, 1976а]. Такое изменение достигается смещением в эволюции момента вылупления на более ранние (дезэмбрионизация) или более поздние (эмбрионизация) стадии имагинального морфогенеза. При таком смещении в первую очередь изменяются признаки, связанные с расчленением и образующие хорошо выраженные комплексы.

Как уже говорилось, наиболее типичен для отряда набор признаков, характеризующих сильфоидных личинок: отчлененная верхняя губа, трехчлениковые антенны с чувствующим придатком на втором членике, рассеянные глазки без четкого глазкового поля, треугольные мандибулы с выраженной моларной частью, максиллы с неотчлененной от стипеса галеей (с разделенными лацинией и галеей или общей малой), трехчлениковые челюстные и двухчлениковые губные щупики, отсутствие гуларного шва (но часто наличие гуларной пластинки), дыхальца, включенные в общее тергоплевральное полукольцо, пятичлениковые конечности (из тазика, вертлуга, бедра, голенелетки и коготка), одно-, реже двухчлениковые урогомфы. Этот набор признаков сравнительно стабилен, чаще других варьируют наиболее адаптивные из них: глазки, сокращающиеся в числе или исчезающие, а также урогомфы, нередко исчезающие или сливающиеся с тергитом или даже между собой в опорные склеротизованные крючья или шипы при адаптации к движению в узких ходах [Гиляров, 1949 и др.].

Для личинок дезэмбрионизованных групп (брухоидных и еще менее дифференцированных, выходящих из яйца на еще более ранней стадии, например, *Vuprestidae*, *Eucnemidae*) характерны полная или частичная редукция антенн, глазков, ног, уменьшение числа члеников челюстных щупиков, тупотреугольные или даже лопастевидные мандибулы, отсутствие урогомф и обычно склеротизации тела.

Для карабодных личинок эмбрионизованных групп, морфологически приближенных к имаго, характерны четырехчлениковые антенны с чувствующим придатком на третьем членике, верхняя губа, слитая с фронтотрохантусом и часто вооруженная (назале), глазки, компактно расположенные в пределах четкого глазкового поля, сильно изогнутые (иногда серповидные) мандибулы с острой вершиной и обычно узким основанием, максиллы с отчлененной от стипеса и часто двухчлениковой галеей, часто четырехчлениковые челюстные и трехчлениковые губные щупики, присутствие гуларного шва, дыхальца, отделенные от тергитов, разделенные голень и лапка, двухчлениковые или длинные ложночленистые урогомфы (которые, как и у сильфоидных личинок, могут редуцироваться или превращаться в опорные шипы и крючья).

Как уже говорилось, эти наборы признаков свободноживущих личинок отвечают последовательным этапам дифференцировки, обнаруженным в позднем эмбриогенезе жужелиц (выходящих из яйца на карабодной стадии). С другой стороны, у *Tenebrio molitor*, имеющего раннюю сильфоидную личинку, стадия, у которой сочетаются признаки карабодных и стафилиноидных (т.е. переходных к карабодным) личинок, выделена из предкуколки.

Отмечено [Тихомирова, 1974а], что как в пределах отдельных семейств (например, у стафилинид), так и в пределах отряда жуков эмбрионизация обычно сочетается с хищничеством, тогда как тенденция к дезэмбрионизации более характерна при фитофагии. Здесь мы попытаемся количественно оценить эту зависимость с использованием большого материала на уровне семейства внутри отряда. Для этого по литературным источникам [Якобсон, 1905; Гиляров, 1964; Стриганова, 1966; Böving, Craighead, 1930—1931; van Emden, 1939—1949; Crowson, 1955; Illustrated insect larvae of Japan, 1959; Peterson, 1960; Никитский, 1964; Hayashi, 1963, 1972; Ueno, 1957; Muniz, Watera, 1969; и др.] сведены данные о морфологии и эколо-

Распределение семейств жуков в зависимости от характера питания и уровня морфогенетической дифференцировки имаго

Морфологическая дифференцировка имаго	Характер питания				
	Хищничество	X	Сапро- и мицетофагия	X	Фитофагия
Брухоидные и более ранние	1	—	—	2	13
X	2	—	1	1	6
Сильфоидные	5	7	20	7	8
X	13	1	5	1	1
Карабоидные	7	—	1	—	—

гии личинок 99 семейств жуков, которые представлены в виде таблицы. В ней в столбцах указан способ питания личинок (хищничество, сапро- и мицетофагия¹⁶, собственно фитофагия), а в строках — уровень морфогенетической дифференцировки личинки, отражающий характер расчленения эмбриона данной группы к моменту выхода из яйца (брухоидные и более ранние, сильфоидные, стафилиноидные и карабоидные). Семейство отнесено в ту или иную группу по вертикали, если его личинки имеют все или подавляющее большинство признаков данной группы, а по горизонтали — по заметно преобладающему в нем типу питания. Для семейств, представители которых сочетают морфологические и экологические признаки соседних групп в сходном соотношении или часть их относится к одной группе, а часть к другой, выделены промежуточные группы, обозначенные как по горизонтали, так и по вертикали знаком X. Характерно, что при выделении групп по морфологии личинок не отмечено случаев, когда семейство сочетало бы признаки крайних групп (брухоидной и карабоидной) или включало личинок крайних типов. Лишь в одном случае семейство приведено в таблице дважды из-за его морфологической гетерогенности. Это обширное семейство стафилинид, личинки которого распадаются на две большие четкие группы (причем соседние) именно по комплексу признаков, связанных с эмбрионизацией развития, что было показано эмбриологически [Tichomirova, Melnikov, 1970]. Экологические особенности несколько более лабильны, чем морфология, однако и здесь необходимость помещения семейства в две разные группы возникла лишь дважды. Это касается опять-таки двух крупных семейств *Coccinellidae* и *Elateridae*, сочетающих в сходном соотношении достаточно специализированных хищников и фитофагов (хотя в обоих случаях хищничество все-таки преобладает, что согласуется и с морфологией личинок). В таблицу не включены паразитические семейства, имеющие гиперметаморфоз, поскольку триунгулины, морфология которых отражает уровень дифференцировки в момент выхода из яйца, не питаются. Семейства приняты в основном в объеме, приводимом в работах Р.А. Кроусона [Crowson, 1955, 1960, 1964], с небольшими изменениями в соответствии с более традиционной точкой зрения: *Geotrupinae* не выделены из *Scarabaeidae*, *Scolytidae* и *Platypodidae* рассматриваются как отдельные семейства (у Кроусона объединены с *Curculionidae*).

Не повторяя здесь перечисления семейств, уже сделанного в специальной статье [Тихомирова, 1977б], мы просто подсчитывали их число по графам.

¹⁶Объединение мицетофагии в одну группу с сапрофагией, а не с фитофагией, как это часто делается, на наш взгляд, более естественно, исходя не только из усвояемости пищи, но и потому, что эти типы питания у беспозвоночных редко можно достоверно разграничить. Во всяком случае, огромное большинство личинок жуков, встречающихся в гниющих животных и растительных материалах, поедает вместе с ними, а иногда и преимущественно, развивающиеся там бактерии и грибы.

Как видно из таблицы, связь между хищничеством и эмбрионизацией развития, с одной стороны, и фитофагией и дезэмбрионизацией, с другой — прослеживается на уровне семейств отряда жуков достаточно четко. Рассматривая таблицу как корреляционную решетку, получаем коэффициент корреляции между этими рядами, равный 0,7. Характерно, что степень корреляции между рассматриваемыми показателями не меняется при использовании менее дробной классификации и ограничении материала пределами Европейской части СССР: таблица, составленная по 86 семействам, приведенным в "Определителе насекомых Европейской части СССР" [1965], также дала значение коэффициента корреляции, равное 0,7.

Эти данные убедительно показывают, что изменения строения личинок в ходе адаптации к хищничеству осуществляются в значительной мере путем эмбрионизации развития, выхода из яйца сильнее дифференцированных личинок, морфогенетически приближенных к имаго. С точки зрения адаптации, это вполне понятно: хищная личинка должна много и быстро предвигаться в поисках добычи, что делает понятным сильное развитие ног и большее их расчленение. Удлиненные и сильно расчлененные сенсорные придатки (антенны, щупики, галера максилл, урогомфы, а также, возможно, более концентрированный зрительный аппарат) облегчают ориентировку при поисках и преследовании добычи. Однако при этом более очевидно прямое адаптивное значение длины придатков, чем их расчленения, которое тем не менее является более постоянным признаком названных групп. Роль прямого приспособления к хищничеству при образовании серповидных мандибул настолько очевидна, что привлечение для объяснения этого признака эндогенных процессов (эмбрионизации) может показаться излишним. Однако, с одной стороны, в эмбриогенезе жужелиц и стафилиноморфных коротконадкрылых, имеющих серповидные мандибулы, найдены стадии с более широкими и прямыми и, еще раньше, лопастевидными мандибулами. С другой стороны, у *Tenebrio*, имеющего на стадии личинки (ильфонидной) широкоотреугольные мандибулы с зубчатой молой, в ходе предкулолочного развития происходит редукция зубцов молы и изгибание вершинной части мандибул. Имаго *Tenebrio*, не отличающееся от личинки по характеру питания, имеет в отличие от нее сильно изогнутые мандибулы с резкими острыми вершинным и предвершинным зубцами, а склеротизованные площадки в базальной части мандибул, функционально замещающие зубцы молы личинки, не гомологичны им и еще отсутствуют в начале кулолочного развития. Во многих группах жуков, имеющих ильфонидных и брухоидных личинок, мандибулы имаго сильнее изогнуты и более острые, чем у личинок. Поэтому можно предполагать, что превращение мандибул в серповидные, несомненно вызванное адаптацией к хищничеству, возможно лишь на базе определенной морфогенетической стадии (не раньше поздней ильфонидной).

Слияние верхней губы, наличника и лба и образование назале также широко известны как адаптация к хищничеству и особенно к роющему образу жизни [Whitehead, 1932; Гиляров, 1949; Стриганова, 1966]. Однако ряд групп, имеющих этот признак, не является копателями (*Euaesthetinae* и *Steninae* из стафилинид, *Pselaphidae*, *Scydmaenidae* и все надсемейство *Cantharoidea*). Корреляция этого признака с хищничеством весьма определена, однако его прямое адаптивное значение неясно. В позднем эмбриогенезе жужелиц и стафилиноморфных коротконадкрылых, на личиночной стадии имеющих назале, найдены стадии со следами отделения верхней губы, а в предкулолке *Tenebrio* на пронимфонидной стадии (которая примерно соответствует по уровню дифференцировки карабонидным личинкам) разделение на верхнюю губу, наличник и лоб выражено слабее, чем и у личинки, и у имаго. При этом характерно, что клипеальная область имаго образуется из передней части склерита, у личинки являющегося лобным. Область же, соот-

ветствующая клипеусу личинки, на пронимфоидной стадии превращается в глубокую складку между верхней губой и личиночным лбом (в передней части которого образуется клипеус имаго). В ходе дальнейшего предкулолочного и кулолочного развития эта складка все больше спадается и полностью незаметна у имаго. Таким образом, хотя сильно склеротизованная голова личинок без клипеолабрального и фронтотрипеального швов возникает независимо в неродственных группах как адаптация к скрытому обитанию и хищничеству, она подобно серповидным мандибулам может образоваться лишь на определенном уровне дифференцировки. Возможно, этот уровень отвечает времени перестройки личиночной головной капсулы в имагинальную (когда ее расчленение выражено меньше всего) у предкуловых групп.

По-видимому, преимущественно эндогенными процессами обусловлено разделение тергалной и плевральной областей с освобождением дыхалец, происходящее примерно на уровне поздней сильфоидной стадии (судя по распределению этого признака у личинок разных групп). Однако оно имеет и адаптивную ценность, облегчая боковое изгибание тела, что существенно при быстром движении в извитых ходах.

Как мы видим, эволюция признаков, обеспечивающих приспособление личинок жуков к хищничеству, наиболее эффективна на базе определенного (достаточно позднего) уровня морфогенетической дифференцировки. Этого уровня независимо достигают посредством эмбрионизации развития различные неродственные группы жуков, переходящие к специализированному хищничеству, т.е. можно говорить об адаптации к хищничеству посредством эмбрионизации развития.

С другой стороны, выход сильнее дифференцированных морфогенетически приближенных к имаго личинок при эмбрионизации требует откладки крупных многожелтковых яиц. Этому, в свою очередь, может способствовать обогащение пищи пластическими веществами в ходе специализации к хищничеству уже имагинальной стадии. Действительно, у жуков хищный образ жизни личинок и эмбрионизация развития обычно сочетаются с хищничеством имаго.

Труднее объяснить адаптивное значение уменьшения дифференцировки личинок в ходе приспособления к фитофагии. Понятно, что упрощение образа жизни личинки, полностью обеспеченной пищей и защищенной от врагов и многих неблагоприятных воздействий внешней среды тканями растения-хозяина делает излишними длинные конечности и придатки. Однако этот фактор не объясняет прямо уменьшения их дифференцировки. Так, при вторичном упрощении паразитических личинок старших возрастов у *Lebia* [Silvestri, 1905], *Meloidae* [Paoli, 1938] и сетчатокрылого *Mantispa* [Schröder, 1928] придатки могут сильно укорачиваться, однако сохраняют по крайней мере следы полной сегментации.

Можно предполагать, что существенным фактором, стимулирующим эволюцию жуков в направлении дезэмбрионизации, является уменьшение относительного размера яиц и обеднение их желтком. Это может быть связано с необходимостью помещать яйца в плотные ткани растений, в узкие щели коры и древесины или небольшие отверстия, проделываемые в ней самкой. Характерно, что наземные хищные жуки (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *Cantharididae*) не имеют телескопического яйцеклада. Они или откладывают яйца открыто, или помещают их в более широкие полости, куда самка проникает целиком.

Малые размеры яиц позволяют, не уменьшая их числа, сделать тело самки менее тяжелым, что облегчает полет и, следовательно, повышает вероятность оптимального размещения яиц. Не менее важна, по-видимому, и возможность при тех же энергетических затратах увеличить относительное число яиц и ускорить оогенез.

С другой стороны, уменьшение количества желтка в яйцах фитофагов может быть обусловлено обеднением пищи пластическими веществами на имагинальной

стадии или афагией имаго (весьма обычной у фитофагов). При этом функция накопления питательных веществ, необходимых для последующего размножения, переходит преимущественно или целиком к личинке, которая относительно более обильно питается. Такое перераспределение функций, как показано М.С. Гиляровым [1957 и др.], явилось основным движущим моментом возникновения и быстрой эволюции полного превращения насекомых вообще.

У большинства фитофагов выходящая из яйца крошечная личинка, постоянно интенсивно питаясь, увеличивается в размерах относительно гораздо сильнее, чем у большинства хищников (у которых она уже в момент вылупления должна быть достаточно крупной, чтобы охотиться). Для такого быстрого роста в течение каждого личиночного возраста сильная дифференцировка покровов, мускулатуры и т.д. может быть реальным препятствием [Шмальгаузен, 1935a]. Характерно, что голова личинок специализированных фитофагов, в наибольшей степени сохраняющая активные функции, дифференцировку мускулатуры и склеротизацию, растет в ходе личиночного развития гораздо медленнее, чем остальное тело.

Таким образом, понижение уровня дифференцировки вылупляющихся личинок в ходе приспособления к фитофагии можно считать не только допустимым в связи с упрощением образа жизни личинки, но и прямо полезным для ее быстрого роста. Иными словами, дезэмбрионизация может рассматриваться как способ адаптации к фитофагии. При этом, как и в случае с хищничеством, процессы дезэмбрионизации развития и специализации к фитофагии активизируют друг друга по принципу положительной обратной связи, широко использованному М.С. Гиляровым [1966] для объяснения процессов, связанных с метаморфозом насекомых.

Нужно еще раз отметить, что как эмбрионизация, так и дезэмбрионизация могут, как и другие адаптивные особенности, проявляться независимо в различных неродственных группах. Так, тенденция к эмбрионизации четко проявляется у Adepthaga, Staphylinioidea, части Elateroidea и Cantharoidea, а к дезэмбрионизации — у Buprestoidea, части Elateroidea, Bostrychoidea, части Cucujoidea, Chrysomeloidea и части Curculionoidea (по классификации Кроусона [Crowson, 1955]). Часто личинки далеко отстоящих друг от друга групп (например, жуужелиц и стафилиноморфных Staphylinidae, относящихся к разным подотрядам) оказываются очень сходными не только внешне, но и по большинству ключевых диагностических признаков. Напротив, личинки из одного надсемейства иногда столь разительно отличаются друг от друга (например, Elateridae и Eucnemidae), что их можно было бы отнести к разным отрядам насекомых.

Относительная легкость гормональной регуляции процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации допускает обратимость в их течении для достижения необходимых адаптаций. Так, случаи вторичной дезэмбрионизации отмечены у стафилинид при усилении специализации к сапро- и мицетофагии и с развитием заботы о потомстве. Ряд случаев вторичной эмбрионизации имеет место у Chrysomeloidea и Curculionoidea с переходом к хищничеству в некоторых семействах этих исходно растительных групп.

По-видимому, именно широкое распространение и обратимость процессов эмбрионизации и дезэмбрионизации в ходе адаптивной радиации личинок являются основной причиной того, что не существует однозначных, основанных на больших комплексах признаков, характеристик крупных групп насекомых (например, отрядов) по личинкам.

По этой же причине нужно с большой осторожностью относиться к классификациям и филогенетическим построениям, основанным исключительно на признаках преимагинальных стадиях (по крайней мере у насекомых).

Как уже говорилось, у жуков, как и во многих других отрядах насекомых, эмбрионизация обычно коррелирует с неотенией (ювенилизацией имагинальной стадии), а дезэмбрионизация — с надставками имагинальной стадии. Иными словами, эволюция идет либо в направлении общего уменьшения количества морфогенетических перестроек в предкуколке и куколке (в результате поглощения части этих перестроек яйцом и отбрасывания другой их части с неотенией имаго), либо, наоборот, в направлении его увеличения за счет перестроек в яйце и формирования вновь образованных в ходе анаболий имагинальных признаков. Эту закономерность трудно объяснить непосредственными адаптациями, что заставляет предполагать здесь какую-то коррелятивную связь. Один из возможных механизмов образования этой корреляции — особенности гормональной регуляции метаморфоза насекомых. Секреция ЮГ — вещества, тормозящего морфогенез и активизирующего рост (в том числе рост ооцитов), может стимулироваться обильным питанием имаго, необходимым для откладки крупных яиц (поскольку весьма вероятно, что вещества, необходимые для построения скелета ЮГ, насекомые получают с пищей). При этом усиление продукции ЮГ, в свою очередь, стимулирует желткообразование, т.е. откладку все более крупных яиц, позволяющих все более поздний выход личинки. С другой стороны, относительно более долгое пребывание эмбриона в яйце может вызвать ретардацию начала функционирования прилежащих тел эмбриона, необходимых лишь при активной личиночной жизни, а отсутствие поступления извне веществ, необходимых для построения ЮГ, — задержать его секрецию. Все это вместе может приводить к относительной задержке контролируемого ЮГ момента прекращения дифференцировок в яйце и, следовательно, к морфогенетически все более позднему выходу личинки.

Необходимость сильного развития половой системы для откладки крупных яиц при эмбрионизации может вызвать смещение начала развития половой системы на морфогенетически более раннюю стадию — в куколку — еще до момента окончания имагинальной дифференцировки. Поскольку для стимуляции овогенеза необходим ЮГ, секреция прилежащих тел также начинается онтогенетически несколько раньше, когда имагинальные признаки животного еще не полностью сформированы и морфогенез в типе должен был еще продолжаться. Однако поскольку ЮГ является лиогормоном, растворенным в гемолимфе, при увеличении его титра не только активизируется рост ооцитов, но и тормозится развитие других, не связанных с размножением имагинальных признаков. Таким способом коррелятивно может возникать неотения, т.е. термин "коррелятивная эмбрионизация", предложенный И.И. Ежиковым [1953а], приобретает новый вполне конкретный смысл. Конечно, одноразовые изменения такого плана должны быть очень незначительными и, кроме случаев явного уродства, вряд ли доступны прямому наблюдению. Однако поскольку все описываемые процессы взаимообусловлены и активизируют друг друга по принципу положительной обратной связи, они могут протекать относительно быстро в эволюционном плане. Иными словами, соседние роды и даже виды могут быть существенно различны по уровню ювенилизации имаго и другим признакам, связанным с перестройками онтогенеза. Такое предположение о природе неотении хорошо объясняет большое развитие ее у самок, у которых образование половых продуктов в большей мере связано с накоплением резервных веществ (в яйцах или в теле самки), чем у самцов. Такое различие полов (сохранение самцами полной дифференцировки тела при неотеническом упрощении самок) экологически полезно, поскольку сохраняется возможность обновления генофонда при ослаблении миграционных способностей у неотенических бескрылых самок.

Впрочем, интенсивное развитие яиц может, по-видимому, стимулироваться извне и при фитофагии — в случае поглощения непосредственно аналогов ЮГ (а не просто веществ, необходимых для его построения) с пищей — соками расте-

ний, в которых часто содержатся АЮГ, как, например, у *Rhynchota*. Понятно, что неотения в таких случаях может возникать только у гемиметабол, поскольку куколка голометабола, к которой приходит имагинальный морфогенез, не питается и не может получать АЮГ в нужное время. Состав пищи личинок голометабола, по-видимому, не оказывает прямого биохимического воздействия на морфогенез, поскольку у всех представителей этой группы личиночная стадия и так протекает в условиях избытка ЮГ в организме. Это обеспечивает ее морфологическую стабильность, одновременно активизируя быстрый рост. Поэтому способ питания здесь влияет лишь косвенно, требуя или не требуя от личинки активных перемещений и хорошей ориентировки (т.е. определенного уровня дифференцировки придатков и органов чувств).

Дезэмбрионизация развития, энергетически более выгодная и способствующая быстрому росту личинок, а следовательно, ускорению онтогенеза, реализуется во всех случаях, когда для этого представляется возможность. Это происходит чаще всего благодаря развитию заботы о потомстве: скрытому помещению яиц на или в пищевой субстрат, паразитическому образу жизни личинок (но не имаго!), прямому кормлению расплода и т.д. Такая связь упрощения образа жизни личинок с дезэмбрионизацией развития, только что проиллюстрированная для жуков, еще более явственна в отряде перепончатокрылых. Характерно, что наиболее дифференцированные в этом отряде (а по некоторым признакам и среди голометабола вообще) личинки пилильщиков питаются тканями растений, а наиболее просто устроенные паразитические личинки наездников — живыми тканями насекомых. Этот пример показывает, что изменение активных функций молодых форм оказывает на направление перестройки онтогенеза значительно большее влияние, чем состав пищи. Связь дезэмбрионизации развития с упрощением образа жизни личинок прослеживается также у *Lepidoptera*, у которых гусеницы минеры значительно менее дифференцированы, чем свободноживущие. Особенно явственна она у двукрылых, где наивысшая степень дезэмбрионизации развития среди *Nematocera* наблюдается у галлиц, а среди *Brachycera* — у живущих в пищевом субстрате личинок *Cyclopharpha*. Такое упрощение образа жизни личинок, как уже говорилось, необходимо связано с возрастанием активных функций имаго. Последнее не только целиком принимает на себя функцию расселения [Гиляров, 1945, 1966], но и приобретает все более сложные формы поведения, позволяющие уменьшить активность личинок: это и активные поиски подходящих мест для яйцекладки, и усложненные ее способы, например разыскивание и парализация добычи, и постройка гнезд и, наконец, специализация к колониальному образу жизни. Все это приводит в эволюционном плане к развитию анаболий, надставок новых имагинальных стадий, обладающих как все более совершенным полетом и органами чувств (в особенности глазами), так и более совершенной нервной системой и более развитым головным мозгом. Предыдущие этапы имагинальной дифференцировки концентрируются в куколке и даже частично переходят в предкуколку. Например, в предкулочном развитии ос в деталях повторяется огромное большинство имагинальных признаков предковой группы — пилильщиков. Однако, как уже говорилось, появление таких анаболий означает в каждом конкретном случае продолжение имагинальной дифференцировки в куколке чуть дальше нормы, которое может происходить лишь в случае некоторой задержки имагинальной секретации прилежащих тел. Последняя может быть связана с ретардацией роста ооцитов, полезной для облегчения тела самки, несущей активные функции заботы о потомстве. Кроме того, все увеличивающийся в ходе дезэмбрионизации развития объем морфогенезов в предкуколке и куколке приводит к увеличению относительной длительности этого периода. При этом в организме полностью расходуются накопленные личинкой вещества, которые служат основой для построения скелета ЮГ, а собственный ЮГ личинки успевают пол-

нее элиминироваться из организма. Все это может создать дополнительные предпосылки для некоторой задержки окончания дифференцировок в куколке. Задержка начала имагинальной секреции ЮГ, в свою очередь, вызывает в части случаев меньшую интенсивность овогенеза, откладку более мелких яиц с меньшим количеством желтка, т.е. в свою очередь, стимулирует дезэмбрионизацию. В других случаях возникает дополнительное питание имаго и увеличивается относительная продолжительность его жизни (что также представляет собой увеличение его активных функций). Как мы видим, у высших голометабол с успехом реализуются обе эти тенденции.

Глава III

ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ В СВЕТЕ ЯВЛЕНИЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ОНТОГЕНЕЗА

Попытаемся на основе рассмотренных фактов и теоретических построений предложить собственную гипотезу происхождения метаморфоза насекомых и проиллюстрировать значение перестроек онтогенеза в эволюции этой группы. За основу представлений о времени появления и родственных взаимоотношениях крупных групп взяты последние филогенетические и палеонтологические данные, изложенные в насыщенной интереснейшими фактами и идеями монографии А.П. Расницына [1980]. В соответствии с ней употреблены названия крупных групп насекомых (инфраклассов, когорт, надотрядов). Необходимость введения этих названий вместо общепринятых обусловлена открытием в последнее время ряда новых таксонов (для вымерших групп), изменением ранга многих прежних таксонов и сменой представлений о филогенетическом родстве многих групп в результате интенсивного развития палеонтологии насекомых. Однако здесь эволюционное значение перестроек онтогенеза рассматривается в основном на материале современных групп, преимагинальные стадии которых доступны для непосредственного сравнительно-морфологического изучения.

По-видимому, исходной для всех типов метаморфоза крылатых насекомых нужно считать археметаболию, непосредственно образовавшуюся с появлением крыльев у раннекарбоновых *Protoperla* из протометаболии [Шаров, 1959] их тизанурообразных предков. Начальный этап развития археметабол, по-видимому, включал несколько бескрылых личиночных возрастов со слабой тагматизацией тела, малочленистыми лапками и антеннами и, возможно, недоразвитыми сложными глазами¹⁷, т.е. примерно соответствовавших по уровню морфогенетической дифференцировки преимагинальным стадиям современных *Thysanura*. Возможно, что эти личиночные возраста подобно ларвушкам современных поденок [Захваткин, 1953] сменяли друг друга без сильных морфогенетических перестроек. После этого следовал длительный период нимфального морфогенеза, рекапитулировавшего у полнокрылых форм этапы последовательного развития крыльев в форме их постепенной дифференцировки в сменяющихся нимфальных возрастах. Развитие крыльев сопровождалось усилением тагматизации тела и расчленением грудных сегментов, удлинением придатков, которое в условиях еще слабого полета могло способствовать увеличению парусности, и постепенным формированием гоноподий. Развитие завершалось несколькими [Захваткин, 1953; Шаров, 1959] имагинальными возрастами; возможно, что, как и протометаболы, археме-

¹⁷у личинки чешуйницы первого возраста глаза состоят всего из 12 омматидиев с несовершенными линзами [Шаров, 1953], т.е. слабее дифференцированы, чем личиночные глаза *Palaoptera*.

таболы продолжали линять в течение всей жизни. Мы не утверждаем вслед за А.В. Мартыновым [1938] и А.А. Захваткиным [1953], что развитие первичных крылатых насекомых проходило в водной среде. Совершенно очевидно, что насекомые сформировались как сухопутная группа [Гиляров, 1957]. Об этом говорит ряд признаков современных *Thysanura*, явно близких к предкам всего отряда. Очень определена вторичность всех приспособлений к водному образу жизни у нимф, личинок и имаго всех групп насекомых, ныне обитающих в воде. Более вероятно, что личинки *Protoptera* (соответствовавшие по уровню дифференцировки ларвulam современных поденок) были сухопутными подобно *Thysanura*. Правда, некоторые особенности нимфоидной стадии, выделенной нами из предкуколки жуков и, видимо, гомологичной нимфальному периоду онтогенеза предков, могут косвенно свидетельствовать о вторично водном или амфибиотическом (например, в приливо—отливной полосе) образе жизни: это сильное развитие брюшных (и переднегрудых) параноталий, пузыревидный (а не когтевидный) претарзус, широкие сильные коксы, гораздо более длинные, чем и у личинок, и у имаго. Однако эти же признаки могут рассматриваться и как приспособление к планирующим прыжкам, предшествовавшим полету при обитании на растениях (гипотеза Расницына [1976, 1980]). Во всяком случае, эти формы, по-видимому, вели гораздо более активный образ жизни, чем малоподвижные и скорее всего скрытоживущие ларвулы, и вполне могли осуществлять основную расселительную функцию, если имаго были подобно современным поденкам слабо защищенными и короткоживущими. Обитая в сравнительно мягком, влажном и теплом климате карбона, при сравнительно малом количестве хищников и изобилии пищи (видимо, они были преимущественно детритофагами), эти формы могли развиваться очень медленно и постепенно, проходя в свободном состоянии весь длительный метаморфоз и сохраняя в онтогенезе в оформленном виде все состояния, ранее пройденные имагинальной стадией предков.

Развитие *Gryllones* (Polynoptera), известных со среднего карбона, видимо, произошло из археметаболии путем постепенной эмбрионизации развития. Расцвет предков этой группы наблюдался в конце карбона и начале перми, когда происходила интенсивная дифференцировка климата Земли и на месте ранее занимавшей всю планету субтропиков образовалось несколько растительных зон [Мейен, 1987; Разумовский, не опубликовано]. По-видимому, эволюция группы была связана с прогрессирующим приспособлением к обитанию на вновь образованных территориях с сухим и жарким климатом, о чем, в частности, говорит преимущественное обитание в жарких и аридных районах и современных представителей инфракласса *Gryllones*. Этим может быть объяснено уплотнение их покровов, образование надкрылий, специализация к скрытому обитанию (у тараканов и особенно впоследствии у термитов). С этим же могут быть связаны интенсификация питания зелеными, обильными водой частями растений (у палочников, прямокрылых) и приспособления к защите яиц от высыхания (оотеки, кубышки). Такой путь эволюции этой группы стал возможным благодаря прогрессирующей эмбрионизации развития, последовательному поглощению яйцом всех личиночных, а затем и части нимфальных стадий. Следы постепенной эмбрионизации развития *Gryllones* сохранились в палеонтологической летописи. Так, у раннепермских *Lemmatophoridae* описаны нимфы с трех-четырёхчлениковыми лапками при пятичлениковых лапках у имаго [Carpenter, 1935; Расницын, 1980]. Обитавшие в то же время *Attactophlebiidae*, у которых А.Г. Шаров [1959] описал имагинальные линьки, имели ранних нимф с трех- или даже двухчлениковыми лапками, а поздних — с пятичлениковыми [Расницын, 1980]. Однако все нимфы современных *Gryllones* имеют полностью расчлененные конечности, вполне сформированные сложные

глаза и имагинальную тагматизацию. Они отличаются от имаго только недоразвитием крыльев, расчленением птероторакса и гениталий. Постепенное поглощение ранних постэмбриональных стадий яйцом привело к их весьма полной рекapитуляции в эмбриогенезе (см. раздел о развитии сверчка). Наименьшее количество перестроек в постэмбриональном развитии современных форм отмечено у некоторых уховертков, особенно бескрылых и в том числе паразитических [Davies, 1966]. Формирование этой группы как обособленного отряда, по-видимому, связано с некоторой ювенилизацией имаго (неотенией). Об этом говорит меньшая по сравнению с другими Gryllopes длина их антенн, более гомономная и полная сегментация тела, недоразвитие передних и упрощение жилкования задних крыльев, закладка гонопора самцов (или даже парных гонопоров с парными пенисами) в задней части седьмого сегмента. Характерно, что у этих форм (как и у жуков, см. ранее) ювенилизация имаго сочетается с дальнейшей эмбрионизацией преимагинальных стадий. В частности, у родов *Nemimerus* и *Agixena* это выражается в живорождении и поглощении материнским организмом первого нимфального возраста [Davies, 1966]. Столь же очевидно неотеническое происхождение эмбий с их гомономной грудью, трехчлениковыми лапками, утерей простых глазков, отсутствием крыльев у самок и их упрощенным жилкованием у самцов, неконцентрированной нервной системой и следами метамерии яйцевых трубочек и семенных фолликулов. Неотения была в этих случаях биологически полезной как способ увеличения подвижности тела при специализации к скрытому обитанию и в некоторых случаях к паразитизму. Однако, не приобретя в результате такого неотенического изменения каких-либо новых ароморфных признаков (в отличие, например, от термитов — см. далее), эти группы не испытали морфологического прогресса, в настоящее время сравнительно немногочисленны и, по-видимому, являются тупиковыми.

Сходная тенденция к укорочению развития посредством неотении реализуется у таракановых. Многие их современные формы характеризуются укорочением или даже отсутствием крыльев у самок (*Blatta*, *Periplaneta* и др.), а нередко и у обоих полов (*Loboptera* и др.). Редукция крыльев дополняется у этих форм рядом других ювенильных признаков: сохранением лобного и теменного швов, очень крупными коксами (как мы видели у жуков, этот признак проявляется преимущественно на пронимфоидной и нимфоидной стадиях), укорочением и упрощением деталей яйцеклада. При этом у родственной группы богомолов, не претерпевающих столь заметной неотении, яйцеклад значительно полнее развит, а ископаемые тараканы имели длинный наружный яйцеклад [Основы палеонтологии, 1962; Вишнякова, 1971]. Возможно, недоразвитие эдеагуса в ходе неотении привело к формированию своеобразного генитального аппарата тараканов, состоящего из трех фалломеров. Как и для уховертков, для некоторых форм тараканов характерно живорождение.

Очень определены признаки неотении у термитов: короткие усики, обычно четырехчлениковые лапки, упрощенное, состоящее из одних продольных створков, жилкование крыльев. Характерен также недоразвитый, иногда даже по сравнению с тараканами, генитальный аппарат самцов и полное отсутствие яйцеклада у самок. Особенно резко черты ювенилизации проявляются у рабочих и солдат с их полной гомономностью грудных сегментов, отсутствием глаз и простых глазков. Характерно, что у более примитивных групп термитов с не вполне сформированной структурой колонии роль рабочих выполняют так называемые псевдэргаты — неполовозрелые нимфы, которые способны неотенически образовывать бескрылых половых особей в случае гибели царя и царицы. Неотения у термитов смогла развиться в связи с появлением социальности, разделением функций между членами колонии, полностью скрытым образом жизни, способностью

усваивать клетчатку и другими биологически прогрессивными признаками, обеспечивающими в настоящее время процветание этой группы.

Таким образом, у всех *Blattopteroidea* развитие неотении связано со специализацией к скрытому образу жизни. В наименьшей степени неотеническое упрощение свойственно богомолам, которые обитают открыто на растениях.

Меньше всего перестроек онтогенеза претерпели, по-видимому, ортоптероидные насекомые. Судя по рассмотренному выше онтогенезу сверчков, более всего сходных с предками всех ортоптероидов и претерпевших сравнительно малые изменения в филогенезе, эти последние возникли уже как группа с крайне эмбрионизованным развитием. Молодая особь прямокрылых отличается от имаго лишь недоразвитием крыльев и гениталий, несколько укороченными антеннами и (у сверчков) церками. Случаи утери крыльев в этой группе, возможно, также имеют неотеническую природу, однако они не очень многочисленны и не характерны для группы в целом. Весьма возможно, что неотения имела место при формировании отряда палочников, о чем говорят бескрылость и личинковидность многих форм, а также нимфоидное строение их женских гениталий.

Таким образом, эволюция инфракласса *Gryllopes* связана с глубокой эмбрионизацией развития, позволившей им в период пермокарбоневой дифференцировки климата занять вновь образовавшиеся экологические ниши. Это были территории с жарким и сухим климатом, недоступные для первых птеригот с их длительным развитием. Большое число ранних стадий, просто устроенных и слабо защищенных от высыхания, по-видимому, позволяло им обитать лишь в стабильном теплом и влажном климате. Возможно, именно обитание в жарком климате стимулировало дальнейшее развитие криптометаболизма у *Gryllopes*, которая представляет собой весьма энергоемкий процесс. Большие затраты энергии требуются для накопления значительного количества желтка в яйцах при достаточно высокой плодовитости, а также для линек сильно дифференцированных имагообразных нимф [Ветмаус, 1986]. Свидетельством в пользу этого служит полное отсутствие форм, обладающих эмбрионизованным развитием (гемиметабол), в высоких широтах [Чернов, 1978] и их пышный расцвет в теплых и аридных районах. Вторая черта, весьма характерная для онтогенеза и эволюции *Gryllopes*, — тенденция к вторичной неотении имаго. Она особенно часто (но не всегда) реализуется при специализации к более скрытому, чем у предков, образу жизни, что опять-таки может быть связано с заселением более ксерофильных местообитаний.

С той же пермокарбоневой дифференциацией климата может быть связано и формирование ныне живущих групп инфракласса *Scarabaeones* (для современных насекомых *Palaeoptera* + *Paraneoptera* + *Oligoneoptera* в старом понимании), кроме стрекоз и поденок.

Поденки, известные с верхнего карбона, но, видимо, существовавшие и раньше, по-видимому, наиболее близки к первым крылатым насекомым (*Protoptera*). Они обладают и наиболее сходным с предполагаемым для протоптер типом метаморфоза — археметаболией. У них имеется несколько бескрылых, просто устроенных и сравнительно мало отличающихся друг от друга личиночных возрастов, длинного ряда нимфальных и двух короткоживущих непитающихся имагинальных возрастов, причем спаривание и яйцекладка происходят лишь в последнем из них.

Развитие стрекоз уже кардинально отличается от этого типа, как и их внешняя морфология. Все это говорит против объединения стрекоз и поденок в единую группу *Palaeoptera* в пользу мнения об их самостоятельности [Расницын, 1980]. В онтогенезе стрекоз отсутствует стадия субимаго, имаго долгоживущее и активно питается, а ранние личиночные стадии полностью эмбрионизованы. Из яйца выходит сильно дифференцированная, хотя внешне и отличная от имаго из-за

водного образа жизни нимфа — наяда. Эмбрионизация развития в этой группе обеспечивается хищничеством имаго, которое позволяет откладывать богатые желтком яйца. В свою очередь, она стимулируется хищничеством личинок, которые, чтобы успешно охотиться, должны быть достаточно сформированными уже к моменту выхода из яйца. Таким образом, мы наблюдаем здесь второй независимый случай возникновения криптометаболии из археметаболии предков. Он обусловлен, по-видимому, не палеоклиматическими причинами (появлением новых экологических ниш из-за дифференцировки климата), а возникновением новой жизненной формы — воздушных хищников. Ее появление могло быть связано с возникновением большого числа групп крылатых насекомых (Protoptera, Blattiporpeida, примитивных Gryllones), служивших пищей стрекозам [Расницын, 1980].

Становление когорты *Cimiciformes*, видимо, было связано со специализацией к фитофагии, на что указывает появление зачатков колющего хоботка уже у предковых групп (Hypoperloidea, Palaeoductioptera). Можно предполагать, что вместе с соками растений эти насекомые начали потреблять естественные АЮГ, которые в природе, как известно, в большом количестве содержатся именно в хвойных. Это позволило им, с одной стороны, сильно ускорить рост питающихся стадий и, следовательно, сократить их число. С другой стороны, это потребовало уменьшить объем морфогенетических перестроек в течение свободных стадий, чтобы облегчить линьки при быстром росте. По-видимому, такое сокращение морфогенезов у активных нимф прямо определялось потреблением пищи, содержащей АЮГ. Антиморфогенетическое действие АЮГ привело к необходимости выработки специального механизма быстрой элиминации их из организма в периоды интенсивных перестроек: непосредственно перед и после каждой линьки и особенно в период формирования имагинальной стадии. До этого титр собственно ЮГ¹⁸ на единицу веса мог регулироваться соотношением увеличения веса организма и скорости роста прилежащих тел. Когда второй процесс начинает отставать от первого, относительное количество ЮГ на единицу веса снижается, в результате чего его активная концентрация не достигается и могут начаться предлиночные перестройки. Однако постоянное поступление АЮГ с кормом, тем более обильное, чем интенсивнее питание, которое, в свою очередь, усиливается с увеличением веса, потребовало выработки специального механизма нейтрализации его воздействия. Возможно, что после выработки и совершенствования этого механизма он стал блокировать действия не только АЮГ, привнесенных с пищей, но и собственного ЮГ в организме. Таким образом, выработался очень четкий и в то же время лабильный (обусловленный соотношением гормонов) способ разделения в онтогенезе процессов роста (в присутствии ЮГ) и морфогенеза (после его элиминации). Это ароморфное приобретение, не менее существенное, чем само появление в филогенезе ЮГ, по-видимому, привело к возникновению огромной группы *Scarabaeiformes* (Oligoneoptera в старом понимании), а также к формированию *Cimiciformes* в их современном виде.

Короткая специализированная ветвь *Cimiciformes*, начинающаяся с мало измененных сеноедов, эволюционировала в направлении паразитирования на теплокровных (после их появления). Она связана с очень резкой эмбрионизацией развития, позволяющей противостоять истреблению менее активных молодых стадий хозяином и обусловленной обильным питанием калорийной пищей. В ходе коррелятивной эмбрионизации, а также специализации к обитанию в перьях или шерсти хозяина развилась и очень сильная неотения имагинальной стадии у этих форм. Так, пухоеды и особенно вши представляют собой наиболее явственно

¹⁸Судя по наличию прилежащих тел, ЮГ имеется у всех современных крылатых насекомых, видимо, он уже присутствовал и у предков *Cimiciformes*.

неотенические формы среди насекомых (включая *Thysanura*). Они не более дифференцированы, чем карабидные личинки голометабола: имеют трех-пятичлениковые усики, одночлениковые лапки, нередко с одним коготком, а у некоторых вшей даже нерасчлененный тибготарзус, совсем лишены крыльев, имеют крайне слабо сформированный генитальный аппарат.

Что касается свободноживущих *Cimiciformes*, то их онтогенез, несмотря на некоторое внешнее сходство, весьма сильно отличается от криптометаболии *Gryllones*. Это выражается, во-первых, в существовании в их развитии покоящихся фаз (дейтонимф у трипсов, конца последнего нимфального возраста у тлей, ложной куколки червецов и алейродид). Таких стадий нет в развитии остальных Ноторгега и клопов, однако их имагинальная линька существенно отличается от остальных больших объемом морфогенетических перестроек, чего не наблюдается у большинства *Gryllones*. Второе существенное отличие от онтогенеза *Gryllones* состоит в относительно большей ювенильности (простоте организации, отличающей их от имаго) активных преимагинальных возрастов и в сравнительно меньшем количестве морфогенетических перестроек при смене возрастов. Отметим, что оба эти признака в наивысшем своем выражении характерны для истинных голометабола (*Scarabaeiformes*). Это, как уже говорилось, способ рационализации индивидуального развития посредством разделения процессов морфогенеза и роста, связанный с перераспределением активных функций между молодыми и взрослыми формами. Первичное появление такого типа метаморфоза могло быть связано, как и криптометаболия *Gryllones*, с занятием вновь образовавшихся ниш в ходе раннепермской дифференцировки климатов Земли. Однако в отличие от типичной криптометаболии *Gryllones* оно могло появиться не в жарких и сухих условиях, а в районах с континентальным климатом, резко меняющимся в течение года. В таких условиях насекомые, кроме периодов активного развития в благоприятных погодных условиях, должны были приспособиться к переживанию периодов зимовки, а в аридных районах, возможно, и летней засухи, находясь в укрытиях и прекращая на это время питание. Чтобы обеспечить переживание таких периодов, насекомые должны были избыточно питаться на предшествующих активных стадиях и (в случае питания хвойными) потреблять с пищей значительное количество АЮГ. Это могло приводить к тому, что морфогенез на этих стадиях несколько задерживался, а рост ускорялся. В результате каждая нимфальная линька, которая должна была происходить при достижении животным определенных размеров, соответствовала несколько менее дифференцированному состоянию, чем это было свойственно концу соответствующего возраста у предковой группы. При этом каждый последующий возраст оказывался более, чем у предков, сходным с предыдущим, и к покоящемуся периоду подходила несколько менее дифференцированная (ювенильная) форма. В период покоя активное движение, питание, а вместе с ним и поступление извне аналогов ЮГ прекращалось, а остаточное действие механизма, в период активного питания удалявшего излишки АЮГ из организма, могло приводить к быстрой элиминации из него и собственного ЮГ. Тем самым создавались предпосылки для относительно быстрого и более интенсивного, чем у предков, морфогенеза. При этом вначале такая перестройка могла сопровождаться линьками, быстро следовавшими одна за другой, которые были энергетически обеспечены избыточным питанием предыдущих стадий (подобные нимфальные линьки в покоящемся состоянии наблюдаются у трипсов). Однако с совершенствованием гормональной регуляции онтогенеза такие линьки, по существу бесполезные для не растущего организма, могли утратиться. При этом все процессы перестройки, ранее соответствовавшие нескольким нимфальным возрастам, стали проходить в течение одного последнего нимфального возраста или даже его части. Это состояние

очень характерно для крылатых форм сеноедов, многих клопов и в особенности *Homoptera* (тлей, червецов, алейродид), когда из бескрылой личинковидной молодой формы, лишенной глазков, а нередко и сложных глаз, с малочленистыми или даже нерасчлененными антеннами и одночлениковыми лапками (а у алейродид даже с неразделенным тибготарзусом) появляется сразу крылатое, гораздо более дифференцированное имаго. Вторая существенная особенность *Cimiciformes*, связанная с первой, — значительная ювенилизация как имагинальных, так и нимфальных стадий по сравнению с исходными для них [Расницын, 1980] *Psocopteroidea*. Тенденция к ювенилизации имаго, по-видимому, проявилась еще на заре становления цимициформных. Так, представители семейства *Synmaloptilidae*, переходного между гипоперлидами и палеодиктиоптерами, имели пятичлениковые лапки, длинные многочлениковые антенны и богатое жилкование. Более близкое к палеодиктиоптерам семейство *Permarphaphidae* (по крайней мере некоторые его представители) характеризовалось трехчлениковыми лапками, укороченными, относительно малочленистыми антеннами и обедненным жилкованием, состоящим из немногих продольных стволов [Расницын, 1980]. Иными словами, по уровню имагинальной дифференцировки эти формы были сходны с современными сеноедами, у которых даже крылатые имаго в известной степени ювенилизированы. Начальный этап ювенилизации имаго у всех цимициформных, видимо, был связан с некоторым упрощением образа жизни: переходом к питанию вегетативными частями растений или образованным из них детритом, повсеместно встречающейся легкодоступной пищей.

Очень четкий ряд постепенной ювенилизации имаго, как уже говорилось, прослеживается в надотряде *Psocopteroidea*. Уже в отряде сеноедов внутри всех его подотрядов наблюдается тенденция к вторичной утрате крыльев и тагматизации тела. Резкая ювенилизация имаго проявляется у пухоедов и особенно у вшей в связи с прогрессирующей специализацией к паразитизму на теплокровных. По-видимому, это стало возможным при отбрасывании в ходе ювенилизации не только имагинальной, но и нимфальной стадии предков. Во всяком случае, в развитии современных сеноедов столь мало дифференцированные свободные стадии отсутствуют. Нетипичная для насекомых однонаправленность этих процессов (т.е. ювенилизация не только взрослой, но и молодых форм: утрата нимф и личинковидность тех и других) может быть связана со специализацией к паразитизму на теплокровных. При этом выгодны и утрата метаморфоза как наиболее уязвимого периода для уничтожения хозяином, и общее омоложение всех стадий, облегчающее их интенсивное питание и усиленную яйцепродукцию. Личинковидное строение и короткие придатки помогают насекомым успешно передвигаться и прикрепляться в шерсти и перьях, а мешковидное мягкое тело — насыщать большое количество крови и формировать крупные яйца.

Определенный уровень ювенилизации имаго, хотя и не заходящий столь далеко, характерен для трипсов с их личинковидным телом, короткими (шести-десятичлениковыми) антеннами, отсутствием глазков у бескрылых форм, двухчлениковыми лапками, небольшими крыльями с редуцированным жилкованием (или даже бескрылостью), отсутствием у подотряда *Tubulifera* яйцеклада и пениса. Очень интересен факт перестройки внутренних органов трипсов во время покоящихся нимфальных стадий (см. выше). Он сходен по интенсивности разрушительных и восстановительных процессов с типичным полным превращением, что еще раз подчеркивает сходство в механизме становления типов метаморфоза этих групп.

Онтогенез клопов сравнительно стабилен и, по-видимому, подвергался незначительным изменениям с момента возникновения этой обширной, но сравнительно однородной (в смысле уровня нимфальной и имагинальной дифференцировки) группы. Он, по-видимому, сформировался уже на фоне известного уровня крип-

тометаболии в сочетании с довольно значительной ювенилизацией имаго (по сравнению с рассмотренными ранее предковыми *Hypoperloidea*). Для клопов характерны четырехчлениковые (несмотря на иногда значительную длину) антенны, трехчлениковые лапки, для некоторых форм частичная редукция крыльев, упрощенное их жилкование.

Наибольшего разнообразия среди *Cimiciformes* формообразование посредством перестроек онтогенеза достигает в отряде *Homoptera*. Из их числа, по-видимому, наиболее близки к исходным формам для отряда как по общей морфологии, отражающей уровень нимфальной и имагинальной дифференцировки, так и по типу метаморфоза листоблошки и цикадовые. Их имагинальная стадия несколько менее ювенилизирована, чем у клопов, — с более расчлененными усиками, более полным жилкованием крыльев с поперечными жилками, хорошо развитым яйцекладом, некоторой гетерономностью тела. Преимагинальные их стадии, напротив, менее эмбрионизованы, чем у клопов, и при этом более сходны друг с другом: они бескрылы (тогда как у клопов зачатки крыльев развиваются от возраста к возрасту), имеют нерасчлененные лапки (у цикад и младшего возраста листоблошек) при двух-или трехчлениковых лапках у имаго. Таким образом, уже в этой группе можно с большой долей вероятности предполагать концентрацию в последнем преимагинальном возрасте нескольких нимфальных, а сами эти преимагинальные возрасты по уровню дифференцировки мало отличаются от личинки голометабола. Можно предполагать, что такая простота строения молодых стадий *Homoptera* унаследована непосредственно от ларвулы археметабола. Однако группы, явно близкие к предковым цимициформным (например, сеноеды), уже утратили в развитии подобные свободные стадии в результате эмбрионизации развития. Поэтому более вероятно, что у *Homoptera* они появляются вторично в результате появления второй (после яйца) покоящейся стадии (преимагинального отрезка последнего нимфального возраста), в которой начали концентрироваться морфогенетические перестройки, вначале характерные для свободных нимфальных стадий, а затем и "извлекаемые" в ходе дезэмбрионизации развития из яйца. Как уже указывалось, такое перераспределение морфогенезов, ведущее к все большему упрощению молодых свободных стадий, особенно выгодно при специализации их исключительно к питанию и росту, в то время как за имаго закрепляются функции размножения и расселения. Эта тенденция очень сильно прогрессирует в группе *Homoptera*, где молодые особи могут проводить всю жизнь практически на одном месте, усиленно питаясь и линяя, что легче могут проделывать мягкие, мало дифференцированные формы. Имаго, освобожденные от необходимости питаться, могут полностью сосредоточиться на размножении и расселении. Своеобразную модификацию этого процесса (в общем в том же направлении) представляет собой чередование поколений. При этом к размножению (иногда в сочетании с партеногенезом) переходят неотенические молодые формы, функции крылатых имаго еще более сокращаются и состоят лишь в расселении и обновлении генофонда. В ряде случаев имаго вообще исчезают из жизненного цикла, что не приводит к гибели вида, т.е. собственно имагинальная стадия становится факультативной. Именно у *Homoptera* (алеяродид и червецов) мы наблюдаем настолько близкую аналогию с голометаболией, что Р.Е. Снодграсс [Snodgrass, 1954] даже называет червецов голометаболами. Однако их ложная куколка гомологична нимфальной стадии (одной или скорее нескольким), т.е. предкулке истинных голометабола. В то же время куколка последних, как мы видели, заключает субимагоидную стадию, т.е. соответствует одному или нескольким имагинальным возрастам предков.

Таким образом, путь развития когорты *Cimiciformes* связан с развитием облигатного обитания и питания на растениях (аналогичного паразитизму на живот-

ных, что позволяет ряду авторов называть его паразитизмом на растениях) и в меньшей мере паразитизма на животных. Он состоит в приобретении (на фоне некоторой исходной криптометаболии и ювенилизации имаго) прогрессирующей тенденции к концентрации морфогенеза в двух отделенных друг от друга этапах — яйце и последнем преимагинальном возрасте. Это приводит к значительным различиям между имаго и молодыми стадиями и к дальнейшей их ювенилизации с образованием подобия голометаболии. Такой путь развития несколько менее энергоемок, чем типичная криптометаболия *Gryllones*, однако все-таки в большей мере реализуется сейчас в тропических и особенно в субтропических областях. Характерно, что обладающие им группы, как и *Gryllones*, практически не встречаются в наиболее высоких широтах, хотя заходят на север дальше, чем ортоптеройдные насекомые [Чернов, 1978].

В наибольшей мере энергетическая выгодность такого направления перестройки онтогенеза реализуется в группе *Scarabaeiformes* (*Oligoneoptera*). Путь приобретения голометаболии их общими предками (согласно А.П. Расницыну, отрядом *Miomoptera*, появившимся в конце карбона) в самых общих чертах можно представить себе следующим образом. Предковая группа, еще обладавшая археметаболией, начала специализироваться в преимагинальных возрастах к питанию появившимися в это время хвойными, богатыми аналогами ЮГ (или их опадом, также содержащим эти вещества), а имагинальная и субимагинальные стали афагами. Афагия этих стадий могла быть либо унаследованной от предков, либо возникнуть вторично. Биологически было полезно, чтобы поступающие с пищей АЮГ не препятствовали дифференцировке органов, связанных с расселением и размножением (поскольку можно предположить, что половая система, гоноподии, крыловая мускулатура и т.д. продолжали дифференцироваться в субимагинальных возрастах). Еще один весьма вероятный механизм возникновения афагии имаго — элиминация отбором особей, у которых при еще слабом полете произошел быстрый овогенез и интенсивное желткообразование. Можно предположить, что гонадотропное действие АЮГ, поступающих с пищей, стимулировало эти процессы (как и процессы сперматогенеза) и способствовало отказу имаго от дополнительного питания для облегчения веса тела. Это, в свою очередь, стимулировало откладку маложелтковых яиц и более оптимальное для будущих личинок их размещение, т.е. активизировало дезэмбрионизацию развития посредством усиления заботы о потомстве. Еще одно преимущество афагии имаго — уменьшение веса тела за счет редукции или смены функций органов питания (например, их превращение в воздушные мешки, как у поденок) — существенно для их миграционных способностей. Возможно, что следы прошедшей в филогенезе специализации к афагии имаго мы, как уже говорилось, наблюдаем в форме сильной перестройки при метаморфозе органов пищеварения и связанных с ними слюнных желез и мальпигиевых сосудов.

Дальнейшее совершенствование системы гормонов метаморфоза позволило сосредоточить все перестройки организации (еще сравнительно незначительные), необходимые для формирования имаго из первых летающих стадий, в субимагинальных возрастах, освободив заключительный имагинальный возраст для расселения и размножения. Это могло стать возможным, если эти стадии, уже имевшие только морфогенетические функции, стали проходить в скрытом состоянии в период переживания насекомыми неблагоприятных погодных периодов (например, во время зимовки). Длительность этих периодов вкупе с интенсивным питанием ранних возрастов опадом, содержащим АЮГ (которое могло обеспечить достижение ими необходимых для дальнейшего развития размеров еще на стадиях личинки), позволила постепенно сосредоточить в этом покоящемся периоде и все нимфальные возраста (как это описано выше для *Cimiciformes*, но в еще большей степени). После утраты линек, потерявших свое

значение в отсутствие роста, в результате дальнейшего совершенствования гормональной системы метаморфоза эти нимфальные возраста образовали предкуколку голометабола, а субимагинальные — куколку. Такой процесс концентрации крылатых нимф в покоящейся стадии был, как указывает А.П. Расницын [1980], биологически полезен еще и потому, что облегчал молодым питающимся стадиям передвижение в скважинах субстрата (подстилки или, в случае принятия гипотезы А.П. Расницына, шишек голосеменных), где торчащие в стороны или даже складывающиеся зачатки крыльев должны были быть помехой. Оставшиеся свободными молодые (личиночные) возраста все более теряли способность к последовательной дифференцировке внешних структур при смене одного возраста другим. Вначале это, возможно, происходило в известной мере под воздействием аналогов ЮГ, в изобилии поступавших с пищей и при этом вызывавших интенсивный рост личинок. Впоследствии эта биологически полезная задержка дифференцировок за счет роста, видимо, стала поддерживаться выработкой больших количеств собственного ЮГ и стала независимой от состава пищи.

Существенно, что предлагаемая гипотеза возникновения голометаболии (как и гипотеза А.А. Захваткина, к которой она во многом близка) не требует обязательного признания исходной дезэмбрионизации, поскольку карабидные личинки более примитивных групп *Scarabaeiformes* не менее дифференцированы, чем ларва поденок, младшие возраста тлей или червецов. Интенсивное развитие дезэмбрионизации претерпела уже впоследствии (причем независимо в разных группах голометабола) в ходе дальнейшего совершенствования системы гормональной регуляции метаморфоза. Особенно важны при этом сдвигание начала выработки ЮГ в эмбриогенезе на все более ранние стадии и отработка механизма быстрой и полной элиминации его из организма. Приобретение этих особенностей, по-видимому, и стало тем решающим ароморфозом, который привел к расцвету нынешние группы высших голометабола.

Наименьшее отклонение от предполагаемого исходного типа голометаболии наблюдается в современном надотряде *Neuropteroidea*. Их личинки относятся к карабидному типу, а перестройки при метаморфозе сравнительно неглубоки. Об этом, в частности, говорит свободная подвижность куколок этих форм в течение всего развития. Морфология имаго сходна по уровню дифференцировки с первыми голометаболами (*Miomoptera*). Для имаго весьма характерна афагия (хотя и не для всех групп). Развитие *Mantispa* представляет собой приспособление к паразитизму в яйцевых коконах пауков и нередко рассматривается как пример гиперметаморфоза. Однако упрощение паразитических возрастов у этой формы незначительно, у них сохраняется полная сегментация придатков, которые, как и все тело, только укорачиваются и утолщаются. Возможно, что чрезвычайное морфологическое сходство между личинками и имаго в отряде верблюдов является свидетельством некоторой вторичной эмбрионизации развития (адультизации личинок). Однако в целом у невроптероидов, у которых не наблюдается сейчас ни морфофизиологического, ни биологического прогресса, перестройки онтогенеза весьма незначительны. Гораздо более серьезное значение они приобретают в группе *Coleopteroidea*, которые имеют среди невроптероидов своих весьма вероятных предшественников — вислоккрылок. Их метаморфоз несколько отличается от остальных невроптероидов не столько водным образом жизни личинок, сколько их несколько меньшей дифференцировкой: они относятся скорее к сильфоидному типу с нерасчлененным тибготарзусом, отчлененной верхней губой и разбросанными простыми глазками. Вторичноводный образ жизни личинок приводит лишь к выработке специальных приспособлений ценогенетического характера. К ним в первую очередь относятся трахейные жабры, которые у личинок *Sialis* расположены на первых

семи брюшных сегментах. Они шестичлениковые и имеют в трех первых члениках собственную мускулатуру. Эти придатки ногоподобны и часто рассматриваются как гомологи брюшных конечностей, в частности грифельков *Thysanura*. Хотя гомология этих придатков с конечностями (по нашему мнению, скорее с телоподитом, а не с грифельком, нечленистым даже у *Thysanura*, которые более дифференцированы, чем личинки *Sialis*) кажется нам весьма вероятной, личинки вислоккрылок по уровню дифференцировки не соответствуют полиподной эмбриональной стадии *Sialis* и жуков. Они выходят из яйца на гораздо более близкой к имаго сильфоидной (ранее олигоподной) стадии, а брюшные конечности у них сохраняются в результате ретардации, вызванной биологической полезностью этих органов, изменивших свою первоначальную функцию. Их зачатки сохраняются с момента закладки и дальше развиваются синхронно с грудными ногами, достигая сходного уровня расчленения, хотя, конечно, без специфической дифференцировки члеников, свойственной ногам. Такой же гетерохронией (задержкой редукции в эмбриогенезе) можно объяснить развитие брюшных придатков у *Corydalis*, биологический смысл которых состоит, помимо дыхания, в фиксации личинки на субстрате в текучей воде и в предохранении ее от всплывания. Глубина перестроек в куколке вислоккрылок сравнительно невелика (см. ранее), их имаго — афаги, по уровню морфологической дифференцировки сходны с общими предками голометабола и другими невроптероидами. Характерно строение имагинальной галеи *Sialis*, двухчлениковой с палочковидным вершинным члеником, напоминающим галею карабидных личинок жуков.

Эволюция отряда *Coleoptera* связана с очень многочисленными и важными перестройками метаморфоза. Они особенно существенны для эволюции этой группы, поскольку основной ароморфный признак имаго жуков — приобретение сильно склеротизованных, защищающих тело надкрылий — одновременно наложил некоторые ограничения на эволюцию их имагинальной фазы, вызвав к жизни обособление многочисленных форм личинок. Появление этих разнообразных форм, как мы видели, стало возможным именно благодаря глубоким перестройкам онтогенеза. Личинки первых жуков, по-видимому, были сильфоидными, подобными личинкам *Mухорhаgа* [Crowson, 1955, 1960], либо переходными между сильфоидным и карабидным типами, как у современных *Archostemata* [Пономаренко, 1969]. Весьма возможно, что переход от сильфоидного к промежуточному типу совершался в течение свободной личиночной жизни (как у некоторых *Archostemata*). Перестройки, происходящие при метаморфозе у более примитивных групп жуков, сравнительно невелики. Это, возможно, связано с менее мощной мускулатурой (слабый полет) и кратковременностью в эволюционном плане или отсутствием афагии на стадии субимаго. В пользу того, что субимаго предков жуков, как и имаго, могло активно питаться, говорит присутствие у куколки собственного эпителия средней кишки, сбрасывающегося в конце этой стадии [Розаркoff, 1910]. Имагинальная стадия жуков, несмотря на внешнюю однородность, обнаруживает довольно значительные вариации уровня дифференцировки, которые выражаются прежде всего в степени гетерономности брюшка (мембранизации и втягивание базальных и апикальных сегментов). При этом брюшко наиболее примитивных из современных групп жуков (*Archostemata*, *Мухорhаgа*) отнюдь не наиболее гомономно (ювенильно) в пределах отряда.

подавляющее большинство современных видов жуков объединено в два подотряда — *Adephaga* и *Polyphaga*. Становление обширного и прогрессивного подотряда *Adephaga* — путь специализации к хищничеству как личиночных, так и имагинальных форм. В этом подотряде на смену сильфоидному (или про-

межуточному между сильфоидным и карабонидным) уровню дифференцировки личинки предков, поглощенному яйцом и сохраняющемуся в эмбриогенезе (см. выше), пришел более дифференцированный карабонидный тип личинок. Это произошло в результате перехода в свободное состояние стадии, более близкой к имаго, извлеченной в ходе эмбрионизации развития из предкуколки предковых групп. В свою очередь, имаго *Adephaga* отличает ряд признаков (более гомомное основание брюшка, щупиковидные галеа максилл, коксы, достигающие вершины второго стернита и др.), свойственных субимагоидной стадии более генерализованных форм. По-видимому, тип строения имаго *Adephaga* мог образоваться в результате ювенилизации имагинальной стадии предков (неотении), что хорошо согласуется со специализацией к хищничеству в этой группе (см. выше).

Случаи вторичной ювенилизации имаго и адультизации личинок¹⁹ встречаются и у *Polyphaga*, нередко охватывая целые надсемейства (например, *Staphylinoidea*, *Cantharoidea*), хотя здесь они не столь резки и проявляются в более частных признаках. Многие группы *Polyphaga* сохраняют примитивных сильфоидных личинок и генерализованный, типичный для жука облик имаго. Однако весьма типичен для этого подотряда (и наиболее прогрессивен для отряда жуков в целом) путь перестройки метаморфоза в направлении ювенилизации личинок в ходе их специализации к скрытому образу жизни и фитофагии. Он сочетается с надставками имагинальных стадий — адультизацией имаго. Этот путь также многократно и независимо реализуется в разных группах *Polyphaga*, достигая наивысшего уровня у *Bostrichoidea* (*Bostrichidae*, *Anobiidae*), *Chrysomeloidea* (*Bru-chidae*, *Cerambycidae*) и *Rhynchophora* (все семейства). Нередко прямо противоположные тенденции перестройки онтогенеза (эмбрионизации и дезэмбрионизации) реализуются у близко родственных групп. Например, златки и особенно *Eucnemidae* имеют мало дифференцированных личинок, а щелкуны — сильфоидных с некоторыми признаками карабонидных (имеют назале и двухчлениковую галею максилл). Однако в таких случаях эти сравнительно недавние перестройки не затрагивают имагинальную стадию, ограничиваясь лишь признаками личинок.

Пример наиболее прямой и быстрой эволюции в направлении дезэмбрионизации развития демонстрируют перепончатокрылые. Согласно А.П. Расницыну [1980], эта группа сильно изолирована от остальных *Scarabaeiformes* и составляет отдельный надотряд *Hymenopteroidea*. Дезэмбрионизация у перепончатокрылых связана с выработкой все более сложных форм заботы о потомстве. Личинки первых пилильщиков (*Xyelidae*), по-видимому, обитали полуоткрыто в раскрытых шишках голосеменных [Расницын, 1969, 1980]. Эти формы сравнительно сильно дифференцированы: у них шестичлениковые антенны, четырехчлениковые челюстные и трехчлениковые губные щупики, пятичлениковые конечности с одним коготком, сложное расчленение сегментов тела и конусовидные и валиковидные брюшные ноги. Такое строение сохраняется, иногда даже с незначительными изменениями в сторону эмбрионизации развития, у некоторых *Tenthredinoidea* и *Pamphilioidea*, живущих открыто или в паутинных гнездах и трубках. Их личинки приобрели семичлениковые антенны и расчлененный тибготарзус (*Argidae*, некоторые *Pamphiliidae*), отчлененные брюшные ноги (*Tenthredinidae*, *Diprionidae*, *Cimbicidae*). Напротив, личинки *Cephalidae* и *Siricidae*, перешедшие к обитанию в тканях растений, претерпели заметную ювенилизацию: последовательное уменьшение числа члеников антенн и щупиков, недоразвитие

¹⁹ у жуков эти процессы, как правило, скоррелированы, что хорошо объясняется особенностями гормональной регуляции метаморфоза (см. ранее).

грудных ног, имеющих вид нерасчлененных сосочков, и исчезновение брюшных, упрощение расчленения сегментов. Наконец, наиболее ювенилизированные личинки Orussidae, перешедшие к паразитическому образу жизни, вообще лишены ног (как грудных, так и брюшных), максиллярных щупиков и каких-либо брюшных придатков, имеют одночлениковые антенны и губные щупики и нерасчлененные сегменты тела. Характерно, что этот ряд эволюции личинок пилильщиков совпадает с прогрессирующей адультизацией имаго: надставкой новых форм со все большей гетерономностью и подвижностью брюшка, совершенствованием яйцеклада и т.д.

Дальнейшее развитие это направление перестройки онтогенеза получает у *Arospita* в связи с прогрессивным развитием заботы о потомстве (паразитизм, общественный образ жизни). При этом начинает проявляться тенденция к вторичному уменьшению резкости разграничения процессов морфогенеза и роста между активными и покоящимися стадиями. Это становится возможным благодаря крайнему упрощению активных функций личинки, живущей внутри концентрированного пищевого субстрата. При этом рост в малой степени препятствует активному морфогенезу, а возможность обходиться без плотной кутикулы уменьшает необходимость линек. В результате к личиночной стадии, с одной стороны, переходит часть морфогенетических процессов, ранее проходивших в яйце (например, срастание зачатков нижней губы у ос). Этот комплекс морфогенетических перестроек не смещается в покоящийся предкуколочный период, как при обычной дезэмбрионизации развития, а начинает реализовываться в ходе личиночной жизни (при смене возрастов). В этот же период начинают происходить и ряд морфогенетических процессов, у предковых форм свойственных предкуколочной стадии, — еще у личинки начинают постепенно развиваться имагинальные диски ног и крыльев; для насекомых это — случай весьма резкой частичной гетерохронии, поскольку эти зачатки появляются на брюхоидной или еще более ранней личиночной стадии, в то время как, например, у жуков *Tenebrio* зачатки крыльев начинают развиваться на поздней сильфонидной стадии, а у нимф сверчков (или, например, у поденок, наиболее сходных по характеру развития с исходными формами для всех *Pterygota*) — на очень поздней посттолигоподной стадии.

Вторичное объединение морфогенетических процессов, ранее разделенных между яйцом и предкуколкой (и даже куколкой), наибольшей степени достигает у *Parasitica* [Расницын, 1965]. Ряд, демонстрирующий этот путь эволюции онтогенеза у перепончатокрылых, в деталях прослежен О.М. Ивановой-Казас [1952, 1961]. Этот ряд включает протоподных личинок, описанных ранее, и вершиной его из числа известных к настоящему времени форм является развитие *Prestwichia aquatica*, паразита яиц плавунцов [Иванова-Казас, 1952]. Сходный тип развития имеют *Trichogramma* (Silvestri, 1909), *Ophioneurus* [Ganin, 1896] и *Telenomus* [Коломиец, Коваленок, 1958]. Вышедшая из яйца личинка *Prestwichia* мешкообразна, без следов тагматизации и даже сегментации, не имеет оформленной нервной, кровеносной, дыхательной и выделительной систем. Постэмбриональное развитие личинки не сопровождается линьками, сохранились только куколочная и имагинальная линьки. Все внутренние органы, сегментация тела, ротовые части, антенны, глаза, конечности, половые придатки закладываются и развиваются до субимагоидного (куколочного) состояния на свободной личиночной стадии. В куколочный период они перемещаются из своего первоначального положения в постепенно растущей "имагинальной полоске" на брюшной стороне личинки в свое дефинитивное положение. Еще до наступления этого момента дегенерирует очень слабо развитая личиночная мускулатура и развивается имагинальная. В целом онтогенез *Prestwichia* представляет собой пример вторичной редукции

полного метаморфоза как такового путем практической утраты морфологически и поведенчески специфичной личиночной стадии. Здесь происходит вторичное объединение процессов морфогенеза и роста в ходе крайнего упрощения образа жизни личинки за счет развития заботы о потомстве.

Папилионоидная группа отрядов голометабола, наиболее близкая к сетчатокрылообразным [Историческое развитие..., 1980], возможно, в период своего становления характеризовалась водным образом жизни личинок. Об этом говорит и наличие водных личинок у части Mecoptera (Nannochoristidae) и предлагаемый приводный образ жизни первых скорпионниц. Водный образ жизни ведут почти все личинки ручейников и большинства более примитивных групп двукрылых (которые возникли как потомки скорпионниц). Можно предполагать, что личинки предковых форм папилионоидей были сходны по уровню дифференцировки с современными личинками вислоккрылок и ручейников, т.е. были промежуточными между сильфоидным и карабидным типами (имели шестичлениковые ноги, видимо, с одним коготком, отчлененную верхнюю губу, четырехчлениковые челюстные и двухчлениковые губные щупики, отчлененные и, возможно, расчлененные урогомфы). Переход личинок к скрытому обитанию в околководном детрите (как у некоторых современных скорпионниц) привел к некоторой дезэмбрионизации развития: личинки Mecoptera гораздо слабее дифференцированы, чем у вислоккрылок и ручейников, примерно соответствуют раннему сильфоидному типу. У них неявственно расчлененные грудные ноги, трехчлениковые, а иногда даже двухчлениковые челюстные и одно- и двухчлениковые губные щупики. Наиболее слабо дифференцированы личинки *Vogelia*, ведущие скрытый малоподвижный образ жизни (подо мхом) и являющиеся фитофагами. У них явственно трехчлениковые антенны (у других родов Mecoptera они четырехчлениковые), всего три простых глазка и отсутствуют брюшные ноги. У других наземных личинок Mecoptera, ведущих более активный образ жизни как сапро- и полифаги (и даже хищники), выражены брюшные ноги и глаза из многих компактно расположенных глазков. Оба эти признака представляют собой частичные гетерохронии, по-видимому, связанные со сменой среды обитания (ретардацию зачатков брюшных ног до более позднего по сравнению с полиподной эмбриональной стадией периода и, напротив, акцелерацию зачатка аппозиционного сложного глаза). В целом же уровень дифференцировки личинок *Panoplia* и *Vittacus*, видимо, ближе к исходному для отряда, а упрощение личинок *Vogelia* — результат дальнейшей более глубокой апоморфной дезэмбрионизации.

Личинки ручейников сравнительно однородны как по образу жизни, так и по уровню морфологической дифференцировки личинок, по нашему мнению, отвечающему предковому состоянию для папилионоидей. У них четырехчлениковые челюстные и двухчлениковые губные щупики, шестичлениковые ноги с одним коготком, сближенные глазки, урогомфы обычно имеются, нередко расчленены. Слабое развитие антенн в этой группе представляет собой пока трудно объяснимую частичную гетерохронию. Может быть, длинные антенны неудобны для поисков пищи в донном детрите, поскольку, например, у водных, но хищных личинок вислоккрылок эти придатки обладают нормальной длиной и расчленением.

Бабочки, вероятно, произошли от ручейников в начале мела (Историческое развитие..., 1980)²⁰. Возникновение этой группы было связано с выходом личинок

²⁰ По современным данным, бабочки возникли не позднее самого начала юры, и характер их отношений с ручейниками остается еще не вполне ясным [Меловой биоценотипический кризис..., 1988] (Прим. отв. ред.).

на сушу и специализацией их к фитофагии. По общему уровню дифференцировки гусеницы примерно соответствуют личинкам ручейников (что, кстати говоря, косвенно свидетельствует о вторичности дезэмбрионизации современных личинок скорпионниц). Некоторое ослабление грудных ног гусениц связано, по-видимому, с известным упрощением их функций. У ручейников ноги несут основную нагрузку при передвижении (причем нередко с домиком) и прикреплении к субстрату в быстротекущих водах. У гусениц функции и передвижения, и фиксации на растениях в значительной мере переходят к брюшным ногам, которые сохраняются у них в результате ретардации эмбрионального признака. Как уже говорилось, брюшные ноги есть и у личинки Месортега, однако у бабочек (гусениц) они сильнее дифференцированы, как и остальные придатки, нередко расчленены и часто вооружены венцом крючьев или щетинок. У гусениц молей минеров, обитающих внутри живых тканей растений, наблюдается довольно сильное упрощение строения, связанное с дезэмбрионизацией. Однако в целом чешуекрылые также сравнительно однородны по строению личинок, так что перестройки онтогенеза не наложили особенно сильного влияния на эволюцию этой группы.

Напротив, филогенез огромного отряда двукрылых, по-видимому, преимущественно определяется эволюцией образа жизни и связанной с этим морфологии их личиночной фазы [Ковалев, 1981]. Наиболее вероятный образ жизни личинок первых двукрылых, которые происходят, по-видимому, от примитивных *Mesoptera* [Историческое развитие..., 1980], — обитание и питание в полужидком околородном или болотном детрите, приведшие к значительной дезэмбрионизации развития группы. У личинок типулоидов — группы, наиболее близкой к формам, исходным для отряда [Ковалев, 1981], при развитой головной капсуле полностью отсутствуют ноги, антенны и щупики обычно одночлениковые, чаще всего отсутствуют глазки. Некоторое усложнение строения личинок, возможно, связанное с некоторой вторичной эмбрионизацией развития, наблюдается у форм, переходящих к более активному образу жизни. У свободноживущих личинок надсемейства *Chironomoidea* появляются усики из нескольких члеников и два-три простых глазка, а у перешедших к обитанию в наземном детрите бибионоидов — расчлененные щупики.

Несколько более дифференцированы по сравнению с исходными типуломорфами личинки *Tabanoidea* (имеют трехчлениковые антенны и сильно развитые ротовые части, а также явственные глазки) и *Asiloidea*, что, по-видимому, связано с некоторой эмбрионизацией развития в связи с хищничеством личинок и имаго (у имаго слепней на теплокровных). Очень сильно дезэмбрионизованы в связи с паразитическим образом жизни личинки *Bombyliidae*.

Более примитивные галлицы (*Cecidomyioidea*) имеют хорошо выраженную головную капсулу и двухчлениковые антенны. Из их числа у фитофагов галлообразователей строение личинок несколько упрощенное — редуцируются части ротового аппарата.

Высшие круглошовные двукрылые (*Cycloghapha*) демонстрируют наиболее высокую степень дезэмбрионизации развития. Они выходят из яйца на стадии, примерно соответствующей длинной зародышевой полоске жуков (см. выше). У них полностью отсутствует головная капсула, нет ни антенн, ни глаз, а из придатков головы развиты только ротовые крючья, гомологичные мандибулам, и одночлениковые нижнегубные щупики. Выход из яйца на столь ранней стадии, когда передние головные сегменты еще загнуты на дорзальную сторону зародышевой полоски, создает предпосылки для ацефализации личинок — состояния, когда сегменты, в типе образующие придатки головы, ввернуты в атриум (там же прикрепляются и основания ротовых крючьев) и наружное

положение занимает лишь нижняя губа, на уровне которой и происходит перегиб эмбриональной "головы". В условиях очень быстрого онтогенеза такое расположение головных сегментов создает известные преграды для дифференцировки придатков головы, несмотря на их новообразование из имагинальных дисков. Таким образом, имагинальные придатки головы высших двукрылых представляют собой пример интенсивного новообразования на фоне известной ювенильности строения их зачатков. Так, антенны имаго остаются шестичлениковыми. Мандибулы (ротовые крючья) сбрасываются при куколочной линьке, а поскольку их дифференцировка происходит на весьма ранней стадии, материал их зачатка, по-видимому, полностью расходуется на образование личиночных мандибул и у имаго эти придатки вообще отсутствуют. Характерный мускоидный хоботок имаго образуется за счет нижней губы и ее щупиков — единственных придатков, дифференцировка которых у личинки не препятствует их дальнейшему развитию в предкуколке благодаря наружному положению и типичному для этих придатков способу функционирования. Следы ювенилизации имаго выражаются и в малой дифференцировке брюшка, в котором замещение личиночных клеток имагинальными происходит в последнюю очередь — уже у куколки. Онтогенез высших двукрылых — один из сравнительно редких у насекомых примеров, когда ювенилизация личинок приводит не просто к надставке новых имагинальных стадий путем анаболий (о корреляции между дезэмбрионизацией развития и развитием анаболий у имаго см. ранее), а к возникновению некоторых совершенно новых морфологических адаптаций, которые становятся возможными благодаря задержке развития в предкуколке и куколке некоторых структур из-за их малой дифференцировки у личинки, т.е. очень резким частичным гетерохрониям. По-видимому, этот путь стал возможным благодаря очень ранней детерминации имагинальных тканей в гистобластах.

В целом, по-видимому, можно резюмировать [Тихомирова, 1979, 1981], что перестройки онтогенеза насекомых представляют собой весьма распространенный и универсальный механизм. Они вполне сопоставимы по результатам с мутагенезом, причем поставляемый ими материал для отбора гораздо более системно организован и допускает более прямую и быструю эволюцию соответствующих групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования позволяют сделать вывод, что в эмбриональном предкулолочном и кулолочном развитии насекомых обнаруживаются весьма полные рекапитуляции признаков самого разного таксономического ранга от видовых и родовых до уровня отряда и когорты. Как способ выявления этих рекапитуляций весьма перспективно использование аналогов ювенильного гормона, позволяющее выделять промежуточные морфогенетические стадии во внешне оформленном виде, проводить сквозные гомологии ряда органов и судить об их филогенезе.

Перестройки при полном метаморфозе не могут служить препятствием для выявления рекапитуляций, и их резкое углубление у высших групп олиgoneоптер является скорее следствием, чем причиной возникновения полного метаморфоза.

Наиболее характерный и ароморфный признак полного превращения насекомых — разделение, с одной стороны, периодов интенсивного питания и роста на свободной личиночной стадии, с другой — морфогенеза в яйце, предкулке и куколке, ставшее возможным благодаря совершенствованию системы гормональной регуляции метаморфоза. Основные морфологические различия имаго и особенно личинок разных групп насекомых определяются перекомбинацией в развитии этих периодов, т.е. относительно более ранним или, напротив, поздним выходом активных стадий их яйца или куколки.

Исходным типом развития для насекомых, видимо, можно считать археметаболию, путь развития полинеоптер — глубокая эмбрионизация всех личиночных и части нимфальных возрастов в связи со специализацией к обитанию в сухих и жарких условиях. Менее значительная эмбрионизация паранеоптер в сочетании с ювенилизацией имаго связана с паразитизмом и понижением активности в связи со специализацией к высасыванию соков растений. Резкое разделение функций личинок (питание и рост) и имаго (расселение и размножение) в сочетании с необходимостью переживать неблагоприятные условия среды в укрытиях предполагаются исходными для возникновения голометаболии, послужившей далее причиной расцвета класса.

Один из основных механизмов эволюции насекомых — перестройка индивидуального развития, которая возможна благодаря резервации в скрытых онтогенетических периодах стадий единого магистрального процесса морфогенеза, прерываемого активными стадиями на разных этапах.

ЛИТЕРАТУРА

- Белышев Б.Ф.* Стрекозы Сибири (Odonata). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. Т. 1, ч. 1 330 с.
- Берг Л.С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Л.С. Берг. Труды по теории эволюции. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. С. 95—311.
- Вишнякова В.Н.* Строение придатков брюшка мезозойских тараканов (Insecta, Blattodea) // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 174—186. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 130).
- Гиляров М.С.* Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 1. С. 26—36.
- Гиляров М.С.* Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 280 с.
- Гиляров М.С.* Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 11. С. 1683—1697.
- Гиляров М.С.* Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии // Там же. 1966. Т. 45, вып. 1. С. 3—52.
- Гиляров М.С.* Относительная продолжительность разных стадий онтогенеза у насекомых // III Совещ. "Темп индивидуального развития животных". М., 1970. С. 15—16.
- Гормональная регуляция развития насекомых / Под ред. В.И. Тобиаса, В.И. Булова. 1983. 182 с. (Тр. ВЭО; Т. 64).
- Давыдова Э.Д.* О развитии крыльев у светляков *Lampyrus noctiluca* L. и *Phausis splendidula* Lec. (Coleoptera, Lampyridae) // Зоол. журн. 1965. Т. 44, № 5. С. 693—705.
- Давыдова Э.Д.* Крыловая мускулатура светляков (Coleoptera, Lampyridae) с различной степенью редукции элитр и крыльев // Там же 1966. Т. 45, № 7. С. 1023—1032.
- Давыдова Э.Д.* Экологические и морфологические причины редукции крыльев у лампирид (Lampyridae, Coleoptera) // Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М.: Наука, 1968. С. 58—72.
- Ежиков И.И.* К вопросу о морфологическом строении яйцеклада и жала насекомых // Тр. НИИЗ МГУ. 1925. № 1. С. 141—153.
- Ежиков И.И.* Метаморфоз насекомых // Тр. Тимиряз. ин-та. М., 1929. 52с.
- Ежиков И.И.* Некоторые соображения о типах развития многоклеточных из яйца // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1936а. Т. 2, № 1. С. 399—401.
- Ежиков И.И.* Метаморфоз, скрытое и прямое развитие // Успехи соврем. биологии. 1936б. Т. 5, вып. 3. С. 479—490.
- Ежиков И.И.* Соотношение онтогенеза и филогенеза // Там же. 1939а. Т. 11, вып. 2. С. 217—239.
- Ежиков И.И.* О типах развития многоклеточных из яйца // Сб. памяти акад. А.Н. Северцова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939б. Т. 1. С. 261—280.
- Ежиков И.И.* "Протерогенез" Шиндевольфа // Успехи соврем. биологии. 1940. Т. 13, вып. 1. С. 164—167.
- Ежиков И.И.* Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении у насекомых // Тр. Ин-та морфологии животных. 1953а. Вып. 8. С. 130—153.
- Ежиков И.И.* К организации чехлоносок рода *Fumea* (Lepidoptera, Psychidae) // Там же. 1953б. Вып. 8. С. 154—169.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов Трахейные и хелицеровые // Тр. ПИН АН СССР. 1978. Т. 165. 200 с.
- Захваткин А.А.* Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1949.
- Захваткин А.А.* К вопросу о происхождении личинки *Holometabola* // Сб. науч. работ. М.: Изд-во МГУ, 1953. С. 195—204.
- Захваткин Ю.А.* Эмбриология насекомых. М.: Выш. шк., 1975. 328 с.
- Иванов А.В.* Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965.
- Иванов П.П.* Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О.М.* Постэмбриональное развитие *Prestwichia aquatica* (Hymenoptera) // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1952. Т. 71, № 4. С. 165—213.

- Иванова-Казас О.М.* Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 266 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 370 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинночелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. 321 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978а. 166 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука, 1978б. 166 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука, 1981. 207 с.
- Иванова-Казас О.М., Иванова Н.А.* Метаморфоз нового пилильщика *Pontania carpaе* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). 1. Гиподерма // Энтомол. обозрение. 1964. Т. 43, № 2. С. 309—326.
- Ивановский А.Б.* Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 78 с.
- Историческое развитие класса насекомых / Под. ред. Б.Б. Родендорфа, А.П. Расницына. М.: Наука, 1980. 269 с.
- Камшилов М.М.* Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Ковалев В.Г.* Эволюция образа жизни личинок двукрылых // Вопр. общ. энтомологии. 1981. С. 128—121 (Тр. ВЗО; Т. 63).
- Ковалев В.Г.* Этапы и факторы исторического развития фауны // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 138—153.
- Кожанчиков И.В.* К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1946. № 2. С. 171—182.
- Коломиец Н.Г., Коваленок А.В.* Биология яйцеда *Telenomus gracilis* Mayr. (Hymenoptera, Scelionidae) // Изв. СО АН СССР. 1958. № 10. С. 96—106.
- Крыжановский Г.С.* Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития // Сб. памяти акад. А.Н. Северцова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 281—366.
- Крыжановский О.Л., Рейхардт А.Н.* Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 5, вып. 4: Жуки надсемейства Histeroidea. 434 с.
- Куаффе А.* *Sectophilonthus* — новый для Палеарктики замечательный род трибы *Philonthini* (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 2. С. 195—201.
- Макаров Р.Р.* Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) // Там же. 1968. Т. 47, вып. 3. С. 348—359.
- Макаров Р.Р.* Некоторые особенности жизненных циклов *Euphausiidae* // Там же. 1971. Т. 50, вып. 2. С. 193—197.
- Мартынов А.В.* Очерки геологической истории отрядов насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 149 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 7, вып. 4).
- Матвеев В.А., Тихомирова А.В.* Смена населения стафилинид (Staphylinidae) на вырубках ельников в Марийской АССР // Экология. 1975. № 6. С. 73—78.
- Махотин А.А.* К явлениям редукции в морфологии imagines зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.) // Докл. АН СССР. 1936. Т. 11, № 9. С. 396—398.
- Махотин А.А.* К явлениям редукции в морфологии imagines пяденицы-обдирало (*Egannis defoliaria* Cl.) // Там же. 1940. Т. 28, № 8. С. 761—763.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. 230 с.
- Мельников О.А.* О морфогенезе проктодеума насекомых в связи с тагмозисом их тела // Зоол. журн. 1974. Т. 36, № 11. С. 1683—1697.
- Мечников И.И.* Избранные биологические произведения. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 797 с.
- Милейковский С.А.* Некоторые проблемы экологии размножения морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. 1961. Т. 3(7). С. 147—160.
- Милейковский С.А.* Личинки (преимущественно Polychaeta и Gastropoda) и экология нереста морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием на примере Баренцового, Белого, Норвежского морей и Гольфстрима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965.
- Мирзоян Э.М.* Развитие учения о рекапитуляции. М.: Наука, 1974. 368 с.
- Никитский Н.Б.* Морфология личинок и образ жизни *Nemosoma* Latr. (Col. Trogossitidae) — хищников короедов Северо-Западного Кавказа // Зоол. журн. 1974. Т. 53, № 4. С. 563—568.
- Новак В.* Вопросы филогенеза насекомых с превращением с точки зрения данных о гормонах метаморфоза // Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40. С. 5—18.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, 1965. 667 с.

- Определитель обитающих в почве личинок насекомых / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1964. 919 с.
- Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые / Под ред. Б.Б. Родендорфа. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 560 с.
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. III. Зрительные доли // Энтомол. обозрение. 1960. Т. 39, вып. 1. С. 86—105.
- Панов А.А. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. IV. Обонятельный центр // Там же. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 259—271.
- Панов А.А. Происхождение и судьба нейробластов, нейронов и клеток нейроглии в центральной нервной системе китайского дубового шелкопряда // Там же. 1963. Т. 42, вып. 2. С. 337—350.
- Поливанова Е.Н. Значение анатомических признаков для систематики и выяснения филогенетических взаимоотношений клопов-щитников (Pentatomoidea) // Тр. ин-та морфологии животных АН СССР. 1959а. Вып. 27. С. 201—220.
- Поливанова Е.Н. Особенности онтогенеза пентатомид (Hemiptera, Pentatomoidea) и его значение для их систематики и филогении // The ontogeny of insects: Acta Symposii de evolutione insectorum. Praha, 1959b. P. 75—81.
- Поливанова Е.Н. Эндокринные органы и линьки в эмбриогенезе насекомых // Чтения памяти А.Н. Холодковского. Л.: Наука, 1972. С. 3—15.
- Поливанова Е.Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М.: Наука, 1982. 240 с.
- Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. М.: Наука, 1969. 240 с.
- Потоцкая В.А. Морфоэкологические типы личинок Staphylinidae // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. С. 102—103.
- Потоцкая В.А. Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) Европейской части СССР. М.: Наука, 1967. 120 с.
- Поярков Э.О. Опыт теории куколки насекомых с полным превращением // Тр. Русск. энтомол. о-ва. 1914. Т. 41, № 1. С. 1—51.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Расницын А.П. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых // Энтомол. обозрение. 1965. Т. 44, № 3. С. 476—485.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с.
- Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975. 134 с.
- Расницын А.П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 4. С. 543—555.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с.
- Родендорф Б.Б. Особенности онтогенеза и их значение в эволюции насекомых // The ontogeny of insects: Acta Symposii de evolutione insectorum. Praha, 1959. P. 56—60.
- Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины, 1924.
- Спенсер Г. Основания биологии. СПб., 1899. Т. 1. 270 с.
- Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука, 1966. 128 с.
- Титова Л.К. Особенности роста эмбриональных и дифференцированных тканей у личинки *Lina populi* // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27, № 7. С. 759—761.
- Титова Л.К. Особенности роста ларвальных и эмбриональных элементов у *Pieris brassicae* // Там же. 1940б. Т. 27, № 7. С. 762—765.
- Тихомирова А.Л. Отличительные признаки некоторых зерновок в преимагинальных стадиях развития // Экспресс-информ. Центр. лаб. по карант. раст. МСХ СССР. 1965. № 11. С. 1—12.
- Тихомирова А.Л. Фауна стафилинид и их распределение по типам сельскохозяйственных угодий агробиостанции МГУ "Чашниково" Московской области // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. С. 135—136.
- Тихомирова А.Л. Некоторые сравнительные данные по экологии и поведению жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 12. С. 1785—1798.
- Тихомирова А.Л. Жуки-стафилиниды юры Каратау // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968а. С. 139—154.
- Тихомирова А.Л. Новые и малоизвестные Paederinae (Coleoptera, Staphylinidae) фауны СССР // Тр. Зоол. музея МГУ. 1968б. Т. 11. С. 195—204.
- Тихомирова А.Л. Сравнительные данные по гитропреферендуму стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоол. журн. 1968в. Т. 47, вып. 10. С. 1498—1505.
- Тихомирова А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид. М.: Наука, 1973. 191 с.
- Тихомирова А.Л. Строение личинок жуков в свете эмбрионизации и дезэмбрионизации // Материалы VII съезда ВЭО. Л.: Наука, 1974а. С. 133—134.
- Тихомирова А.Л. Дезэмбрионизация как механизм филогенетических преобразований в отряде жуков // Журн. общ. биологии. 1974б. Т. 35, вып. 4. С. 620—630.
- Тихомирова А.Л. Строение личинок стафилинид в свете явлений эмбрионизации и де-

эмбрионизации // Зоол. журн. 1974в. Т. 53, вып. 8. С. 1187—1195.

Тихомирова А.Л. Формирование генитального аппарата в скрытых стадиях онтогенеза *Tenebrio molitor*, выявленных с помощью аналогов ювенильного гормона // Там же. 1975. Т. 54, вып. 12. С. 1810—1818.

Тихомирова А.Л. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм филогенетических преобразований // Журн. общ. биологии. 1976а. Т. 37, вып. 4. С. 584—599.

Тихомирова А.Л. Новые виды стафилинов рода *Lathrobium* Grav. (Coleoptera, Staphylinidae) фауны СССР // Энтомол. обозрение. 1976б. Т. 55, вып. 3. С. 610—620.

Тихомирова А.Л. О статусе *Sectophilonthus rossicus* Coiff. (Col. Staphylinidae) // Тр. Междунар. симпоз. по фауне Средней Европы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977а. С. 99—100.

Тихомирова А.Л. Перестройка онтогенеза жуков при адаптации к хищничеству и фитофагии // Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977б. С. 179—188.

Тихомирова А.Л. Роль гормональной ювенилизации в формировании видовых признаков у насекомых (на примере жуков стафилинид) // Докл. АН СССР. 1978. Т. 240, № 5. С. 1258—1261.

Тихомирова А.Л. Новый сравнительно-онтогенетический подход к изучению морфологии и филогении насекомых // Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979. С. 162.

Тихомирова А.Л. Роль процессов перестройки онтогенеза в эволюции насекомых // Вопр. общ. энтомологии. 1981. С. 4—6. (Тр. ВЗО; Т. 63).

Тихомирова А.Л. О гомологии члеников личиночной и имагинальной ног насекомых с полным превращением (на примере *Tenebrio molitor*) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 4. С. 530—539.

Тихомирова А.Л., Мельников О.А. О содержании стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в лаборатории // Там же. 1975. Т. 54, № 3. С. 441—448.

Тихомирова А.Л., Расницын А.П. Рекапитуляция в онтогенезе *Dolichovespa saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) // Там же. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 1010—1023.

Тихомирова А.Л., Филатова Л.Д. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) береговых выбросов южной части Тихоокеанского побережья СССР // XIV Тихоокеанск. науч. конгр. Хабаровск, 1979. С. 48—49.

Федотов Д.М. О регрессивных явлениях у некоторых крупных форм чехлоносок // Докл. АН СССР. 1939. Т. 24, № 6. С. 613—616.

Чернов Ю.И. Структура животных населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.

Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР. М.: Наука, 1983. С. 464—479.

Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни // Макроэволюция: Матер. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. М.: Наука, 1984. С. 170.

Шаров А.Г. Развитие щетинкохвосток (*Thysanura*, *Apterygota*) в связи с проблемой филогении насекомых // Тр. Ин-та морфологии животных. 1953. Вып. 8. С. 63—127.

Шаров А.Г. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // Энтомол. обозрение. 1975. Т. 36, № 3. С. 369—376.

Шаров А.Г. О структуре конечностей и способности передвижения *Monura* и *Thysanura* // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, № 4. С. 733—736.

Шаров А.Г. Элементы протометаболизма в постэмбриональном развитии некоторых ископаемых и современных насекомых // The ontogeny of insects: Acta Symposii de evolutione insectorum. Praha, 1959. P. 61—63.

Шилунов Ф.Я. Организованность биосферы. М.: Наука, 1980. 291 с.

Шижин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 38—54.

Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935а. С. 8—60.

Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка // Там же. 1935б. С. 75—84.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.

Шмидт Г.А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М.: Наука, 1968. 232 с.

Штейнберг Д.М. Регуляционные процессы при метаморфозе у жуков // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1949. Т. 20. С. 207—288.

Штейнберг Д.М. Сравнительная оценка регенерационных возможностей у насекомых // Зоол. журн. 1950. Т. 29, № 3. С. 267—276.

Штейнберг Д.М. Потенции тканей насекомых в онтогенезе // The ontogeny of insects: Acta Symposium de evolutione insectorum. Praha, 1959. P. 45—49.

Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы. СПб., 1905—1916. 1024 с.

Abdullah M. *Sectophilonthus* Tottenham (Staphylinidae), teratology involving the aedeagus in Coleoptera, and a new or little known point of view // Dtsch. entomol. Ztschr. N.F. 1970. Bd. 22. S. 11—111; 207—214.

- Abdullah M.* Juvenile hormone morphogenetic activity of sesquiterpenoides in last stage larvae of *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) // Entomol. exp. et appl. 1972. Vol. 15, N 4. P. 411—416.
- Adams J.A.* The early instars of the firebrat *Thermobia domestica* (Packard) (Thysanura) // Proc. Iowa Acad. Sci. 1933. Vol. 40. P. 217—219.
- Ando H., Okada M.* Embryology of the butterfly-bursten sawfly *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studies by external observation // Acta hymenopterol. 1958. Vol. 1. P. 55—62.
- Anglas J.* Observations sur les métamorphose internes de la guêpe et de l'abeille // Bull. sci. France et Belg. 1901. Vol. 34. P. 363—473.
- Ashburner M.* Effects of juvenile hormone on adult differentiation of *Drosophila melanogaster* // Nature. 1970. Vol. 227, N 5254. P. 187—189.
- Aspöck H., Rausch H., Aspöck U.* Untersuchungen über die Ökologie der Raphidiopteren Mitteleuropas // Ztschr. angew. Entomol. 1974. Bd. 76, N 1. S. 1—30.
- Bautz A.-M.* Histogénèse de l'épiderme abdominal de la mouche *Calliphora erythrocephala* // Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101, N 5. P. 965—966.
- Bearends G.P., Bearends von Roon J.M.* Embryological and ecological investigations on the development of the eggs of *Ammophila campestris* // Tijdschr. entomol. 1949. Vol. 92. P. 53—112.
- Berlese A.* Le Coccinele Italiane viventi sulgi agrumi. Pt. III // I Diaspitti Riv. Patol. veg. 1896. Vol. 4. P. 203—447.
- Berlese A.* Intorno alle metamorfosi negli insetti // Redia. 1913. T. 9. P. 121—138. // Redia. 1913. T. 9. P. 121—138.
- Bernays E.A.* Evolutionary contrasts in insect: nutritional advantages of holometabolous development // Physiol. Entomol. 1986. Vol. 11. P. 377—382.
- Bernhard F.* Recherches sur la morphogénèse des yeux composés d'Arthropodes // Bull. biol. France et Belg. 1937. Suppl. 23. P. 1—162.
- Bhaskaran G.* Inhibition of imaginal differentiation in *Sarcophaga bullata* by juvenile hormone // J. Exp. Zool. 1972. Vol. 182, N 1. P. 127—141.
- Birmingham L.* Boundaries of differentiation of cephalic imaginal discs in *Drosophila* // Ibid. 1942. Vol. 91, N 3a. P. 345—363.
- Bitsch J.* Observations sur le développement postémbryonnaire des machlides (Insecta, Thysanura) // Trav. Lab. zool. et Stat. aquic. grimaldi Fac. Sci. Dijon. 1964. Vol. 54. P. 1—17.
- Blackith R.E., Davies R.G., Moy E.A.* A biometric analysis of development in *Dysdercus fasciatus* Sign. (Hemiptera, Pyrrhocoridae) // Growth. 1963. Vol. 27. P. 317—334.
- Blackwelder R.E.* Morphology of the coleopterous family Staphylinidae // Smithsonian Misc. Collect. 1936. Vol. 94, N 3. P. 2—202.
- Blaustein W.* Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1935. Bd. 30. S. 333—354.
- Bodenstein D.* Zur Frage der Bedeutung hormoneller Beziehungen bei der Insectenmetamorphose // Naturwissenschaften. 1933. Bd. 21. S. 861—863.
- Bodenstein D.* Beintransplantationen an Lepidopteren-Raupen. I. Transpl. zur Analyse der Raupen und Puppenhäutung // Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1933a. Bd. 128. S. 564—583.
- Bodenstein D.* Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine // Ibid. 1935. Bd. 133. S. 156—192.
- Bodenstein D.* Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. I. Kombinierte schnürungs- und transplantations- Experimente an *Drosophila* // Ibid. 1938a. Bd. 137. S. 475—505.
- Bodenstein D.* Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. II. Entwicklungsrelationen in verschmolzenen Puppenteilen // Ibid. 1938b. Bd. 137. S. 636—660.
- Bodenstein D.* Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. II. Entwicklung der Ovarien im thoraxlosen Puppenabdomen // Biol. Zentr.-Bl. 1938c. Bd. 58. S. 329—332.
- Bodenstein D.* The postembryonic development of *Drosophila* // Biology of *Drosophila*. N.Y., 1950. P. 275—363.
- Bodenstein D.* Studies on the humoral mechanisms in growth and metamorphosis of the cockroach, *Periplaneta americana*. III // J. Exp. Zool. Phila. 1953a. Vol. 124, N 1. P. 105—115.
- Bodenstein D.* Endocrine control of metamorphosis with special reference to Holometabola // Proc. IX Intern. Congr. Entomol. Amsterdam. 1953 b.
- Boletzky S.V.* Zur Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*. O. joubini und O. briareus // Rev. suisse. zool. 1969. Vol. 76, N 3. P. 716—726.
- Börner E.* Die Verwandlung der Insecten // Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin, 1909. S. 291—311.
- Bott R.* Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus notator* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1928. Bd. 10. S. 207—306.
- Boving A.G., Craighead F.C.* An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera // Entomol. Amer. N.S. 1930/1931. Vol. 11, N 1. 351 p.
- Brain M.V.* Caste differentiation in social insects //

Symp. Zool. Soc. London. 1965. Vol. 14, P. 13—38.

Bryant P.J. Determination and pattern formation in the imaginal discs of *Drosophila* // *Curr. Top. Develop. Biol.* 1974. Vol. 8. P. 41—80.

Butler H. The labrum of the Odonata // *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 1904. Vol. 30. P. 111—133.

Carpenter F.M. The lower Permian insects of Kansas. Pt. 7. The order Protopterlaria // *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.* 1935. Vol. 70, N 4. P. 103—146.

Carrière J., Bürger O. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) in Ei // *Nova acta abhandl. Kaiser Leopold. Carol. Akad. Naturforsch.* 1898. Bd. 69, N 2. S. 255—420.

Chen S.H. Evolution of the insect larva // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1946. Vol. 97, N 7. P. 381—404.

Chen S.H. The origin and evolution of the class Insecta // *Acta entomol. sin.* 1955. Vol. 5. P. 1—43.

Clements A.N. The physiology of mosquitoes // *Intern. Ser. Monogr. Oxford*, 1963. N 17. 393 p.

Cloudsley-Thompson J.L. The growth stages of *Arixenia* (Dermoptera) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London. A.* 1959. Vol. 34. P. 139—140.

Coiffait H. Tableau de détermination des Philonthus de la région paléarctique occidentale (Col. Staphylinidae) // *Ann. Soc. entomol. France. N.S.* 1967. Vol. 3. P. 381—450.

Constantineanu M.J. Der Aufbau der Sehorgane bei den in Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von *Culex* // *Zool. Jb. Anat.* 1930. Bd. 52. S. 253—346.

Corbet P. The development of the labium of *Sympetrum striolatum* (Sharp.) (Odonata) // *Entomol. Mon. Mag.* 1951. Vol. 87. P. 289—296.

Critchley B.R., Campion D.G. Effects of synthetic juvenile hormone and a juvenile hormone analogue, methyl farnesoatedihydrochloride on pupal development on the yellow mealworm *Tenebrio molitor* L. // *Bull. Entomol. Res.* 1971. Vol. 61. P. 293—297.

Crossley A.C.S. Transformation in the abdominal muscles of the blue blow fly *Calliphora erythrocephala* // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* 1965. Vol. 14. P. 89—110.

Crowson R.A. The natural classification of the families of Coleoptera. L., 1955. 183 p.

Crowson R.A. The phylogeny of Coleoptera // *Annu. Rev. Entomol.* 1960. Vol. 5. P. 111—134.

Crowson R.A. A review of the classifications of Cleroidea with descriptions of the new genera of Peltidae and several new larval types // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1964. Vol. 116. P. 275—327.

Crowson R.A. Classification and biology. L.: Heinemann, 1970. 350 p.

Cruz-Landium C., Hofling J.E. The postembryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Hym. Apidae). V. Development of the nervous system // *Pap. avuls. zool.* 1972. Vol. 26, N 10. P. 137—147.

Davies R.G. The terminology of the juvenile phases of insects // *Trans. Soc. Brit. Entomol.* 1958. Vol. 13, N 2. P. 25—36.

Davies R.G. The postembryonic development of *Hemimerus vicinus* Rehn. and Rehn. (Dermoptera: Hemimeridae) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London. A.* 1966. Vol. 41, N 4/6. P. 67—77.

De Beer G. Embryology and evolution. Oxford, 1930. 116 p.

Deegener P. Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten, während der Metamorphose. T. II. *Malacosoma castrensis* L. // *Zool. Jb. Anat.* 1908. Bd. 6. H. 26. S. 45—182.

Delany M.J. A study on the postembryonic development of *Machiloides delanyi* Wygodzinsky (Thysanura: Meinertellidae) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London. A.M.I.* Vol. 36, N 3/4. P. 81—87.

Du Bois A.M., Geigy R. Beiträge zur Oekologie, fortpflanzungs Biologie und Metamorphose von *Sialis lutaria* L. // *Rev. suisse zool.* 1935. Vol. 42, N 6. P. 169—248.

Eassa J.E.E. The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae* // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1953. Vol. 104, N 3. P. 39—50.

Edwards J.G. The morphology of the male terminalia of beetles, belonging to the genus *Priacma* (Cupesidae) // *Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg.* 1953. Vol. 29. P. 1—2.

Edwards J.S. Postembryonic development and regeneration of the insect nervous system // *Adv. Ins. Physiol.* 1969. Vol. 6. P. 97—137.

Egelhaaf A., Berndt P., Kütke H.-W. Mitosenverteilung und 3H-Thymidin-Einbau in der proliferierenden Augenalage von *Ephestia kuehniella* // *Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* 1975. Bd. 178, H. 2. S. 185—202.

Emden F.J. van. Larvae of British beetles. 1—7 // *Entomol. Mon. Mag.* 1939. Vol. 75. P. 257—273; 1940. Vol. 77. P. 177—127; 1941. Vol. 78. P. 206—272; 1942. Vol. 79. P. 209—223, 259—270; 1945. Vol. 81. P. 13—37; 1946. Vol. 83. P. 154—171; 1947. Vol. 84. P. 10; 1949. Vol. 85. P. 256—283.

Emden F.J. van A key to the genera of larval Carabidae (Col.) // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1942. Vol. 92. P. 1—99.

Emmert W. Entwicklungsleistungen abdominaler Imaginalscheiben von *Calliphora erythrocephala* // *Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* 1972. Bd. 169, H. 2. S. 87—133.

Enzmann E.V., Haskins C.P. The development of

the imaginal eye in the larva of *Drosophila melanogaster* // *J. Morphol.* 1938. Vol. 63. P. 63—72.

Finlayson L.H. Normal and induced degeneration of abdominal muscles during metamorphosis in the *Lepidoptera* // *Quart. J. Microsc. Sci.* 1956. Vol. 97, N 2. P. 215—233.

Fristrom D., Fristrom J.W. The mechanism of evagination of imaginal discs of *Drosophila melanogaster* // *Develop. Biol.* 1975. Vol. 43, N 1. P. 1—23.

Fristrom D., Fristrom J.W., Fekete E., Kuniyuky A.H. The mechanism of evagination of imaginal discs of *Drosophila melanogaster* // *Amer. Zool.* 1977. Vol. 17, N 3. P. 671—684.

Ganin M.S. Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten: // *Ztschr. wiss. Zool.* 1869. Bd. 19, H. 3. S. 381—451.

Gehring W., Seippel S. Die Imaginalzellen des Clypeo-Labrum und die Bildung des Rüssels von *Drosophila melanogaster* // *Rev. suisse zool.* 1967. Vol. 74, N 3. S. 589—596.

Geigy R. Beobachtungen über die Metamorphose von *Sialis lutaria* L. // *Mitt. Schweiz. entomol. Ges.* 1937. Bd. 17, H. 4. S. 144—157.

Geigy R., Rahm U.H. Beiträge zur experimentalen Analyse der Metamorphose von *Sialis lutaria* L. (Megaloptera) // *Rev. suisse zool.* 1951. Vol. 58. P. 408—413.

Gerould J.H. Periodic reversal of heart-beat in a chrysalids // *Science.* 1924. Vol. 60. P. 570—572.

Gerould J.H. Orders of insects with heart-beat reversal // *Biol. Bull.* 1933. Vol. 64. P. 424—431.

Giles E.T. The growth of the head capsule and antennae of *Anisoblabis littorea* (White) (Dermaptera: Labiduridae) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London A.* 1952. Vol. 27. P. 91—98.

Gonin J. Recherches sur la métamorphose des lepidoptères // *Bull. Soc. vaud. sci. natur.* 1894. Vol. 30. P. 89—139.

Goodbody L. Abbreviated development in a pinno-terid crab // *Nature.* 1960. Vol. 185, N 4714. P. 704—705.

Gould S.J. Ontogeny and phylogeny L., 1977. 501 p.

Gymer A., Edwards J.S. The development of the insect nervous system // *J. Morphol.* 1967. Vol. 123. P. 191—216.

Hadorn E., Bertani G., Gallera J. Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster* // *Roux' Arch. Entwicklunsmech. Org.* 1949. Bd. 144. S. 31—70.

Hakim R.S., Kafatos F.C. Cellular metamorphosis. II. The larval labial duct and its prospective adult fates in the tobacco hornworm // *Develop. Biol.* 1976. Vol. 49, N 2. P. 369—380.

Halbwachs M.C., Joly L., Joly P. Resultats d'implantation de "glandes ventrales" à *Locusta migratoria* // *J. Insect. Physiol.* 1957. Vol. 1 (2). P. 143—149.

Handlirsch A. Die postembryonale Entwicklung // *Chr. Schröder. Handb. Entomol.* 1927. Bd. 1. S. 1117—1185.

Hartnoll R.G. The zoical stages of the spider crab *Microphrys bicornutus* (Latr.) // *Annu. Mag. Natur. Hist.* 1964. Vol. 7, N 76. P. 241—246.

Hayashi N. On the larvae of three species of *Cephaloidea*, *Melandryidae* and *Pyrochroidae* occurring in Japan (Coleoptera: Cucujoidea) // *Insecta Matsumur.* 1963. Vol. 26, N 2. P. 108—114.

Hayashi N. On the larvae of some species of *Colydiidae*, *Tetratomidae* and *Aderidae* occurring in Japan (Coleoptera: Cucujidae) // *Kontyū.* 1972. Vol. 40, N 2. P. 100—111.

Henson H. The theoretical aspects of insect metamorphosis // *Biol. Rev.* 1946. Vol. 21. P. 1—14.

Herrick F.N. The abbreviated metamorphosis of *Alfeus* and its relation to the condition of life // *J. Hopkins Univ. Circ.* 1888. Vol. 7. P. 34—35.

Heymons R. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* // *Ztschr. wiss. Zool.* 1897. Bd. 62. S. 583—631.

Heymons R. Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderen Arthropoden // *Ergeb. Forstsch. Zool.* 1907. N 1. S. 137—188.

Heymons R. Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walker // *Zool. Jb. Suppl.* 1912. Bd. 15. S. 141—184.

Heymons R., Heymons H. Die Entwicklungsgeschichte von *Machilids* // *Verh. Dt. zool. Ges.* 1905. Bd. 15. S. 123—135.

Heywood R.B. Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis // *J. Insect Physiol.* 1965. Vol. 11. P. 413—430.

Hinton H.E. On the origin and function of the pupal stage // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1948. Vol. 99, N 2. P. 395—409.

Hinton H.E. Structure, function and distribution of the prolegs of *Panorpoidea* // *Ibid.* 1955. Vol. 106, N 13. P. 455—545.

Hinton H.E. Concealed phases in the metamorphosis of insects // *Sci. Progr.* 1958. Vol. 46. P. 260—275.

Horion A. Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer.

10. Staphylinidae. T. 2. Paederinae bis Staphylininae. Überlingen-Bodensee, 1965. 335 s.

Hufnagel A. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère // Arch. zool. 1918. Vol. 57. P. 47—202.

Hulst F.A. The histology of the musculature of *Culex pungens* during metamorphosis // Biol. Bull. 1906. Vol. 11, N 6. P. 277—304.

Hyde C.A.T. Regeneration, postembryonic induction and cellular interaction in the eye of *Periplaneta americana* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1972. Vol. 27, N 2. P. 367—379.

Ide F.P. Postembryonal development of Ephemeroptera (mayflies) // Canad. J. Res. 1935. Vol. 12. P. 433—478.

Illustrated Insect larve of Japan. Tokyo: Hokuryukan, 1959. 712 p.

Imms A.D. Recent advances in entomology. L.: Churchill, 1937. 431 p.

Iuga V.H. Deux morphogénèses différentes du sommet abdominal imaginal chez les insectes holometaboles // Trav. Mus. hist. natur. "Gr. Antipa". 1971. Vol. 11. P. 149—164.

Jeannel R. Ordre des Coléoptères // Traité zool. 1949. Vol. 9. P. 771—1075.

Jeannel R., Paulian R. Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre // Rev. franç. entomol. 1944. Vol. 11. P. 65—118.

Jeschikov I.I. Zur Frage über die Entstehung der vollkommener Verwandlung // Zool. Jb. Anat. 1929. Bd. 50, H. 4. S. 601—652.

Jeschikov I.I. Metamorphose, Cryptometabolie und directe Entwicklung // Zool. Anz. 1938. Bd. 144. S. 141—152.

Johansen H. Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. // Zool. Jb. Anat. 1893. Bd. 6. S. 445—480.

Johanson B. Studies on the degeneration of flight muscles in alate aphids // J. Insect Physiol. 1959. Vol. 3. P. 367—377.

Joly N. Note sur un nouveau cas d'Hypermétamorphose constaté chez le *Periplaneta virgo* à l'état de larve // Ann. sci. natur. Zool. 1872. P. 15.

Joly P. Le développement postembryonnaire des insectes // Traité zool. 1977. Vol. 8, N VA. P. 409.

Jusbachianz S. Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratyomyiden // Jenaische Ztschr. Naturwiss. 1910. Bd. 46 (N.F. 38). S. 681—736.

Kaiser P. Die Jukreforgane der Termiten im Kastendifferenzierungsgeschehen // Naturwissenschaften. 1955. Bd. 42 (10). S. 303—304.

Karawajew W.A. Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus* // Zs. Wiss. Zool. 1898. H. 64. S. 385—478.

Kasule F.K. The subfamilies of the larvae of Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the larvae of British genera of Steninae and Proteinae // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1966. Vol. 118, pt 18. P. 261—283.

Kasule F.K. The larval characters of some subfamilies of British Staphylinidae (Coleoptera) with key to the known genera // Ibid. 1968. Vol. 120, pt 4. P. 115—139.

Kasule F.K. The larval of Paederinae and Staphylininae (Coleoptera, Staphylinidae) with keys to the known British genera // Ibid. 1970. Vol. 122, pt 2. P. 49—80.

Kellogg V.L. The development and homologies of the mouth parts of insects // Amer. Natur. 1902. Vol. 36. P. 683—706.

Kim C.W. The differentiation centre including the development from larval to adult leg in *Pieris* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1959. Vol. 7. P. 512—582.

Kim C.W. On the use of the terms "Larva" and "Nymph" in entomology // Proc. Roy. Entomol. Soc. London A. 1960. Vol. 35, pt. 4/6. P. 61—64.

Kirchhoffer O. Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F. I // Arch. Naturges. 1970. Bd. 76, H. 1/2. S. 1—26.

Kolbe J.H. Ueber vorschnelle Entwicklung (Protheteile) von Puppen- und Imagoorganen bei Lepidopteren- und Coleopterenlarven, nebst Beschreibung einer abnormen Raupe des Kiefernspinners, *Dendrolimus pini* L. // Allg. Ztschr. Entomol. 1903. Bd. 8, H. 1/9. S. 25—30.

Korotneff A. Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei Metamorphose der Insekten // Biol. Centr.-Bl. 1872. Bd. 12. S. 261—265.

Kowalewsky A.O. Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden // Zool. Anz. 1885. N 188. S. 98—103; N 189. S. 123—128; N 190. S. 153—157.

Kowalewsky A.O. Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlanden förmigen Zellenstrangs der Musciden während der Metamorphose // Biol. Centr.-Bl. 1886. Bd. 6. S. 74—79.

Kowalewsky A.O. Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden // Ztschr. wiss. Zool. 1887. Bd. 45. S. 542—594.

Kühn A., Piepho H. Die Reaktionen der Hypodermis in der Versonchen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei *Ephestia kühniella* Z. // Biol. Centr.-Bl. 1938. Bd. 58. S. 13—51.

Köhler W. Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1932. Bd. 24, H. 3/4. S. 582—681.

Kuske G. Untersuchungen zur Metamorphose des

- Schmetterlingsbeines // Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1963. Bd. 157, H. 3. S. 212—302.
- Kuske G., Penners M.-L., Piepho H.* Zur Metamorphose des Schmetterlingsbeines // Biol. Centr.-Bl. 1961. Bd. 80, H. 3. S. 347—351.
- Lafont R.* Aspect biochimique et endocrines de la métamorphose des Lépidoptères // Bull. Soc. zool. France. 1976. Vol. 101, suppl. 5. P. 55—61.
- Laméere A.* La raison d'être des métamorphoses chez les insectes // Ann. Soc. entomol. Belg. 1900. Vol. 43. P. 619—636.
- Lam Soh Cheng.* Abbreviated development of a non marine crab, *Sesarma* (*Geosesarma*) perracae (*Brachyura*, *Grapsidae*) from Singapore // J. Zool. 1969. Vol. 158, N 3. P. 357—370.
- Larink O.* Zur Entwicklungsgeschichte von *Petrobius brevistylis* // Helgoland wiss. Meeresuntersuch. 1969. Bd. 19. S. 111—155.
- Lawrence P.A.* A clonal analysis of segment development in *Onconepeltus* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1973. Vol. 30, pt. 3. P. 681—699.
- Lengerken H.* Nachhinkende Entwicklung und ihre Folgeerscheinungen beim Mehlkäfer // Jena Ztschr. Naturwiss. 1932. Bd. 67. S. 260—273.
- Lew G.T.* Head characters of the Odonata with special reference to the development of compound eye // Entomol. Amer. N.S. 1934. Vol. 14. P. 41—97.
- Lindsay E.* The biology of the silverfish *Ctenolepisma longicaudata* Esch., with particular reference to its feeding habits // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1939. Vol. 52. P. 35—83.
- Lockshin R.A., Williams C.M.* Programmed cell death. V. Cytolytic enzymes in relation to the breakdown of the intersegmental muscles of silkworms // J. Insect Physiol. 1965. Vol. 11. P. 831—844.
- Ludtke H.* Die embryonale und postembryonale Entwicklung des Auges bei *Notonecta glauca* // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1940. Bd. 37, H. 1. S. 1—37.
- Ludwig C.E.* Embryology and morphology of the larval head of *Calliphora erythrocephala* (Meigen) // Microentomology. 1949. Vol. 14, pt. 3. P. 75—111.
- Lukoschus F.* Untersuchungen zur Metamorphose der Honigbiene (*Apis mellifera* L.) // Insect. soc. 1955. Vol. 2, N 2. P. 147—162.
- Lüscher M.* Social control of polymorphism in termites // Symp. Roy. Entomol. Soc. London. 1961. Vol. 1. P. 57—67.
- Lüscher M.* Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldaten bei der Termit *Kaloterms flavicollis* // Proc. IV Congr. IUSSI. Bern, 1969. P. 165—170.
- Lüscher M.* Environmental control of juvenile hormone secretion and caste differentiation in termites // Gen. and Comp. Endocrinol. Suppl. 1972. Vol. 3. P. 509—514.
- Madhavan M.M., Schneiderman H.A.* Histological analysis of the dynamics of growth of imaginal discs and histoblast nest during the larval development of *Drosophila melanogaster* // Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 1977. Bd. 183, N 4. P. 269—305.
- Mahmud-ul Ameen.* Metamorphosis of some of the organ systems in the fly *Ptychoptera albimana* // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1969. Vol. 121, N 6. P. 235—279.
- Makarov R.* On the larval development on the genus *Sclerocrangon* G.O. Sars (*Caridea*, *Crangonidae*) // Crustaceana. Suppl. 1968. Vol. 2. P. 27—37.
- Mäkel M.* Metamorphose und Morphologie des *Pseudococcus*-Mannchens mit besonderer Berücksichtigung des Skelettmuskelsystems // Zool. Jb. Anat. 1942. Bd. 67. S. 461—588.
- Mansour K.* The development of the adult mid-gut of Coleopterous insect und its bearing on systematics and embryology // Bull. Fac. Sci. Egyptian Univ. 1934. Vol. 2. P. 1—34.
- Marlatt C.L.* The periodical cicada // US Bur. Entomol. Bull. 1923. Vol. 71. P. 1—183.
- Matolin S.* Effects d'un analogue de l'hormone juvénile sur les embryons, de trois ordres d'insectes // Arch. zool. exp. et gén. 1971. Vol. 112, N 3. P. 505—509.
- Mehnerl E.* Biomechanik erschlossen aus dem Principe der Organogenese. Jena, 1898. 177 S.
- Melis A.* Tisanotteri Italiana Studio anatomomorphologico e biologico del Liorips dell'divo (*Liothrips oleae*" Costa) // Redia. 1935. Vol. 21. P. 99—118.
- Melnikov O.A., Rasnitsyn A.P.* Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: Das Acron // Beitr. Entomol. 1984. Bd. 34, H. 1. S. 3—90.
- Millar R.H., Hollis P.I.* Abbreviated pelagic life of Chilean and New Zealand oysters // Nature. 1963. Vol. 197, N 4866. P. 512—513.
- Misch D.W.* Alternation in subcellular structure of metamorphosing intestinal cells // Amer. Zool. 1965. Vol. 5. P. 699.
- Morris O.N.* Precocious development of adult characteristics in virus-infected *Lepidoptera* // J. Intern. Pathol. 1970. Vol. 16, N 2. P. 173—179.
- Muniz K., Barrera A.* *Rhopalotrichia dimidiata* Chevrolat, 1978: Estudio morfológico del adulto y descripción de la larva (—Ins. Col. Curcul.; Oxycoryninae) // Rev. Soc. mex. hist. natur. 1969. Vol. 50. P. 205—222.

- Murray F.V., Tiegs O.W.* The metamorphosis of *Calandra oryzae* // *Quart. J. Microsc. Sci.* 1935. Vol. 77, N 3. P. 405—495.
- Müller K.* Beiträge zur Biologie, Anatomie. Histologie und inneren Metamorphose der Thrips-Larven // *Ztschr. wiss. Zool.* 1927. Bd. 34. S. 201—240.
- Naef A.* Phylogenie der Tiere // *Handb. Vererbungswiss.* 1931. Bd. 3. 15 S.
- Novak V.J.A.* Hormonal control of the moulting process in Arthropods // *Gen. and Comp. Endocrinol. Suppl.* 1969a. Vol. 2. P. 439—450.
- Novak V.J.A.* Morphological analysis of the effects of juvenile hormone analogues and other morphogenetically active substances on 'embryos of *Schistocerca gregaria* Forsk // *J. Embryol. and Exp. Morphol.* 1969b. Vol. 21. P. 1—21.
- Novak V.J.A.* Insect hormones. L.: Chapman and Hall, 1975. 600 p.
- Obenberger J.* Entomologie. Praha: Naklad CSAV, 1958. Roč. 614 s.
- Oertel E.* Metamorphosis of the honeybee // *J. Morphol.* 1930. Vol. 50, N 2. P. 295—339.
- Oeser R.* Vergleichend-morphologischen Untersuchungen über der Ovipositor der Hymenopteren // *Mitt. Zool. Mus. Berlin.* 1961. Bd. 37, N 1. S. 3—124.
- Osborn H.* The habits of insects as a factor in classification // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1908. Vol. 1, N 1. P. 70—85.
- Paoli G.* Note sulla biologia e sulla filogenesi dei Meloidi (Coleoptera) // *Mem. Soc. entomol. ital.* 1938. Vol. 16. P. 71—96.
- Patay R.* Contribution à l'étude d'un Coléoptère (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Evolution des organes au cours du développement. Rennes, 1939. 145 p.
- Patten W.* Studies in the eyes of Arthropodes. I. Development of the eyes of *Vespa* // *J. Morphol.* 1887. Vol. 1. P. 194—226.
- Paulian R.* Les premiers états des Staphylinoidea // *Mém. Mus. nat. hist. natur.* 1941. Vol. 15. 361 p.
- Pearson M.J.* The abdominal epidermis of blowfly *Calliphora erythrocephala* // *J. Cell. Sci.* 1977. Vol. 28. P. 309—327.
- Pérez Ch.* Contribution à l'étude des métamorphoses // *Bull. sci. France et Belg.* 1903. Vol. 37. P. 195—425.
- Pérez Ch.* Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg. // *Arch. zool. exp. et gén. Ser. 5.* 1910. Vol. 4. 274 p.
- Pérez Ch.* Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.) // *Mém. Acad. roy. sci. Belg. Ser. 2.* 1912. Vol. 3. 101 p.
- Peterson A.* Larvae of insects. II. Columbus. (Ohio), 1960. 416 p.
- Phillips E.F.* Structure and development of the compound eye of the honeybee // *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 1905. Vol. 57. P. 123—157.
- Piepho H., Holz I.* Verjüngung des Mitteldarms von Schmetterlingen // *Biol. Centr.-Bl.* 1959. Bd. 78, H. 3. S. 417—424.
- Poodry C.A., Schneidermann H.A.* Intercellular adhesivity and pupal morphogenesis in *Drosophila melanogaster* // *Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* 1971. Bd. 168. S. 1—9.
- Poyarkoff E.O.* Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galerue de l'Orme) // *Arch. anat. microsc.* 1910. Vol. 12. P. 333—474.
- Prisner H.* Die Thysanopteren Europas. Wien, 1926. 775 S.
- Pulikovskiy N.* Metamorphosis of Deuterophlebia (Diptera, Deuterophlebiidae Edw.) // *Trans. Entomol. Soc. L.,* 1924. P. 45—63.
- Przibram H.* Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* // *Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org.* 1930. Bd. 122. S. 280—299.
- Przibram H., Megušar F.* Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* // *Ibid.* 1912. Bd. 34, H. 4. S. 680—741.
- Radtke A.* Hemmung der Verpuppung beim Mehlkäfer *Tenebrio molitor* L. // *Naturwissenschaften.* 1942. Bd. 30. S. 451—452.
- Reddy G., Krishnakumaran A.* Changes in the morphogenetic response of *Tenebrio molitor* pupae to juvenile hormone in relation to age // *J. Insect Physiol.* 1973. Vol. 19, N 4. P. 773—780.
- Reith F.* Die Entwicklung des *Musca*—Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche // *Ztschr. wiss. Zool.* 1925. Bd. 126, H. 2/3. S. 181—238.
- Reitter E.* Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Stuttgart, 1909. Bd. 2. 392 S.
- Robertson C.W.* The metamorphosis of *Drosophila melanogaster* including an accurately timed account of the principal morphological changes // *J. Morphol.* 1936. Vol. 59. P. 351—399.
- Roonwal M.L.* Studies on the embryology of the African Migratory locust. II // *Philos. Trans. B.* 1937. Vol. 227. P. 175—244.
- Rose M., Westermann I., Trautmann H., Schmielek P., Klauske I.* Juvenilhormonwirksame Verbindungen. I. Juvenilhormonwirkungen bei *Tenebrio molitor* L. Abhängigkeit von der Konzentration der hormonalen Substanz // *Ztschr. Naturforsch.* 1968. Bd. 23b, N 9. S. 1245—1248.
- Salensky W.* Études sur le développement des Annelides // *Arch. biol.* 1887. Vol. 6. P. 1—65, 589—654.

- Sass M., Kovács J.* Ultrastructural changes in the fat body cells of *Mamestra brassicae* (Noctuidae, Lepidoptera) during metamorphosis // *Ann. Univ. sci. Budapest. Sec. biol.* 1974. Vol. 16. P. 189—205.
- Sato Sh.* Structure and development of the compound eye of *Armigeres subpalatus* // *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 4.* 1960. Vol. 26. P. 227—238.
- Schlüter J.* Die Entwicklung der Flügel bei der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis* // *Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere.* 1933. Bd. 27, H. 3.
- Schmidt G.H.* Histologische Untersuchungen zur Metamorphose des Mitteldarmepithels von *Formica polyctena* // *Biol. Cent.-Bl.* 1964. 83, H. 6. S. 717.
- Schoeller J.* Recherches descriptives et expérimentales sur la céphalogenèse de *Calliphora erythrocephala* // *Arch. zool. exp. et gén.* 1964. Vol. 103, N 1. P. 1—1216.
- Schröder Sch.* *Handbuch der Entomologie.* Jena: Fischer, 1928. 1426 S.
- Schubiger G.* Anlageplan, Determinationszustand und Transdeterminationsleistungen der männlichen Vorderbeinsscheibe von *Drosophila melanogaster* // *Roux' Arch. Entwickl. mech. Org.* 1968. Bd. 160.
- Scudder G.G.E.* Comparative morphology of insect genitalia // *Annu. Rev. Entomol.* 1971. Vol. 16. P. 379—406.
- Sehnal F.* The juvenile hormone of insects // *Nova acta leopold. N.F.* 1984. Vol. 56, N 255. P. 251—266.
- Sharp D., Muir F.* The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera // *Trans. Entomol. Soc. London.* 1912. Vol. 60. P. 477—642.
- Shokita Shigemitsu.* Abbreviated larval development of a fresh-water prawn, *Macrobrachius shokitai* Fujino et Bada (Decapoda, Palaemonidae) from Iriomote Island of the Ryukyus // *Ann. Zool. Jap.* 1973. Vol. 46, N. 2. P. 111—126.
- Silvestri F.* Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* ecc // *Redia.* 1905. Vol. 2, N 1. P. 64—84.
- Silvestri F.* Contribuzioni alla conoscenza delgi Imenoteri parassiti // *Bull. Lab. zool. scuola super. agr. Portici.* 1909. Vol. 3. P. 29—85.
- Singh Y.N., Srivastava U.S.* Histomorphological changes in the brain and nerve cord of the indian wasp *Polistes herbaeus* Fabr. (Hymenoptera, Vespidae) during metamorphosis // *Zschr. Morphol. und Ökol. Tiere.* 1973. Bd. 75, H. 2. S. 125—135.
- Süz H.* *Planipennia* // *Biol. Tiere Dt.* 1931. Bd. 35, f. 33. S. 34—304.
- Smetana A.* *Drabčikoviti — Staphylinidae. I. Staphylininae.* Praha, 1958. 435 s. (Fauna ČSR; T. 12).
- Smith E.L.* Evolutionary morphology of external insect genitalia. Origin and relationships to other appendages // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1969. Vol. 62, N 5. P. 1051—1079.
- Smith L.W.* The biology of *Perla immarginata* Say // *Ibid.* 1913. Vol. 6. P. 203—212.
- Snodgrass R.E.* Anatomy and metamorphosis of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* Walsh // *J. Agr. Res.* 1924. Vol. 28, N 1. P. 1—36.
- Snodgrass R.E.* Principles of insect morphology. N.Y.; L., 1935. 667 p.
- Snodgrass R.E.* The metamorphosis of a fly head // *Smithsonian Misc. Coll.* 1953. Vol. 122, N 3. 25 p.
- Snodgrass R.E.* Insect metamorphosis // *Ibid.* 1954. Vol. 122, N 9. 124 p.
- Soha R., Sehnal F.* Inhibition of adult development in *Tenebrio molitor* by insect hormones and antibiotics // *J. Insect Physiol.* 1972. Vol. 18, N 2.
- Springetti A.* Influence of the king and queen on the differentiation of soldiers in *Kaloterme flavicollis* Fabr. // *Monit. zoll. ital.* 1970. Vol. 4. P. 99—105.
- Steel W.O.* A revision of the staphylinid subfamily Proteininae (Coleoptera), I // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London.* 1966. Vol. 188. P. 285—311.
- Steel W.O.* The larvae of genera of the Omaliinae (Coleoptera, Staphylinidae) with particular reference to the British fauna // *Ibid.* 1970. Vol. 122, N 1.
- Straub E.* Studien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung // *Arch. Naturgesch.* 1943. Bd. 12. S. 1—93.
- Suter P.* Untersuchungen über Körperbau Entwicklungsgang und Rassdifferenzierung der Kommaschiedlaus, *Lepidosaphes ulmi* L. // *Mitt. Schweiz. entomol. Ges.* 1932. Bd. 15. S. 347—420.
- Sweetman H.L., Whittemore F.W.* The number of molts of the firebrat (*Lepismatidae*, *Thysanura*) // *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.* 1937. Vol. 32. P. 117—120.
- Tanner V.M.* A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera // *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 1927. Vol. 53. P. 5—50.
- Taylor H.U., Truman J.W.* Metamorphosis of the abdominal ganglia of the tobacco hornworm, *Manduca sexta* // *J. Comp. Physiol.* 1947. Vol. 90. P. 367.
- Tchang Yung-Tai.* Recherches sur l'histogénèse et l'histologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella*) // *Bull. biol. France et Belg. Suppl.* 1929. Vol. 12. 144 p.
- Thompson T.E.* Direct development in a nudibranch, *Coldina laevis*, with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 1967. Vol. 47, N 1. P. 1—22.
- Thorson G.* Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* 1950. Vol. 25, N 1. P. 1—45.
- Tichomirova A.L.* Ecological features and evolution

- of Staphylinidae // Proc. XIII Intern. Congr. Entomol. Moscow, 1968. М.: Наука, 1971. Т. 1. С. 565.
- Tichomirova A.L.* A new about Sectophilonthus rossicus Coiff. (Coleoptera, Staphylinidae) // VII Междунар. симпоз. по энтомофауне Средн. Европы. Л.: Наука. Ленингр. отд., 1979. С. 192.
- Tichomirova A.L., Melnikov O.A.* The late embryogenesis of Staphylinidae and nature of aleocharo- and staphylinomorphous larvae // Zool. Anz. 1970. Vol. 184, H. 1/2. S. 76—87.
- Tiegs O.W.* Researches on the insect metamorphosis // Trans. Roy. Soc. S.Austral. 1922. Vol. 46. P. 319—327.
- Tillyard R.J.* The biology of dragonflies. Cambridge, 1917. 396 p.
- Tottenham C.E.* Studies in the genus Philonthus Stephens (Coleoptera) // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1949. Vol. 100. P. 291—362.
- Tower W.L.* The origin and development of the wings of Coleoptera // Zool. Jb. Anat. 1903. Bd. 17.
- Trager W.* The relation of cell size to growth in insect larvae // J. Exp. Zool. 1935. Vol. 71. P. 489.
- Trager W.* Cell size in relation to the growth and metamorphosis of mosquito *Aedes aegypti* // Ibid. 1937. Vol. 76, N 3. P. 447—489.
- Ueno S.J.* Blind aquatic beetles of Japan, with some accounts of the fauna of Japanese subterranean waters // Arch. Hydrobiol. 1957. Vol. 53, N 2. P. 250—296.
- Umbach W.* Entwicklung und Bau des Komplexauges der Mehlmotte *Ephestia kühniella* // Ztschr. Morphol. uns Ökol. Tiere. 1934. Bd. 28.
- Verhoeff K.W.* Studien über Organisation der Staphylinoida. II. Primitiver und adaptiver Larventypus // Ztschr. wiss. Insektenbiol. 1917. Bd. 13. S. 105—109.
- Verson E.* Zur Entwicklung des Verdauungskanal bei *Bombyx mori* // Ztschr. wiss. Zool. 1905. Bd. 82.
- Waddington C.H., Perry M.M.* The ultrastructure of the developing eye of *Drosophila* // Proc. Roy. Soc. London B. 1969. Vol. 153. P. 155—178.
- Wahl B.* Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheibe in Thorax and Abdomen von *Eristalis* // Ztschr. wiss. Zool. 1901. Bd. 70.
- Wahl B.* Über die Kopfbildung cyclorapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes // Arb. zool. Inst. Univ. Wien. 1914. Bd. 20. S. 159—272.
- Walker K.* The ecology and distribution of *Halicarcinus lacustris* (Brachyura: Hymenosomatidae) in Australian inland waters // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1969. Vol. 20, N 2. P. 163—173.
- Weber H.* Biologie der Hemipteren. B., 1930.
- Weismann A.* Die Entwicklung der Dipteren im Ei, etc. // Ztschr. wiss. Zool. 1863. Bd. 13. S. 107—220.
- Weismann A.* Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga camaria* // Ibid. 1864. Bd. 14. S. 187.
- Weismann A.* Die Entwicklung von *Corethra plumicornis* // Ibid. 1866. Bd. 16. S. 45—127.
- Weissenberg R.* Über die Oenocyten von *Torymus nigricornis* Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose // Zool. Jb. Anat. 1907. Bd. 23.
- Welch R.C.* A description of the pupa and third instar larva of *Stenus canaliculatus* Gyll. (Col., Staphylinidae) // Entomol. Mon. Mag. 1965. Vol. 101. P. 246—250.
- White D.F.* Postnatal treatment of the cabbage aphid with a synthetic juvenile hormone // J. Insect. Physiol. 1968. Vol. 14. P. 901—902.
- White D.F., Lamb K.P.* Effect of a synthetic juvenile hormone on adult cabbage aphids and their progeny // Ibid. P. 395—402.
- White R.* Analysis of the development of the compound eye in the mosquito, *Aedes aegypti* // J. Exp. Zool. 1961. Vol. 148, N 3. P. 223—248.
- Whitehead W.E.* The morphology of the head-capsule of some Coleopterous larvae // Canad. J. Res. 1932. Vol. 6. P. 227—252.
- Whitten J.M.* The postembryonic development of the tracheal system in *Drosophila melanogaster* // Quart. J. Microsc. Sci. 1957. Vol. 98, pt 1. P. 123.
- Whitten J.M.* Metamorphic changes in insects // Metamorphosis: a problem in developmental biology. N.Y., 1968. P. 45—105.
- Wigglesworth V.B.* The physiology of insect metamorphosis. Cambridge, 1954. 152 p.
- Wigglesworth V.B.* Formation and involution of striated muscle fibres during the growth and moulting cycles of *Rhodnius prolixus* // Quart. J. Microsc. Sci. 1956. Vol. 97, N 4. P. 456—480.
- Wigglesworth V.B.* Metamorphosis, polymorphism, differentiation // Sci. Amer. 1959. Vol. 200, N 2. P. 100—110.
- Wigglesworth V.B.* Chemical structure and juvenile hormone activity: comparative tests on *Rhodnius prolixus* // J. Insect Physiol. 1969a. Vol. 15. P. 73.
- Wigglesworth V.B.* Chemical structure and juvenile hormone activity // Nature 1969b. Vol. 211. P. 190.
- Wigglesworth V.B.* Insect hormones. Edinburg, 1970. 159 p.
- Woodland J.T.* A contribution to our knowledge of Lepismatid development // J. Morphol. 1957. Vol. 101. P. 523—578.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ РЕДАКТОРА.....	3
ВВЕДЕНИЕ	5
<i>Глава I. РЕКАПИТУЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР В СКРЫТЫХ И СВОБОДНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ.....</i>	<i>7</i>
Признаки видового и родового ранга.....	7
Признаки ранга подсемейства и группы подсемейств	13
Рекапитуляции признаков ранга семейства	29
Проявление в онтогенезе жуков признаков крупных таксонов.....	37
Выявление сквозной гомологии в онтогенезе отдельных органов (на примере гениталий) ..	45
Морфогенетические потенции личиночных органов в ходе метаморфоза.....	53
Рекапитуляции при высших формах голометаболии (на примере развития <i>Dolichovespula saxonica</i> F.).....	63
Рекапитуляции и гетерохронии в онтогенезе высших двукрылых (на примере развития <i>Musca domestica</i> L.).....	77
Единство морфогенетического процесса при полном и неполном превращении	89
<i>Глава II. СООТНОШЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА У НАСЕКОМЫХ.....</i>	<i>97</i>
Гипотезы происхождения полного метаморфоза насекомых.....	98
Глубина перестроек при полном метаморфозе насекомых	105
Рационализация онтогенеза голометабола и ее гормональный механизм.....	115
Изменения уровня морфогенетической дифференцировки имаго.....	119
Изменение уровня дифференцировки личинок и гипотеза Берлезе-Ежикова	121
Экологический смысл перестроек онтогенеза.....	131
<i>Глава III. ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ В СВЕТЕ ЯВЛЕНИЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ОНТОГЕНЕЗА.....</i>	<i>139</i>
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	155
ЛИТЕРАТУРА.....	156

CONTENTS

PREFACE OF THE EDITOR.....	3
INTRODUCTION.....	5
<i>Chapter I. RECAPITULARION OF THE MORPHOLOGICAL CHARACTERS IN CRYPTIC STAGES OF THE INSECT DEVELOPMENT</i>	7
Characters of the species to genus level.....	7
Characters of the level of sibfamily and group of subfamilies	13
Characters of the family level.....	29
Characters of the higher rank taxa appearing in the leetle development.....	37
Tracing the through homology in development of the particular insect organs.....	45
Morphogenetic potentials of the larval organs in the course of metamorphosis.....	53
Recapitulations in the higher forms of holometaboly, as exemplified by yellow jacket wasp.....	63
Recapitulations and heterochronies in development of the house fly.....	77
Identity of the morphogenetic processes in the hemi- and holometaboly.....	89
<i>Chapter II. INTERRELATION BETWEEN THE INSECT ONTOGENY AND PHYLOGENY</i>	97
Hypotheses of the origin of holometaboly.....	98
Transformation depth in the course of holometaboly.....	105
Ontogeny rationalization in the holometabolans and its hormonal mechanism.....	115
Changes of level of the imaginal morphogenetic differentiation.....	119
Changes of level of the larval differentiation and the Berlese — Jeschikov hypothesis.....	121
Ecological significance of the ontogenetic transformations.....	131
<i>Chapter III. ONTOGENETIC EVOLUTION AS A MECHANISM OF THE INSECT EVOLUTION</i>	139
CONCLUSION.....	155
REFERENCES.....	156