

УДК 591.499 : 595.70

© А. Ф. Емельянов

ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ И СУДЬБА ПЕРВИЧНОГО ЯЙЦЕКЛАДА НАСЕКОМЫХ

[A. F. EMELJANOV. EVOLUTIONARY ROLE AND FATE OF THE INSECT PRIMARY OVIPOSITOR]

Яйцеклад, который принято называть первичным, развит у насекомых в узком смысле, т. е. Thysanura и Pterygota, объединяемых в группу Ectognatha. Ключевой структурой такого яйцеклада являются парные выросты VIII и IX сегментов брюшка, называемые створками (вальвами), или гонапофизами (valvae, gonapophyses). Строение яйцеклада в целом изучено достаточно хорошо, и гомологии большинства его частей у разных групп не вызывают сомнения, хотя есть и спорные атрибуции (Snodgrass, 1935; Michener, 1944; Scudder, 1961; Matsuda, 1976, и др.). Первоначально яйцеклад Pterygota был предназначен для активного внедрения в растительную ткань с ее прокалыванием и пропиливанием. Предшествующий этап приспособления яйцеклада к протискиванию в щели субстрата и копанию прошел еще у Thysanura (Tuxen, 1956; Sturm, Machida, 2001; Matushkina, 2011).

В отличие от Pterygota оба сегмента в яйцекладе Thysanura более сходны друг с другом, чем с предыдущими сегментами, — VIII коксит выступает назад в виде лопасти, сохраняет стилус такой же, как на IX и прегенитальных сегментах, у Lepismatida имеется монолитный гонангул.

Первые и вторые створки яйцеклада, по-видимому, с самого начала приобрели с каждой стороны скользящее соединение, называемое «полозок и желобок» (tongue-and-groove). Э. Л. Смит (Smith, 1969) предложил для полозка название рахис (rhachis), для бороздки — аулак (aulax), а для соединения в целом — олистетер (olistheter). Полозок всегда располагается на вторых створках (сверху), а желобок соответственно на первых — снизу. Следует различать разъемный олистетер, как у большинства Thysanura и стрекоз (Pohl, 1957; Bitsch, 1974; Sturm, Machida, 2001; Klass, 2008) (рис. 5, 8; 7, 1—3; 8, 1), и неразъемный, как у большинства крылатых насекомых, таких как прямокрылые, цикадовые, перепончатокрылые (рис. 5, 9; 9, 1—5; 10, 1—3) и у некоторых махилид (Sturm, Machida, 2001) (рис. 7, 4), см. ниже.

Смит (Smith, 1969) показал, что во вторых вальвах трахейный и нервный стволы поменяли свое относительное расположение на обратное (трахейный ствол сместился в дорсальное положение, а нервный — в вентральное), и на этом основании сделал вывод, что вторые вальвы повернулись вокруг своей оси на 180° так, словно стволы впаяны в тело вальв. Однако гораздо легче допустить простое смещение одного ствола по отношению к другому (их поворот) внутри стабильной вальвы, не говоря уж о том, что трудно вообразить процесс, который мог бы обусловить ряд последовательных промежуточных

состояний при таком повороте. На рисунках Э. Л. Смита можно видеть, что во всех случаях нервные стволы приближены к элементам олистетера — во второй вальве к полозку: видно, что нервный тяж и в третьих створках у Orthoptera (Tettigoniidae) также обращен к дополнительному полозку, существующему у кузнечиков на этой вальве (гоноплаке). О вращении гоноплаки речи не идет, и именно на примере расположения пар ствол в этой створке (имеющей две пары ствол в) видно, что перевернулась только та пара, которая лежит ближе к олистетеру.

Важнейшими звеньями в цепи эволюционных событий, приведших к появлению крылатых насекомых, был переход к эпифитному образу жизни и тканевой фитофагии, а затем и к эндофитной яйцекладке, которая определила и ознаменовала прохождение всего жизненного цикла предка крылатых насекомых в новой среде обитания в отрыве от грунта. Эктогнатный ротовой аппарат Thysanura и первых крылатых насекомых свидетельствует о том, что они были преимущественно грызущими тканевыми фитофагами, а не потребителями одноклеточных растений, спор и пыльцы. Укрытие яиц внутри растительной ткани защищало их от уже существовавших в то время (в девоне и карбоне) хищников — пауков, многоножек и клещей (Пономаренко, 2008).

Скорее всего, новый яйцеклад (эндофитный, колюще-пилящий, колюще-режущий) предшествовал возникновению полета и стал его важнейшей предпосылкой. Первые обладатели колюще-режущего яйцеклада не могли быть ни очень мелкими, ни очень крупными; длина тела современных цикадовых и пилильщиков редко превышает 1.5 см. Размер насекомого, способного к планированию с помощью плоскостей (паранот), по расчетам Флауэра (Flower, 1963), также должен быть около 1 см (цит. по: LaGresa, 1980). Таким образом, оба параметра (способность к планированию и наличие яйцеклада) предполагают примерно одинаковые размеры тела реконструируемых насекомых. Величина насекомого, конечно, могла меняться по мере роста и совершенствования паранот. Развиваемые здесь представления в целом опираются на сценарий возникновения крыльев у достаточно крупных древесных фитофагов, разработанный А. П. Расницыным (1976, 1980б; Rasnitsyn, 2002).

Первоначальными средой обитания и объектом питания, открывшими возможность «оторваться от земли», могла быть невысокая древесно-кустарниковая и травянистая растительность приземного яруса (Мейен, 1987), при этом пищей могли служить меристема точек роста проростков и подростов деревьев верхнего яруса и/или генеративные органы растений. Начальная стадия прыжков с ветки на ветку (с листа на лист) при неизбежных промахах легче осуществима на низкой растительности, когда можно легко вернуться назад. Безветрие под пологом деревьев (растений) первого яруса — наилучшая обстановка для планирования. При переходе к планированию и полету ветер, с которым связывают начальные стадии развития способности к полету у насекомых Дж. Флауэр и М. Лагрека (Flower, 1964; LaGresa, 1980), скорее препятствие, так как он сносит планериста с непредсказуемой силой и способен его легко опрокинуть. По-видимому, планирование при безветрии должно лучше удаваться несколько более крупному животному, притом размеры его могли увеличиваться с развитием паранот. Прыжок — неперемное условие перехода к планированию, прыжок, по-видимому, всегда возникает как средство защиты (спасения) от хищников — целенаправленный прыжок по сравнению с аварийным требует гораздо большего сенсорного и поведенческого обеспечения.

Преадаптированные к парению щетинохвостки, а позднее — преимагинальные фазы протопланов («перволетов») должны были иметь умеренно уплощенное тело с достаточно развитыми паранотами на большинстве сег-

ментов, т. е. выглядят примерно как личинки *Rochdalia parkeri* Woodw. (Dictyoneurida) или *Gurianovaella silphidoides* G. Zal. (Grylloblattida, Atacrophlebiidae), изображенные в «Историческом развитии класса насекомых» (1980, рис. 14 и 78), и иметь ноги, обеспечивающие способность к прыжку, примерно как у тараканов. Такая сильфоидная форма могла возникнуть только на земле у стратобионтов, которые впоследствии стали подниматься на растения. Есть некоторое противоречие между гипотетической предковой формой и ее местообитанием: современные аналоги ее по сложению тела — личинки мертвословов рода *Silpha* L. (Coleoptera, Silphidae) и близких к нему, а также самки жуков-лицид (Coleoptera, Lycidae) — не прыгают и не очень быстро передвигаются; лучше соответствуют модели личинки и бескрылые имаго тараканов (рис. 1).

В отличие от щетинохвосток в яйцекладе Pterygota отсутствуют (исчезли) лопасти и стилусы VIII сегмента брюшка, т. е. лопасти и стилусы первых вальвиферов, яйцеклад значительно укрепился. Силовое внедрение яйцеклада в растительную ткань неизбежно коррелирует с укорочением и укреплением вальв, а также с необходимостью их активного отведения вниз для откладки яиц. Естественнее предположить, что эндофитный яйцеклад первых Pterygota погружался в ткань только на длину откладывавшегося яйца.

В эволюции крылатых насекомых яйцеклад не только прошел ряд этапов прогрессивного развития, но и многократно подвергался редукции в разных эволюционных ветвях и на разных ступенях преобразования, а у Holometabola исчез во всех линиях, сохранившись в своих первичной роли и конструктивном состоянии только у менее продвинутой части перепончатокрылых.

Обычно молчаливо подразумевается, что все три пары створок яйцеклада у всех Pterygota гомологичны, и такой яйцеклад часто называют ортоптероидным. Гомология беспорядочна для первых двух пар створок и спорна или неверна для третьей пары, на происхождение и гомологию которой существуют различные точки зрения.

Часть крупных исследователей, в том числе Снодграсс (Snodgrass, 1934) и Скаддер (Scudder, 1961a, 1961b, 1970), а из современных — Л. Вильгельмсен и К.-Д. Класс (Vilhelmsen, 2000; Klass, 2003) считали и считают третьи створки отчленившимся выростом заднего края базальной пластинки (вальвифера, коксита) IX сегмента брюшка, а стилус IX сегмента полностью редуцированным (исчезнувшим). Вильгельмсен, в частности, принял за гомолог стилуса сенсорный придаток третьих створок у пилильчиков, однако это, скорее всего, новообразование или инстарация тарселлуса тизанур, см., например, у *Tricholepidion* Wygodz. (Wygodzinsky, 1961, рис. 41). Напротив, Миченер (Michener, 1944), ссылаясь на Уокера (Walker, 1919), считал третьи створки гомологом стилуса IX сегмента у Paraneoptera и Hymenoptera и выростом второго вальвифера у ортоптероидов. Такова же точка зрения Мацуды (Matsuda, 1976); не сформулированная в законченной форме в его капитальном труде о брюшке насекомых, она заключается в том, что третьи створки Polyneoptera есть часть (вырост) второго вальвифера (или весь вальвифер с его выростом?), а третьи створки яйцеклада Paraneoptera и Hymenoptera (ножны яйцеклада) — гомологи стилуса IX сегмента брюшка. К сожалению, Мацуда не использовал единой терминологии вальв, называя их по-разному (синонимия приведена на стр. 81 его книги) и в отдельных случаях не делая различия между третьей вальвой и вальвифером. Мацуда практически не касался морфофункциональных особенностей гомологизируемых структур, оставляя без внимания, например, несходство сенсорного стилуса у стрекоз с защитными ножнами у цикадовых.

Заслуга Скаддера (Scudder, 1961a, 1961b) заключается в разработке концепции гонангула, распознавание которого позволило в некоторых случаях устранить путаницу в гомологии вальв и вальвиферов. Уокер (Walker,

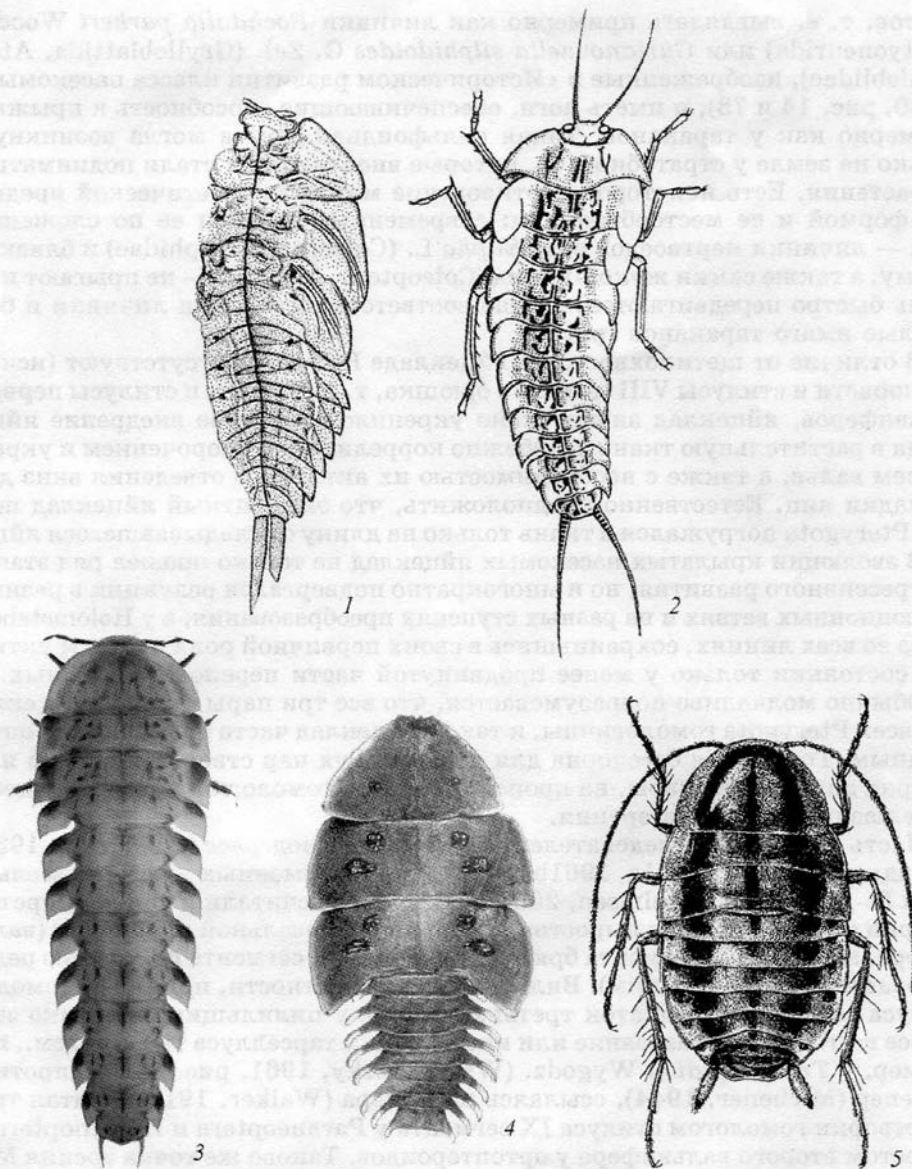


Рис. 1. Сильфоидный тип габитуса у личинок и имаго насекомых.

1 — *Rochdalia* (Dictyoneurida); 2 — *Gurianoviella* (Grylloblattida, Atactophlebiidae) (1, 2 — по: Историческое развитие класса насекомых, 1980); 3 — *Silpha* sp. (Coleoptera, Silphidae), по: Зайцев, 2013; 4 — *Demosis* sp. (Coleoptera, Lycidae), по: Klausnitzer, 1981; 5 — *Phyllostromica pygmaea* В.-В., по: Бей-Биенко, 1950.

1956), например, ошибочно считал гонангул у *Grylloblattida* вторым вальвифером; Снодграсс (Snodgrass, 1935) полагал, что у *Thermobia* Bergr. второй вальвифер разделен на две части, по Дж. Скаддеру же, одна из этих частей — гонангул. Но и Скаддер, разбирая строение яйцеграда у стрекоз на примере *Aeshna* F., но не учитывая его особенности у *Zygoptera*, не заметил передней составляющей двучленного гонангула стрекоз (см. далее).

Дж. Скаддер предполагал, что гонангул — это отчленившийся антеродорсальный участок примитивной коксы IX сегмента, не касаясь причин его

отъединения; шов был проведен «по живому» и без эволюционного морфо-функционального объяснения (Scudder, 1961a).

Проблема состава и гомологии гонангула тесно связана с реконструкцией строения гомономного брюшного сегмента насекомых, включая VIII и IX, с которого началось формирование яйцеклада и гонангула. Происхождению и гомологии области генитальных сегментов, включая гонангул, посвящены работы ряда авторов — Бича, Класса, Матушкиной, Дёва (Bitsch, 1974; Deuve, 1994, 2001; Klass, 2008; Matushkina, 2008a, 2008b; Klass et al., 2012) и др. Стернум прегенитальных сегментов брюшка у *Thysanura* разделен на две части, которые можно толковать как престернум и базистернум. У *Lepismatida* престернум выражен в виде цельного поперечного склерита, отделенного прямым швом от базистернита (рис. 3, 2, 3); у *Machilida* престернум частично десклеротизован и состоит из трех небольших поперечных склеритов (рис. 3, 4—6): парные склериты — это *prc* = *PCa* (если использовать номенклатуру и гомологизации Бича и Класса соответственно: Bitsch, 1973, 1974; Klass, 2003), а средний — собственно стернит (Klass, Matushkina, 2012). У *Machilida* треугольный базистернит, отделенный от кокситов швами, имеет тенденцию к сокращению (рис. 3, 4—6), при его наибольшем развитии (рис. 3, 1, 4) боковые парные склериты лежат впереди базистернита и отделены им от коксита.

Вентральный (вентромезальный) конец гонангула располагается между VIII и IX гонококситами, т. е. там, где должен быть стернит. Бич (Bitsch, 1974) как раз считает [и с ним соглашается Ключе (2000)], что у *Microcoyphina*, не имеющих гонангула, перед гонококситом IX сегмента находится небольшой склерит (*prcx*), который представляет собой рудимент гонангула. Дорсальный (дорсолатеральный) конец гонангула лежит между IX тергитом и IX гонококситом, что плохо согласуется с чисто стернальной природой гонангула в версии Бича. Более вероятно, что гонангул имеет комплексное происхождение и его дорсолатеральный отрезок соответствует латеротергиту (паратергиту, парастигмальному склериту), или скорее плейриту, предыдущих сегментов брюшка в терминах Снодграсса (Snodgrass, 1934). У равнокрылых стрекоз, в частности у *Lestes* Leach, а также у *Epiophlebia* Calvert и *Anax* Leach, гонангул разделен на две части (Matushkina, 2008a, 2008b; Klass, 2008), из которых одна, дорсальная, занимает положение между IX тергитом и вальвифером (гонококситом), а другая располагается между вальвиферами VIII и IX сегментов. Такое строение прямо подталкивает к мысли, что дорсальный склерит соответствует паратергиту или плейриту, а передний — стерниту, но, по-видимому, к выводу, что обе эти части относятся к гонангулу, пришли только недавно и с иной трактовкой гомологии (Klass, 2008; Matushkina, 2008a, 2008b; Klass et al., 2012). Стернальный компонент Бич называет прекокситом (*prc*, *prcx*), а Класс — передней латерококсой (*LCa*); плейральный — соответственно латерококситом (*lac*) и задней латерококсой (*LCp*). Таким образом, эти авторы считают гонангул дериватом прекоксис примитивных гексапод (протур, диплур). Однако, как уже говорилось, стернальный элемент (*prc*, *LCp*) у более примитивных щетинохвосток на прегенитальных сегментах брюшка (рис. 3, 4) отделен от коксита. У махилид (*Petrobiellus takunagae* Silv.: Klass, Matushkina, 2012) (рис. 3, 1, 4—6) сужение и уменьшение стернита носит явно вторичный характер, а у лепизматид, возможно, вообще не имеет места, во всяком случае об этом можно говорить, когда сохраняется кокостернальный шов, как у *Tricholepidion gertschi* (Wygodzinsky, 1961) (рис. 3, 3). В. Сривастава и Б. Сривастава (Srivastava, Srivastava, 1989, по: Матушкина, 2008b) гомологизировали дорсальный склерит у стрекозы *Copera marginipes* (Rambour) (Platycnemididae) с паратергитом, но, по-видимому, не считали его частью гонангула. Т. Дёв, развивающий свою оригинальную гипотезу формирования плев-

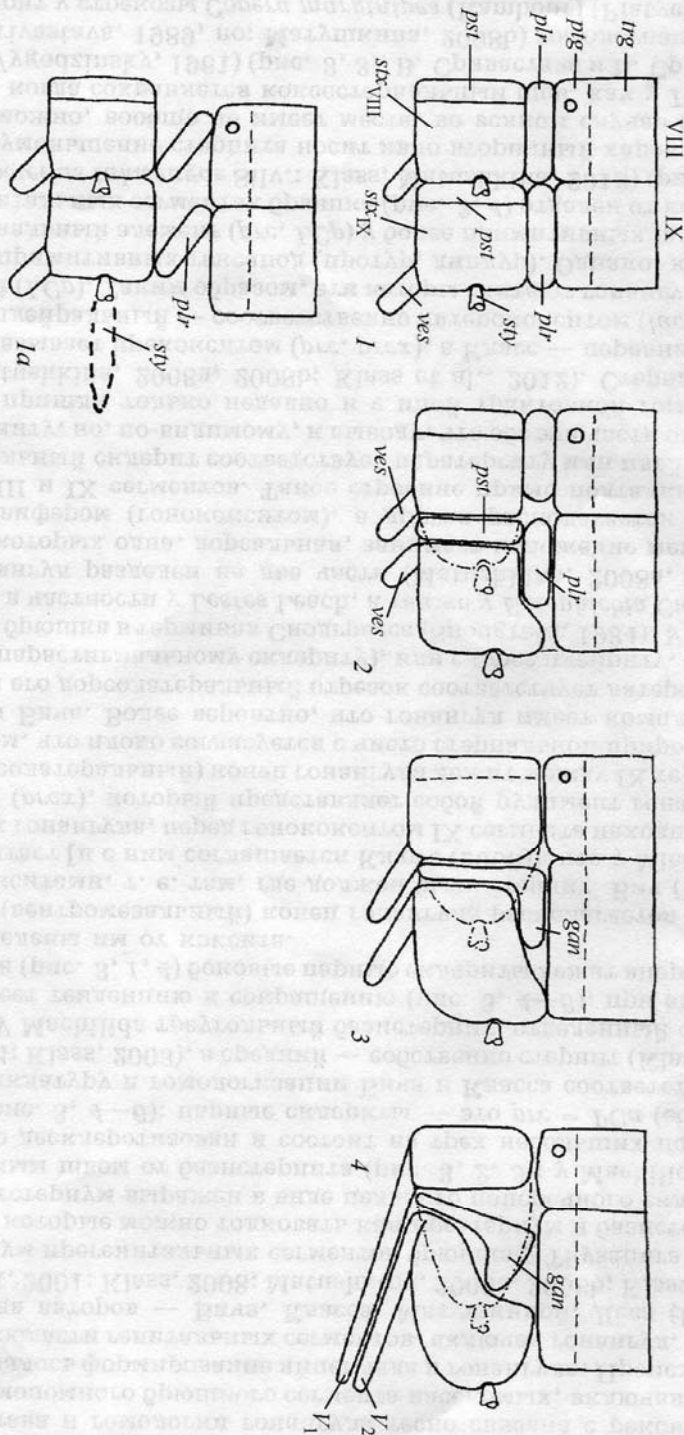


Рис. 2. Схема предполетаемого пути формирования яйцеклада *Thripsia* (вид генитальных сегментов сбоку).

1, 1a — исходное состояние со склеротизованными плейритами (1 — в сложенном виде, 1a — в разложенном состоянии); 2 — состояние с освобожденным половинным IX сегментом, вступившим в связь с плейритом IX сегмента и основанием первых выльев; 3 — возникновение гонангута [соединение плейрита с их объединением (левой, правой, верхней, нижней)]; 4 — дальнейшее выгибание створки и их объединение; *gan* — гонангута; *plr* — плейрит; *pst* — престернит; *plg* — партеррит; *stk* — стернококсит (базистернум + коксит); *sty* — стилус (прифедок); *trg* — террит; *ves* — выльевый пузырь; V₁, V₂ — первые и вторые створки яйцеклада. Римскими цифрами обозначены соответствующие сегменты брюшка.

ральной области, тот же склерит у стрекоз называет эпиплевритом (Deuve, 1994, 2001). Хотя гонангул сформировался из тех же элементов путем их слияния, скорее всего, разделение гонангула на составные части у стрекоз вторично (реверсия) и связано с повышенной подвижностью у них сочленения между VII и VIII сегментами брюшка (см. рис. 6).

Не вся плевральная склеротизация восходит к прекоксальным кольцам. По-видимому, главной причиной расчленения (разделения на обособленные склериты) дорсальной части плевральной области брюшка трахеат стало укрытие стигм в складке путем сохранения или восстановления паранот, прикрывающих стигмы сверху. Боковые лопасти сегментов тела у членистоногих (паратергальные, паранотальные) — образование древнее, первоначально служившее для прикрытия сверху ног и жабр. По крайней мере, можно говорить об их гомологии у всех Mandibulata (см., например, Sharov, 1966). Дыхальца трахейной системы также лежат вентральнее этих лопастей, если лопасти выражены. У многих насекомых на брюшке параноты (вторично) отсутствуют, и тогда дыхальца могут оказываться включенными в общую тергальную склеротизацию, если латеротергит (паратергит), несущий дыхальце, сливается с собственно тергитом [мезотергитом, по Снодграссу (Snodgrass, 1935)]. Латеротергиты (паратергиты), несущие стигмы, могут быть склеротизованы обособленно, не склеротизованы, или представлять собой боковую часть общей тергальной склеротизации (см., например, Snodgrass, 1935); то же относится к лежащим вентрально от них плейритам, склеротизованные плейриты могут быть слиты с паратергитами или оставаться самостоятельными (см., например, ряд вариантов у цикадовых: Емельянов, 1987). Брюшные паранотальные выросты, когда имеются, расположены выше стигм, т. е. выше (дорсальнее, медиальнее) паратергитов. Я исхожу из предположения, что склеротизация меняется, а положение стигм (в пределах Hexapoda) неизменно.

Сегменты VIII и IX, на которых сформировались гонапофизы, в той или иной мере утрачивают гомономность и в отношении паратергитов и плейритов (рис. 2). На IX сегменте нет дыхалец уже у Thysanura, у которых IX сегмент устроен так же, как VIII, но лишен стигм; правда, стигм на IX сегменте нет и у других гексапод (см., например, Ключе, 2000). Ближайшие предки Thysanura, у которых еще не возникли гонапофизы, т. е. VIII и IX сегменты были бы полностью подобны предыдущим, неизвестны (Diplura и Protura, не говоря уже о Collembola, достаточно сильно видоизменены и, возможно, ларвализованы). Именно в форме и степени склеротизации паратергитов VIII сегмента у Pterygota встречаются отличия от предыдущих сегментов: на VIII сегменте паратергит нередко сращен с собственно тергитом — между тергитом и вальвифером сохраняется только одно (неоформленное) сочленение, стык, и дыхальце в движениях яйцеклада не вовлечено, плейрит не распознается. Напротив, свободный склерит — латеротергит, плевролатеротергит (т. е. латеротергит + плейрит), или плейрит IX сегмента при движениях яйцеклада создает условия для более разнообразных и точных движений с опорой сначала на первый вальвифер и последующим смещением на основания первых гонапофизов и превращением в то, что представляет собой гонангул. Сегмент IX лишен стигмы (маркера латеротергита), его тергальная часть склеротизована как единое целое, поэтому неясно, входит в его состав латеротергит (паратергит) или нет. Следовательно, гонангул возник в результате сращения IX плейрита, или плевропаратергита, с прилегающей частью IX стернита.

Становление яйцеклада и его эволюция у *Thysanura*

Яйцеклад *Thysanura* предстает перед нами уже в готовой развитой и сложной форме с вытянутыми и сомкнутыми створками, снабженными олистетером. В отличие от *Pterygota* оба сегмента в яйцекладе *Thysanura* более сходны друг с другом, оба несут грифельки, VIII кокситы выступают назад в виде лопасти, у *Lepismatida* имеется нормально развитый гонангул, у *Machilida* его нет (Scudder, 1961a), у *Lepidotrichidae* и по крайней мере у части *Nicoletiidae* свободные, т. е. не сросшиеся в основании, вторые створки (Беккер, 1925, у *Lepidospora* sp.; Wygodzinsky, 1961; Rousset, 1973; Matushkina, 2011), а у *Nicoletiidae* и *Ateluridae* VII кокостернит несет крупную субгенитальную пластинку, называемую также язычком (Rousset, 1973; Каплин, 2012); в виде небольшой складки язычок обнаружен и у *Thermobia* Bergr. (Rousset, 1973); Сильвестри ошибочно принимал эту пластинку (язычок) за VIII стернит (Silvestri, 1905).

Длина створок существенно варьирует, различаясь даже у видов одного рода и у видов близких родов в пределах разных семейств и их подразделений. Способность какой-либо структуры к неоднократному переходу от одного состояния к другому и обратно в ходе макроэволюции я называю морфоциклом (Емельянов, 2000). В данном случае речь идет о переходе от длинных створок к коротким и от коротких — к длинным. Вытянутые длинные створки лишены дополнительных приспособлений для внедрения в субстрат, т. е. их состояние можно оценить как плезиоморфное в отличие от коротких, часто снабженных на вершине копательными выступами (Каплин, 1985). Противоположной точки зрения придерживаются Штурм и Бач де Рока (Sturm, Bach de Roca, 1993), считающие короткие створки с копательными щетинками первичными (плезиоморфией). Они выделяют у *Thysanura* 4 типа яйцеклада, а правильнее было бы сказать 2 типа — короткий и длинный, каждый с двумя подтипами: короткий — с копательными шипами-щетинками (1) и без них (2) и длинный — с двумя незначительно различающимися по хетотаксии подтипами (3 и 4) без признаков копательных приспособлений; 4-й тип представлен только у части *Meinertellidae*, у которых преобладает третий. Копательный короткий яйцеклад (1-й тип) представлен только в подсем. *Machilinae*, во всех трех подсемействах сем. *Machilidae* и в сем. *Meinertellidae* преобладает длинный яйцеклад 3-го типа по Штурму и Бачу де Роке. У *Lepismatida* также представлены оба типа (длинный и короткий) и их чересполосица.

Первые и вторые створки яйцеклада (гонапофизы) гомологичны втяжным пузырькам предыдущих сегментов брюшка щетинохвосток (Silvestri, 1905a; Беккер, 1925, 1966; Štys, 1958, и др.), эти пузырьки, согласно Ключе (2000), характерны для почвенных и напочвенных членистоногих. Рядом авторов показано, что пузырьки служат для поглощения капиллярной и капельно-жидкой воды (см. Каплин, 1985; Sturm, Machida, 2001). Можно также допустить, что они выполняют еще функцию гигро- и хеморецепторов.

Яйцеклад у щетинохвосток помимо номинальной функции служит для захвата и втягивания спермы, оставляемой самцами на субстрате или внутри него в виде сперматофоров или капель (Sturm, Machida, 2001; Matushkina, 2011). Напрашивается соображение, что предшественником яйцеклада был именно аппарат для захвата и удержания капель спермы или сперматофора, возникший из преобразовавшихся пузырьков VIII и IX сегментов, на которых открывается половое отверстие.

В плезиоморфном состоянии (у каких-то предков щетинохвосток) брюшные кокситы каждой пары были разъединены стернитом (раздвинуты), стернит в широком смысле в прекоксальной области был подразделен швом на престернит и базистернит, как на грудных сегментах; язычок на VII сег-

менте (у самки) — возможно, единственный остаток посткоксовой склеротизации стернума. У современных *Zygentoma* кокситы брюшных сегментов разъединены или соприкасаются в одной точке (рис. 3, 2, 3). Смещение кокситов на вентральную сторону к средней линии тела, несомненно, вторично. Наиболее своеобразно устроены прегенитальные сегменты у *Tricholepidion gertschi* Wygodz. (Lepidotrichidae), у которого стернит расположен впереди кокситов и не зажат ими с боков, престернит не контактирует с кокситом (рис. 3, 3). У *Machilida* кокситы брюшных сегментов соприкасаются по средней линии или сращены (рис. 3, 1, 4—6). Благодаря этому парные втяжные пузырьки также могут быть тесно сближены, такое тесное соседство пузырьков создает возможность не только для опознания с их помощью сперматофора, но и для его захвата, а также и для формирования яйцевода, так как яйца неизбежно по тому же каналу, по которому вводится сперма, будут выводиться наружу. Кажется, в литературе нет объяснения причин такого сближения кокситов и их гипертрофии при исчезнувших конечностях.

Исследователи, начиная с автора концепции гонангула, считали, что у *Machilida* гонангул еще не сформировался (Scudder, 1961a; Bitsch, 1974; Bitsch, Bitsch, 2000; Klass, 2003, 2012). Бич (Bitsch, 1974) прямо называет латерококсы (*lac* на рисунке в его статье) у *Trigoniophthalmus* Verh. (*Machilidae*) предшественником гонангула. Однако несмотря на обилие признаков, указывающих на большую примитивность *Machilida* по сравнению с *Lepismatida*, дробная склеритизация вентральной области яйцевода сегментов около кокситов, скорее, говорит о том, что у них гонангул вторично исчез, а структуры на его месте распались и отчасти вернулись на более раннюю стадию своего развития (произошла морфогенетическая аббревиация). Подобное допущение считают возможным также Штурм и Мачида (Sturm, Machida, 2001); кроме того, они сообщают, что при яйцеводе махилиды отводят гонапофизы до перпендикулярного к продольной оси тела положения. Если лепизматиды не отводят створки столь далеко, то можно представить, что именно поэтому гонангул у махилид оказался не нужен, а неразъемный олистетер, напротив, технологически наиболее адекватен. Стрекозы, у которых олистетер разъемный, отводят гонапофизы слабо (рис. 5).

Поразительно, что у махилид при отсутствии гонангула набор мелких разрозненных склеритов на месте престернита на VIII и IX сегментах почти идентичен, но заметно отличается от такового на прегенитальных сегментах, где престернит распался на 3 небольших изолированных склерита, а базистернит треугольной формы зажат между кокситами. На VIII и IX сегментах базистернит уменьшен, имеет вид поперечной пластинки, престернит на VIII сегменте состоит из трех таких же частей, как на прегенитальных сегментах (обозначены у Бича как *ist* и *prc*), на IX нет среднего склерита *ist*. Главную особенность генитальных сегментов составляет наличие антеролатерального косоугольного склерита (*lac*), соединяющего коксит с тергитом, — это явный гомолог плевроальной части гонангула, но на VIII сегменте не может быть гонангула, так как на VII сегменте нет вальв и, сверх того, он по своей природе не может быть сериальным. VIII и IX базистерниты Штурм и Мачида считают стернитами, т. е. гомологами (Sturm, Machida, 2001), а Бич и Класс (Bitsch, 1973, 1974; Klass, 2003) эти склериты (обозначаемые как *ste8* и *scs9*) гомологами не признают, по-видимому, только потому, что к *scs* прикрепляется мышца, а к *ste* — нет (Klass, 2003).

Передняя часть VIII сегмента у *Lepismatida*, у которых на IX сегменте развит гонангул (его часть), образована сплошным поперечно вытянутым склеритом, по Бичу и Классу называемым в средней части стернитом (*sternum VIII*), а по бокам — латерококсой; формой и положением он больше всего походит на престернит предыдущих сегментов либо на комбинацию базистернита и боковых частей престернита, что менее вероятно. Целый хоро-

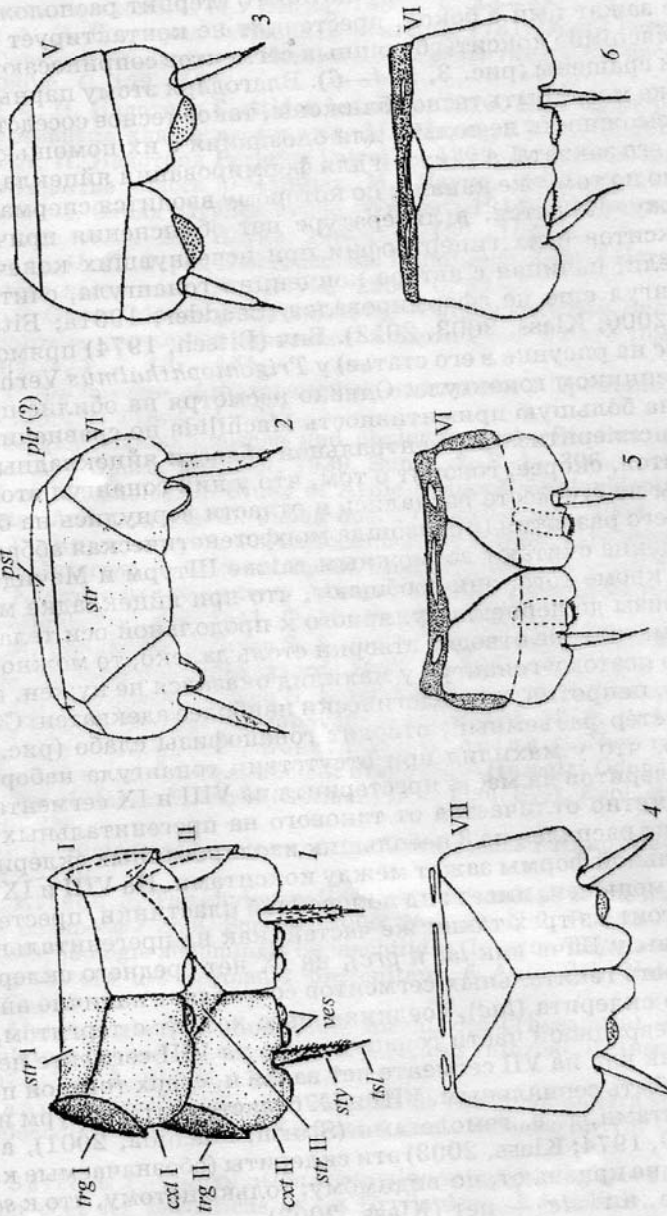
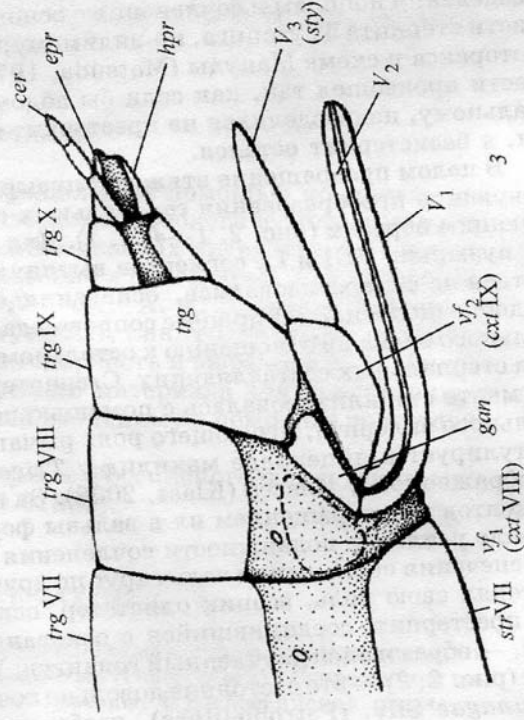
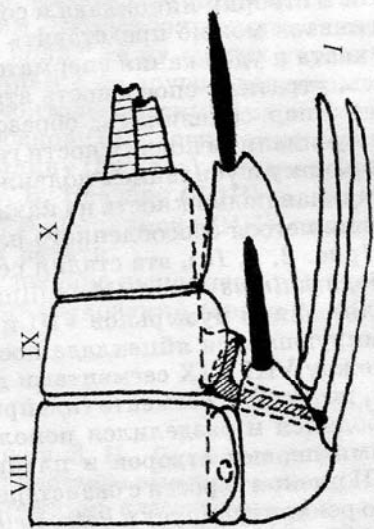
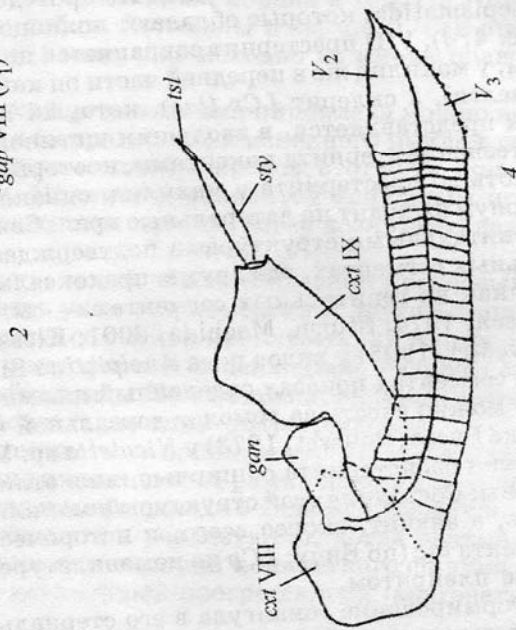
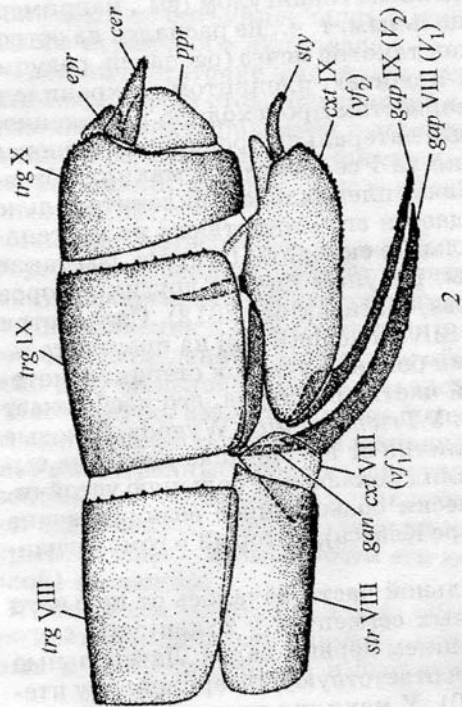


Рис. 3. Строение прегенитального сегмента у *Thysanura*, вид снизу. 1 — *Machilis* sp. (Machilidae), I и II сегменты; 2 — *Andpistina meineri* Silv. (Nicoletiidae), VI сегмент; 3 — *Tricholepidion gertschi* Wvg. (Lepidotrichidae), V сегмент; 4 — *Petrobiellus tabanogae* Silv. (Machilidae, Petrobiellini), VII сегмент; 5 — *Trigoniphthalmus alternatus* Silv. (Machilidae, Praemachilini), VI сегмент; 6 — *Machilinus rufestris* (Lucas) (Machilidae, Diltini), VI сегмент. 1 по: Кляре, 2000; 2 — по: Silvestri, 1908; 3 — по: Wugodzinьskiy, 1961; 4 — по: Klass, Matushkina, 2012; 5, 6 — по: Sturgn, Machida, 2001; все с небольшими изменениями. *cxt* — коксит; *str* — стернит; *sty* — грифель (стилус). Остальные обозначения как на рис. 2.

шо развитый стернит, разделенный швом на престернит и базистернит, на всех прегенитальных сегментах имеется у *Tricholepidion gertschi* Wygodz. (Lepismatida, Lepidotrichidae). Из проведенного сопоставления следует, что у Lepismatida, которые обладают полноценным гонангулом (см., например, рис. 4, 4), VIII престернит сохраняется цельным, т. е., не распался на островки; у махилид же в передней части он как таковой исчез (распался, редуцировался), а склерит *LCp (lac)*, который я считаю плейритом, сохранился. Как представляется, в эволюции щетинохвосток происходило постепенное вытеснение стернита кокситами, кооторые латерально продвигались вперед вплоть до престернита у махилид, однако на I сегменте и у махилид базистернум выходит на латеральные края. Связь плеирального склерита только с генитальными структурами подтверждается его отсутствием на прегенитальных сегментах, где другие прекоксальные склериты (*prc, ste, ist*) такие же, как на генитальных сегментах — см. рисунки Бича и других авторов (Bitsch, 1974; Sturm, Machida, 2001; Klass, Matushkina, 2012). Сильвестри (Silvestri, 1905) у видов рода *Anelpistina* Silv. (Nicoletiidae) на прегенитальных сегментах показал отделенный швами боковой участок стернита, который можно счесть за гомолог дорсальной части гонангула, его изображает также Руссэ (Rousset, 1973) у *Nicoletia* sp. У *Tricholepidion* Wygodz. боковые участки базистернита обширные, но в отличие от Nicoletiidae никак не выделены. Состояние этой структуры у махилид показывает большую устойчивость, а значит, скорее всего, и исторически более раннее возникновение элемента *lac* (по Бичу; *LCp* по номенклатуре Класса), который я гомологизирую с плейритом.

Формирование гонангула в его стернальной части началось от цельного престернита, такого как на прегенитальных сегментах у *Zygentoma*, с его разделения пополам и сочленения с основанием первых валвь. Латеральные части стернита *Thysanuga*, по-видимому, соответствуют интерплеириту птероторакса в схеме Мацуды (Matsuda, 1970). У махилид распад стернита на части произошел так, как если бы абдоминальный стернит, подобно торакальному, подразделялся на престернит и базистернит: престернит распался, а базистернит остался.

В целом превращение втяжных пузырьков в створки яйцеклада и сопутствующие преобразования генитальных сегментов можно представить следующим образом (рис. 2, 1—4; 3, 1). Для захвата и удержания сперматофора пузырьки VIII и IX сегментов вытянулись, утратили способность втягиваться и склеротизовались, основания обеих пар сблизились, образовав подобие щепоти. Этот процесс сопровождался усилением подвижности генитального блока по отношению к остальному брюшку и усилением подвижности стернальных составляющих. Стернотергальная подвижность на каждом сегменте стабилизировалась с помощью появившегося обособленного плеврального склерита, играющего роль рычага (рис. 2, 1, 1a), эта стадия рекапитулирует в яйцекладе махилид у *Trigoniophthalmus* Verh. (Machilinae), изображенном у Класса (Klass, 2008). За сближением пузырьков VIII и IX кокситов и превращением их в валввы формирующегося яйцеклада последовало усиление подвижности сочленения между VIII и IX сегментами для обеспечения скольжения валвь друг по другу, рычаг VIII сегмента (плеирит) потерял свою роль, возник олистетер, освободился и разделился пополам IX престернит, соединившийся с основаниями первых створок и плеиритом, — образовался двучленный гонангул; VIII плеирит сросся с базистернитом (рис. 2, 2) — это состояние довольно точно рекапитулирует у *Petrobiellus takunagae* Silv. (Petrobiellinae), изображенного у Класса и Матушкиной (Klass, Matushkina, 2012). Естественно, через то же захватное устройство (сближенные пузырьки) выводились наружу яйца, т. е. аппарат сразу приобрел 2 функции. В дальнейшем главной функцией стала откладка яиц, а



функция восприятия спермы позднее, у *Pterygota*, отпала. Вытягивание яйцеклада и отклонение его назад вдоль тела, по-видимому, уже целиком связаны с откладкой яиц. Функция откладки яиц определила дальнейшее вытягивание яйцеклада и повышение подвижности его частей, вальвиферов, вальв; плейрит и половинки стернита (*LCa* и *LCp* по терминологии Класса) у предков *Thysanura* на первой стадии его эволюции образовали двучленный гонангул и затем на второй слились в дефинитивный у более позднего предка *Thysanura* (рис. 2, 2, 3).

На несоответствие тонких гонапофизов и крупных размеров яйца у *Thysanura* обращает внимание ряд авторов (Клюге, 2000; Matushkina, 2011). Как показал Деланый (Delany, 1960), при проходе через яйцеклад яйцо сужается и вытягивается, принимая вновь округлую форму по выходе из него. Кроме того, благодаря слабой склеротизации внутренних стенок створок просвет между ними при прохождении яйца расширяется. У некоторых махил, у которых створки в покое сдвинуты практически вплотную, без просвета, как у *Trigoniophthalmus alternatus* Silv. (рис. 7, 5), элементы олистетера скошены для противодействия распору изнутри канала (рис. 7, 5) и удерживают распор первые створки, а у *Lepisma* L., у которого вторые створки сращены до вершин, распор удерживают именно они (рис. 7, 1). Примечательно, что сцепления между парными створками (т. е. между правыми и левыми одной пары) почти никогда нет, исключения вторичны, известны у многих цикадовых и некоторых перепончатокрылых (рис. 10, 1). Среди *Thysanura* сцепка правых и левых вальв при сохранении уже имеющегося олистетера обнаружена у *Atelura* Heyd. (Pohl, 1957), в этом случае все 4 створки соединены скользящими сцепками, все они разъемные, дорсальный и вентральный замки вращательно симметричны (рис. 7, 2).

Ключевые типы яйцеклада у *Pterygota*

Опираясь на представления о гомологии створок, обоснованные Миченором и Мацудой, у насекомых можно выделить 4 ключевых типа первичного яйцеклада, один из которых известен только у вымерших форм (рис. 4).

1. Тип *Odonata* (рис. 4, 2; 5, 2; 6, 8). Вторые вальвиферы несут тактильный стилус первичного облика, такой же, как у *Thysanura*, задний край второго вальвифера (третьих створок нет) незначительно выступает назад за край своего сегмента, первые и вторые створки (вальвы, гонапофизы) не выходят за задний край второго вальвифера (рис. 4). Скользящее соединение полозок и желобок (*tongue-and-groove*, *olistheter*), координирующее движение первых и вторых вальв, разъемного типа, а не шпунтового (рис. 8). Освобождение яйцеклада для работы осуществляется главным образом за счет отгибания IX сегмента на дорсальную сторону (рис. 6).

2. Тип *Diaphanoptera* (рис. 5, 4). У современных насекомых неизвестен. Его образец хорошо сохранился на отпечатках *Permuralia maculata* Kukalova-Peck et Sinitshenkova (Rasnitsyn, Novokshonov, 1997; Rasnitsyn, 2002). Вторые вальвиферы не выходят назад за пределы своего сегмента, сохраняется стилус первичного облика, но сильно вытянутый. Первые и вторые

Рис. 4. Вершинная часть брюшка, вид сбоку (слева); форма и положение гонангула
1 — предполагаемое строение яйцеклада у предков *Thysanura*, гонангул заштрихован (ориг.); 2 — гонангул у *Lestes* (*Odonata*, *Zygoptera*), по: Клюге, 2000, с изменениями; 3 — архетип яйцеклада у общего предка *Oligoneoptera*, по: Huenefeld et al., 2012, с изменениями по: Micoleit, 1973a; 4 — яйцеклад *Tricholepidion gertschi* Wygodzinsky, правая половина медиально, по: Wygodzinsky, 1961, обозначения оригинальные; *cer* — церк, *epr* — эпипрокт, *gap* — гонапофиз (вальва), *hpr* — гипопрокт, *ppr* — парапрокт, *tsl* — тарселлус. Остальные обозначения как на рис. 2, 3.

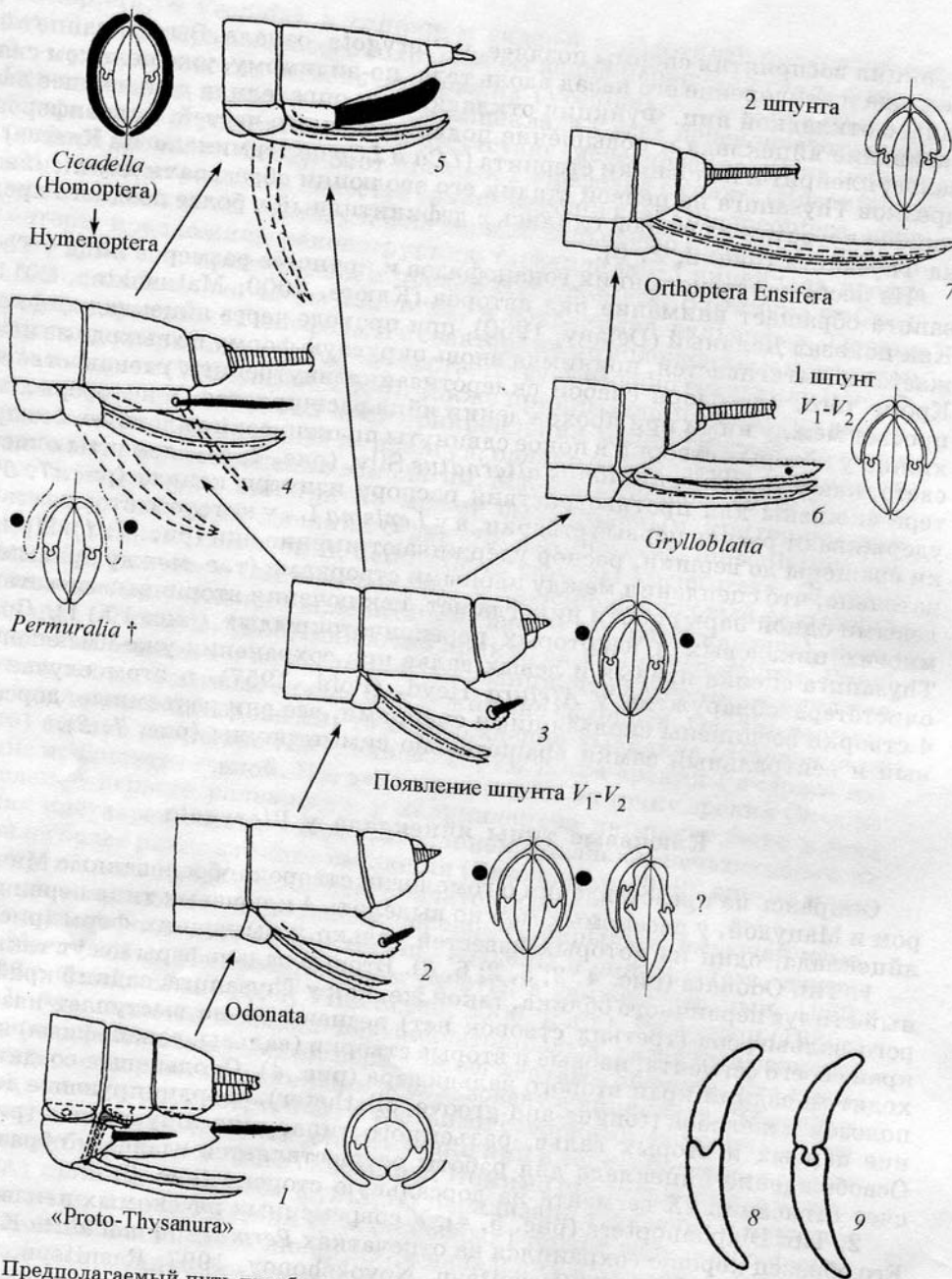


Рис. 5. Предполагаемый путь преобразований яйцеклада от его состояния у Thysanura до ортоптероидного и цикадоидно-гименоптероидного [вид конца брюшка (самки) сбоку и поперечное сечение яйцеклада в средней части]. Крестиком обозначена вымершая форма, другие объяснения в тексте.

1 — «Proto-Thysanura»; 2 — Odonata (Zygoptera); 3 — переходное состояние, близкое к одонатному; 4 — состояние Diaphanopteroidea (*Permuralia*); 5 — состояние Cicadina; 6 — состояние Grylloblattida (*Grylloblatta*); 7 — ортоптероидное состояние; 8 — вальвы с разъемным олистетером; 9 — то же с неразъемным олистетером. Шпунтовые соединения вальв показаны штрихпунктиром, стилус IX сегмента (и VIII сегмента у *Thysanura*) зашит черным.

створки далеко выходят назад за задний край второго вальвифера. Скользящее соединение первых и вторых створок (по-видимому) неразъемное (шпунтовое), так как створки в покое находятся вместе друг над другом на всех отпечатках.

3. Тип Orthoptera (рис. 5, 6, 7; 9; 11, 5—8; 12, 1). Вторые вальвиферы без стилуса, задний край второго вальвифера вытянут в длинные мощные третьи створки, равные по длине первым и вторым. Все три пары створок служат продолжением брюшка, соединение первых и вторых створок шпунтовое. В отряде Orthoptera третьи створки дополнительно соединены вторым шпунтом с первыми или вторыми около основного шпунта. Для перевода яйцеклада в рабочее состояние необходимо существенное изгибание прегенитальной части брюшка (рис. 12, 1).

4. Тип Cicadina (рис. 5, 5; 10, 1; 12, 2, 3; 13). Вторые вальвиферы несут отчлененные третьи створки, гомологичные стилусам и выполняющие роль ножен, футляра для первых и вторых створок, соединенных шпунтовым скользящим сцеплением. Для внедрения в субстрат брюшко не изгибается, яйцеклад (I и II вальвы) отводится вниз вплоть до отвесного положения (рис. 13), вершина яйцеклада не выходит за вершину брюшка (рис. 5, 5; 13).

Основные этапы эволюции яйцеклада у Pterygota (рис. 5)

Первые этапы превращения яйцеклада в орудие, активно проникающее в субстрат, нам не известны. Известно, однако, что у тизанур (рис. 4, 1, 4; 5, 1), протискающих яйцеклад в щели субстрата (предыдущий этап), яйцеклад укорочен и укреплен по сравнению с тем, который служит только для проведения яиц (Tuxen, 1956; Matushkina, 2011). На следующем этапе активного внедрения вальв в растительный субстрат только короткие, зажатые вальвиферами, первоначально не слишком крепкие вальвы могли эффективно вонзаться в субстрат без надломов и недружного изгибания. Так обстоит дело и у Thysanura. Поддержка вальв вторым вальвифером обеспечивается у Thysanura (рис. 7, 3, 5). Движения вторых вальвиферов как дверных створок первоначально могли быть связаны с зажимом и освобождением вальв всех сразу или попеременно справа и слева. Техника проведения яйца по яйцекладу, по-видимому, единая для всех насекомых, его обеспечивают микротрихии на внутренней поверхности первых и вторых вальв, отклоненные дистально, при попеременном, сучащем, движении вальв (Austin, Browning, 1981; Gorb, 1996; Matushkina, 2011). Соединение оснований вторых вальв первоначально, очевидно, не было жестким.

Среди современных крылатых насекомых наиболее архаичным яйцекладом обладают стрекозы (рис. 4, 2; 5, 2; 6; 11, 1), единственная рецентная группа из Palaeoptera, у которой он сохранился (не редуцировался). Яйцеклад стрекоз был изображен и описан неоднократно (Tillyard, 1917; Silvestri, 1934; Asahina, 1954; Scudder, 1961; Клюге, 2000; Матушкина, 2004, 2008; Klass, 2008; Matushkina, Lambert, 2011).

Первичный яйцеклад современных стрекоз представлен двумя основными вариантами — тип Zygoptera и тип Aeshnidae (St. Quentin, 1962). В обоих случаях первые и вторые створки в покое полностью укрыты вторыми вальвиферами. Для Zygoptera (рис. 6, 1) при яйцекладке характерен упор на второй вальвифер, нижний край которого зазубрен, а вершинный край выражен как зачаточная короткая третья вальва. В типе Aeshna (рис. 6, 2), свойственном большинству Aeshnidae и Epiophlebia Calvert (Epiophlebiidae), опора при яйцекладке производится на вентральный край X сегмента, второй вальвифер лишен зубцов и не выступает назад в виде отчетливой лопа-

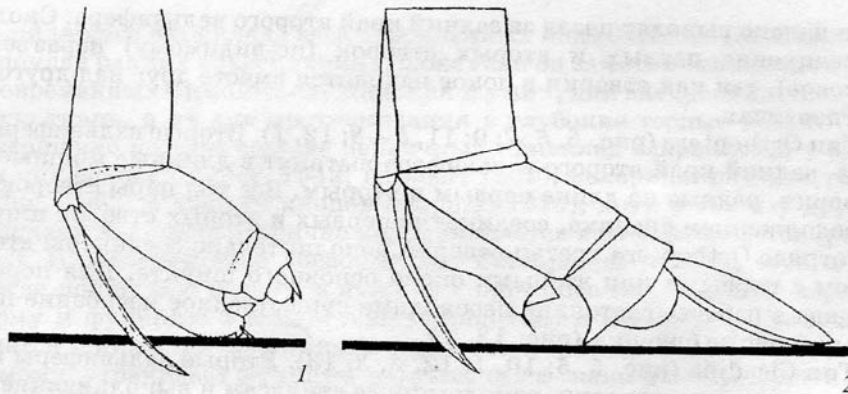


Рис. 6. Положение яйцеклада стрекоз при внедрении в растительный субстрат, вид сбоку.
1 — у *Zygoptera*, 2 — у *Aeshna*. По: St. Quentin, 1962.

сти (St. Quentin, 1962). У всех стрекоз между первыми и вторыми вальвами имеется скользящее разъемное соединение (рис. 8).

Разъемность олистетера у стрекоз сочетается (а возможно, и объясняется им) с вложением вальв одна в другую (первые снаружи), в положении покоя невозможным при неразъемном соединении. При переходе в рабочее положение вальвы становятся одна над другой и фиксируются олистетером. У представителей *Zygoptera* обе пары створок на вершине заострены, в вершинной части на вентральном крае несут возвратные зубцы, от зубцов на обеих парах по их латеральным поверхностям тянутся косопоперечные острые гребни, отклоненные, как и зубцы, кпереди; зубцы и гребни на вторых створках расположены гуще, особенно у вершины створок. Направление зубцов на втором вальвифере показывает, что его пилка работает при движении брюшка назад. У *Lestes* рабочие зубцы и гребни развиты и на первой, и на второй вальве, а зачаток третьей вальвы снабжен вершинным зубцом. У *Aeshna* второй вальвифер практически лишен зубцов и не выдается назад за границы своего сегмента (IX), первые створки также без зубцов и с закругленно-притупленной вершиной, они, по-видимому, служат футляром единственной прокалывающей паре — вторым створкам. Тип *Aeshna* более специализирован, а из типа *Lestes* легко вывести и ортоптероидный, и цикадоидный типы.

Ясно, что вторые вальвиферы могут (немного) раскрываться, чтобы высвободить вальвы, и смыкаться как створки дверей, а также двигаться взад и вперед по отношению к субстрату, очевидно, благодаря движениям (всего) брюшка и качанию самого вальвифера. Неразъемного шпунтового сцепления створок у стрекоз еще нет, но имеется разъемное (Klass, 2008), как у *Thysanura* (рис. 7, 1—3, 5; 8, 1). Яйцеклад стрекоз с зубчатыми, преадаптированными к силовой работе вторыми вальвиферами и короткими вальвами, скорее всего, действительно отражает близкое к начальному состояние активно внедряющегося в субстрат яйцеклада, так как при длинных вальвах участие вальвифера в разрушении субстрата технически неосуществимо, а укорочение (вторичное) третьих створок без укорочения первых и вторых — маловероятно. Напротив, двураздельность гонангула у современных стрекоз вторична, как уже было сказано.

Из яйцеклада стрекоз, такого как у *Lestes* и других *Zygoptera*, легко вывести и гриллоновый, и эвметабольный яйцеклад.

Короткий, надежно фиксированный на сегменте второй вальвифер как раз и мог служить для начального разрушения растительного субстрата, ко-

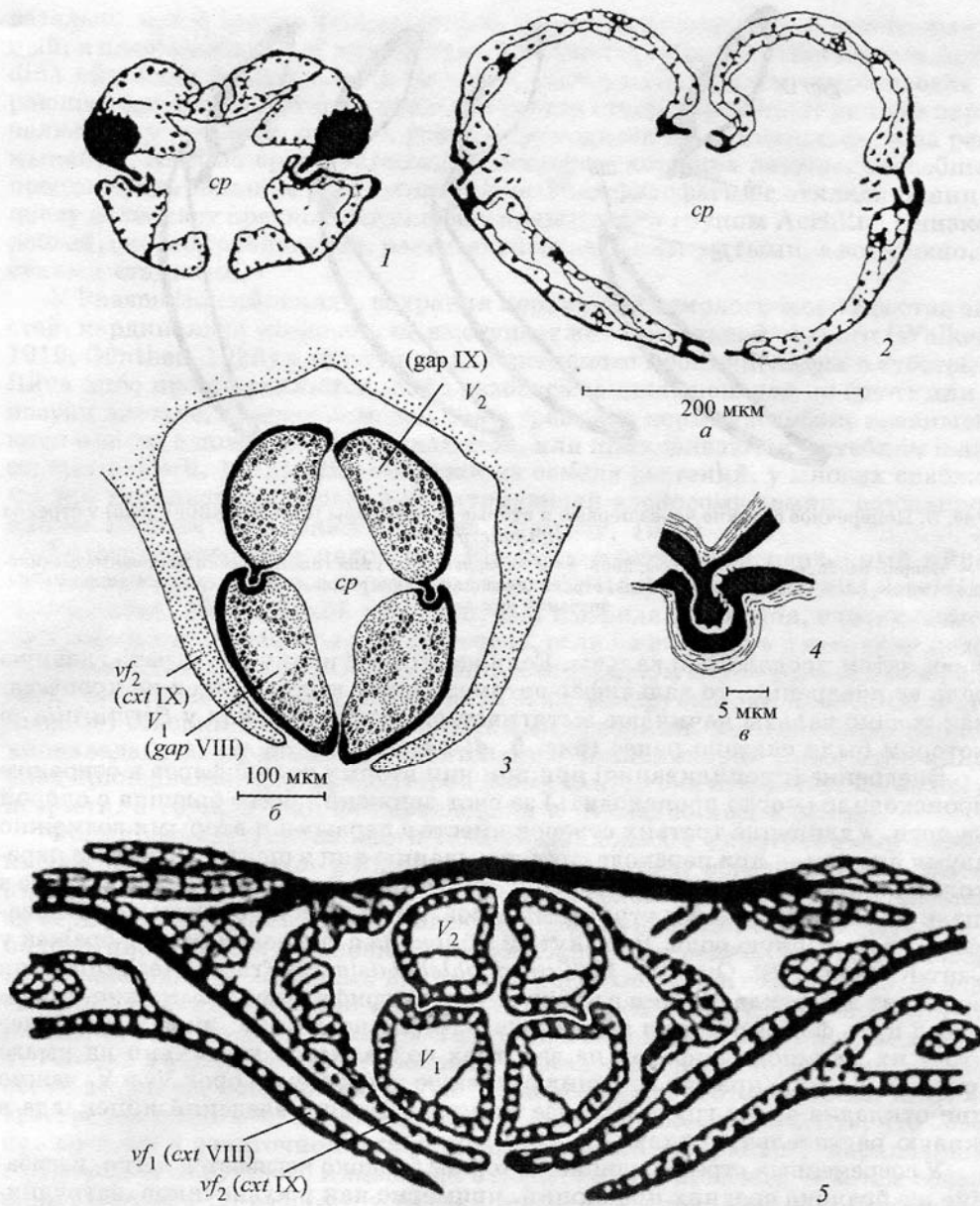


Рис. 7. Яйцеклад Thysanura в поперечном разрезе.

1 — *Lepisma saccharina* L. (Lepismatidae); 2 — *Atelura formicaria* Heyden (Lepismatidae); 3 — *Promesomachilis hispanica* Silv. (Machilidae); 4 — *Meinertellidae* gen. sp., показана только область сцепления створок; 5 — *Trigoniphthalmus alternatus* Silv. (Machilidae). 1, 2 — по: Pohl, 1957; 3, 4 — по: Sturm, Machida, 2001; 5 — по: Bitsch, 1974. cp — канал яйцеклада, vf_1 и vf_2 — первый и второй вальвиферы. Остальные обозначения как на рис. 2—5. Масштаб; а — к рис. 1, 2; б — к рис. 3, в — к рис. 4.

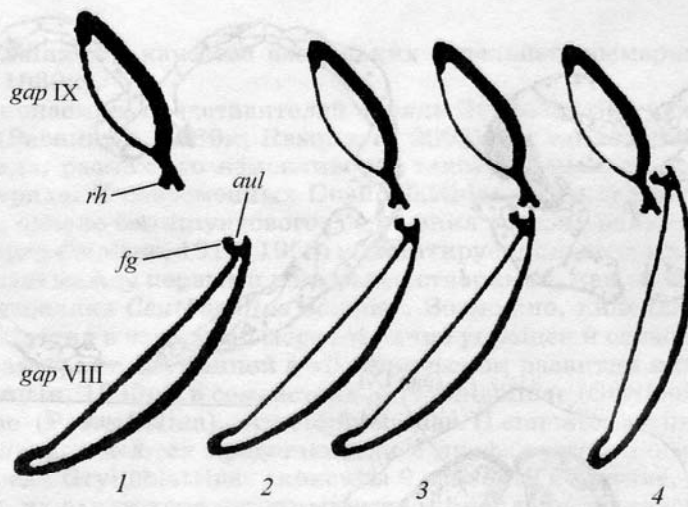


Рис. 8. Поперечное сечение через первые и вторые гонапофизы (створки яйцекада) у стрекоз (*Calopteryx*).

1 — створки изолированно, по: Klass, 2008; 2—4 — реальные (?) или гипотетически возможные соединения створок. *aul* — аулак; *fg* — гребень, ограничивающий аулак медиально; *rh* — рахис. Остальные обозначения как на рис. 4.

торое затем продолжали вальвы. Если же вальвы начинают играть главную роль во внедрении, то вальвифер автоматически выключается из процесса, как только вальвы начинают вытягиваться, например, как у *Permuralia*, о котором было сказано ранее (рис. 5, 4; 11, 4).

Внедрение (пропиливание) при помощи вторых вальвиферов в основном происходило (могло происходить) за счет движений всего брюшка с опорой на ноги. Удлинение третьих створок вместе с первыми и вторыми возможно двумя путями — при переходе к откладыванию яиц в щели субстрата и переходе к их откладке в грунт либо в мягкую гнилую древесину. При откладке в щели удлинение идет без утраты стилусов, которые сохраняют или усиливают свою сенсорную роль. Вытянутый яйцекад с грифельками изображен у Сент-Квентина (St. Quentin, 1962: *Indophlebia asiatica* Fraser, Aeshnidae); он подходит для откладки яиц в грунт с утратой грифельков. Возможно, таким и был путь формирования яйцекада у гриллоновых (см. ниже), тем более что у их личинок грифельки на зачатках сохраняется до линьки на имаго (рис. 11, 5—7). Укрытие несущих основную нагрузку створок V_1 и V_2 важно при откладке яиц в грунт и менее существенно при введении яйцекада в живую растительную ткань.

У современных стрекоз длинное и тонкое брюшко изгибается легко, изгибание же брюшка средних пропорций, примерно как у кузнечиков, затруднительно и неэффективно; простое дуговидное изгибание с наклоном передней части тела невозможно без длинных задних ног. Примечательно, что у стрекоз, утративших первичный яйцекад, брюшко становится короче и шире. Шпунтовое сцепление первых и вторых створок, которого еще нет у стрекоз, имеется как у Gryllones, так и у Eumetabola (Paraneoptera + Oligoneoptera) (рис. 9, 10). Весьма вероятно, что это синапоморфия Neoptera + Pseudorhynchota (Dictyoneuridea). Сцепка, несомненно, есть уже у *Permuralia* (Diaphanoptera). От состояния, близкого к таковому у Odonata, но уже со шпунтом V_1-V_2 , в ветви Gryllones силовая функция в значительной степени или целиком переходит к образовавшимся третьим створкам, которые у Orthoptera также приобретают шпунтовое соединение с первыми либо вторыми створками (Carpe de Baillon, 1920, 1922; Ander, 1939) (рис. 9, 1, 3—5).

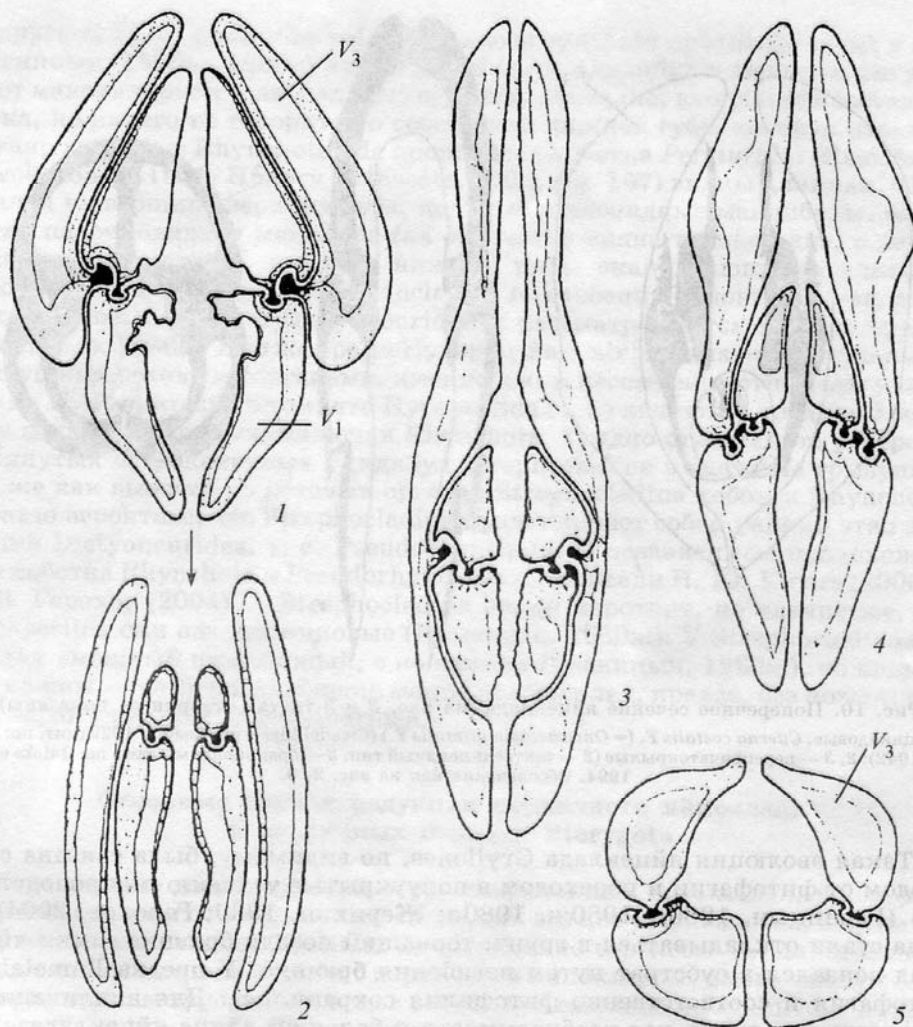


Рис. 9. Поперечное сечение яйцеклада у прямокрылых. По: Carpe de Baillon, 1919, 1922 (цит. по: Ander, 1939).

1, 2 — *Dolichopoda linderi* Duf. (Tettigonioidea) (1 — ближе к основанию, 2 — в средней части); 3 — *Tettigonia viridissima* L. (Tettigonioidea); 4 — *Gryllacris abbreviata* Brunn. (Gryllacridoidea); 5 — *Gryllus domesticus* L. (Grylloidea). V_3 — третьи створки яйцеклада. Остальные обозначения как на рис. 2.

Вполне возможно, что шпунт третьих створок образовался один раз, но затем переместился, так как в обоих случаях он находится в щели между первой и второй вальвами. У Grylloblattidae третьи створки не сцеплены с первыми и вторыми (Walker, 1956). Так или иначе, яйцеклад превратился в единое целое, а стилус, оказавшийся препятствием при внедрении вальв в субстрат, исчез.

У Gryllones, в частности у гриллоблаттид и кузнечиков, зачатки вторых вальвиферов у личинок несут стилусы, которые исчезают при линьке на имаго (Walker, 1919; Ander, 1939; Горохов, 2004) (рис. 11, 5—7). С учетом силовой функции третьих створок (у имаго) представляется наиболее вероятным, что у имаго стилусы именно исчезли, а не слились с вальвифером. У Grylloblattidae стилус от возраста к возрасту уменьшается (рис. 11, 5—7), ясно, что у имаго он исчез (Горохов, 2004). Уже у стрекоз видно, что стилус отодвинут от рабочего края вальвифера.

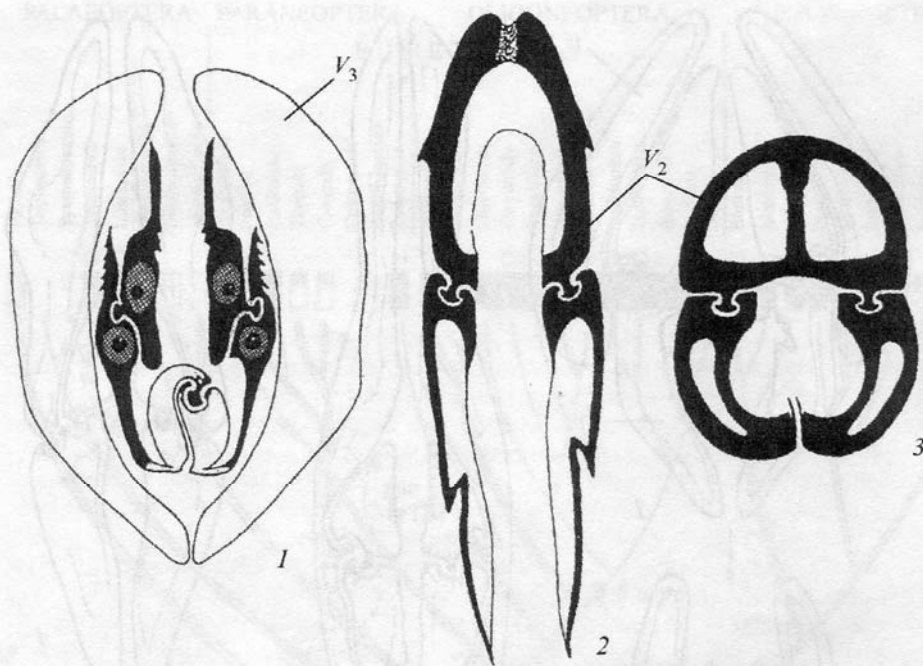


Рис. 10. Поперечное сечение яйцеклада (на рис. 2 и 3 третьи створки не показаны).
 1 — тикадовые, *Cuerna costalis* F. (= *Oncometopia lateralis* F.) (Cicadellidae), по: Readio, 1922 (цит. по: Muller, 1942); 2, 3 — перепончатокрылые (2 — тентрединоидный тип, 3 — браконоидный тип), по: Quicke et al., 1994. Обозначения как на рис. 2, 9.

Такая эволюция яйцеклада Gryllones, по-видимому, была связана с их уходом от фитофагии и переходом в полуоткрытые условия «макроподстилки» (Расницын, 1980г, 1980ж, 1980и; Жерихин, 1980; Горохов, 2004) — яйца стали откладываться в грунт, торчащий позади брюшка самки яйцеклад вонзался в субстрат путем изгибания брюшка. У предка *Eumetabola* фитофагия и соответственно фитофилия сохранились. Для впиливания в растительную ткань нет необходимости в большой длине яйцеклада.

Яйцеклад *Diaphanoptera* (рис. 11, 4), ясно сохранившийся на отпечатках *Permuralia maculata* Kukulova-Peck et Sinitshenkova и хорошо проиллюстрированный (Rasnitsyn, Novokshonov, 1997), отличается от стрекозиноного тем, что вторые и третьи створки в нем, несомненно, были соединены шпунтовым сцеплением (на всех отпечатках они образуют единое целое), далеко вышли за задний край второго вальвифера, но не за вершину брюшка даже без учета церок; вальвифер полностью лишен зубцов на свободном крае и вовсе не выступает назад за пределы своего сегмента — не несет в отличие от стрекоз никаких следов зачаточной третьей вальвы; напротив, стилус сильно вытянут, хотя, вероятно, по-прежнему играет сенсорную роль. Положение вершины яйцеклада по отношению к вершине брюшка ясно свидетельствует о том, что для приведения вальв в рабочее положение они должны отодвигаться от брюшка вниз. О строении яйцеклада ископаемых *Palaeoptera* приходится судить по находкам единичных экземпляров, как правило, не лучшей сохранности, и соответственно выводы рискуют оказаться недостаточно надежными.

Группа отрядов (надотряд) *Pseudorhynchota* (*Dictyoneuridea*) по строению яйцеклада (наличию стилуса и отсутствию третьих створок — рис. 11, 3, 4) больше всего сходна с современными стрекозами (Brauckmann, 1991;

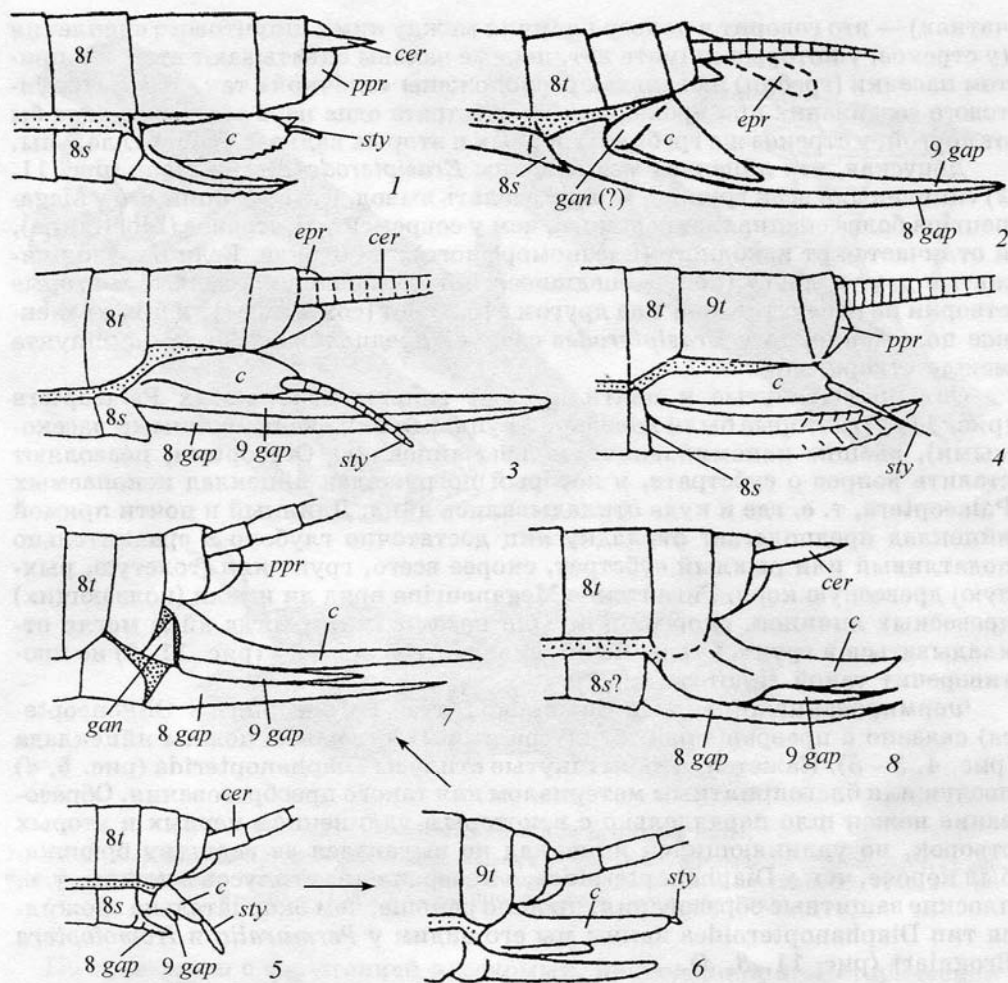


Рис. 11. Яйцеклады современных и ископаемых насекомых, вид сбоку (по: Горохов, 2004, с изменениями).

1 — Odonata (Zygoptera), 2 — Meganeurida (*Erasiopteroides*, средний карбон), 3 — Palaeodictyoptera (*Homioptera*, средний карбон), 4 — Diaphanopterida (*Permuralia*, ранняя пермь), 5–7 — Grylloblattida [современный: 5 — имаго; 6, 7 — личинка (нимфа) предпоследнего и последнего возрастов], 8 — Gigatitanida, Gigatitanidae (средний и поздний триас). 2 — по: Vechly et al., 2001; 3 — по: Brauckmann, 1991; 4 — по: Rasnitsyn, Novokshonov, 1997; 5 — по: Шаров, 1968; 6 — по: Walker, 1956. *c* — гонокса (вальвифер) IX сегмента, *ppr* — парапрокт, *s* — стернит, *t* — тергит. Арабскими цифрами обозначены номера сегментов. Остальные обозначения как на рис. 2, 4.

Rasnitsyn, Novokshonov, 1997). Напротив, реконструированный яйцеклад представителей подотряда Meganeurina (Odonata) (рис. 11, 2) демонстрирует признаки значительной специализации (Vechly et al., 2001; Горохов, 2004) — большей, чем у современных яйцекладовых стрекоз, но выводимой из состояния *Pseudorhynchota*. Стилус отсутствует, а второй вальвифер немного вытянут каудально и, вероятно, фиксирует с боков (зжимает) вторые створки и с ними весь яйцеклад. В сущности, это еще один тип яйцеклада.

У Diaphanopterida можно предполагать наличие сцепки между первыми и вторыми вальвами, о других яйцекладах (рис. 11), известных мне также только по рисункам, ничего сказать нельзя. У *Permuralia* первые и вторые вальвы расположены вплотную друг над другом (на всех имеющихся отпе-

чатках) — это говорит в пользу наличия между ними шпунтового сцепления (у стрекоз, у которых шпунта нет, первые вальвы охватывают вторые), при этом насечки (гребни) на вальвах расположены «елочкой» так, что без шпунтового соединения при прокалывании субстрата одна пара вальв отходила бы от другой, у стрекоз же гребни на первых и вторых вальвах субпараллельны.

Допуская, что яйцеклад меганеврины *Erasipterodes* Brauckmann (рис. 11, 2) типичен для всей группы, можно сделать вывод, что состояние его у *Meganeurina* более специализированное, чем у современных стрекоз (*Libellulina*), и отличается от исходного (плезиоморфного) для отряда. Если плотно прижатые друг к другу (не разошедшиеся при захоронении) первые и вторые створки на отпечатке друг над другом отражают (сохраняют) их прижизненное положение, то у *Erasipterodes* следует предположить наличие шпунта между створками.

Сильно вытянутые и почти прямые вальвы ископаемых *Palaeoptera* (рис. 11, 2) (которые были довольно крупными или очень крупными насекомыми), внешне напоминающие вальвы яйцеклада *Orthoptera*, позволяют ставить вопрос о субстрате, в который погружался яйцеклад ископаемых *Palaeoptera*, т. е. где и куда откладывались яйца. Длинный и почти прямой яйцеклад предполагает откладку яиц достаточно глубоко в сравнительно податливый или рыхлый субстрат, скорее всего, грунт или (толстую, рыхлую) древесную кору. Гигантские *Meganeurina* вряд ли имели (ползающих) древесных личинок, скорее, они были наземными, и тогда яйца могли откладываться в грунт. Строение яйцеклада *Erasipterodes* (рис. 11, 2) не противоречит такой гипотезе.

Формирование яйцеклада *Eumetabola* (т. е. *Paraneoptera* + *Oligoneoptera*) связано с превращением стилусов вторых створок в ножны яйцеклада (рис. 4, 3—5). Кажется, что вытянутые стилусы *Diaphanoptera* (рис. 5, 4) послужили благоприятным материалом для такого преобразования. Образование ножен шло параллельно с некоторым удлинением первых и вторых створок, но удлиняющийся яйцеклад не выдавался за вершину брюшка, был короче, чем у *Diaphanopteroidea*, а превращение стилусов в ножны, т. е. плоские защитные образования, прошло раньше, чем окончательно сложился тип *Diaphanopteroidea* каким мы его видим у *Permuralia* и *Homoioptera* Brogniart (рис. 11, 3, 4).

В эволюционной ветви, идущей от общего предка *Oligo-* и *Paraneoptera* до и после отделения *Dictyoneuridea*, развитие процесса откладки яиц было связано с отведением яйцеклада вниз без изгибания брюшка (рис. 12, 2, 3), при этом стилусы, утратив сенсорную функцию, приобрели защитную, а именно, укрыли с боков рабочие створки в покое и превратились в ножны. Расницын (1980д) отмечает, что преобразование стилусов IX сегмента в ножны яйцеклада произошло одновременно с превращением стилусов IX сегмента самца в хватательный орган или чуть позже. Думается, что такое преобразование грифельков у самцов способствовало превращению IX стилусов самок в ножны яйцеклада путем переноса некоторых особенностей крепких стилусов самца на стилусы самки, на что, возможно, намекает и А. П. Расницын.

Превращение стилусов в ножны неизбежно сопровождалось ограничением их подвижности. Силовая функция таким преобразованным стилусам (ножнам) несвойственна изначально и не характерна для большинства *Eumetabola*. Яйцеклад с ножнами обычно сравнительно короткий — его основание сдвинуто вперед, он прижат снизу к пигофору и не выдается за вершину брюшка (IX и X сегментов). Современные обладатели эвметабольного яйцеклада — преимущественно некрупные, за исключением певчих цикад (*Tettigarctidae* и *Cicadidae*), которые, однако, погружают в субстрат только вершину яйцеклада (рис. 12, 2).

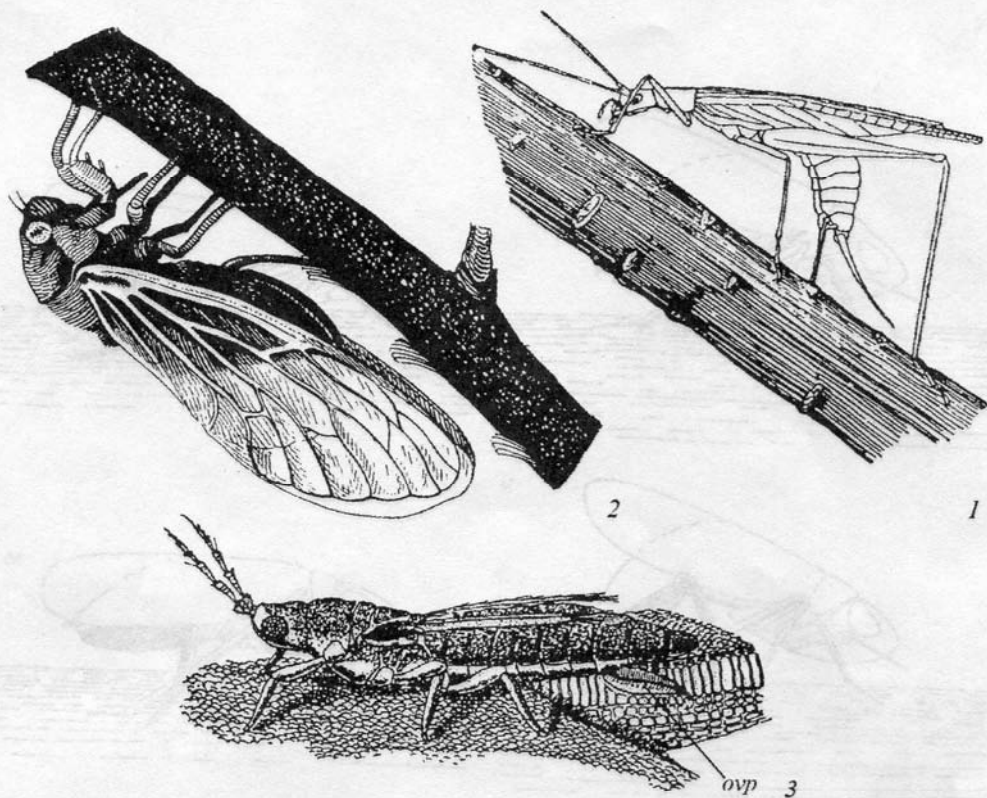
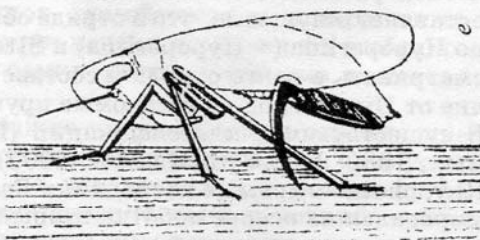
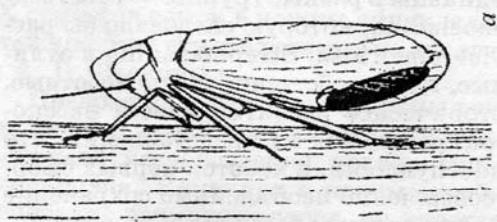
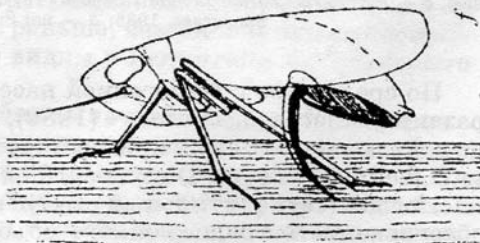
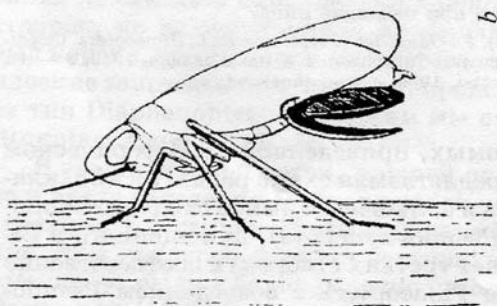
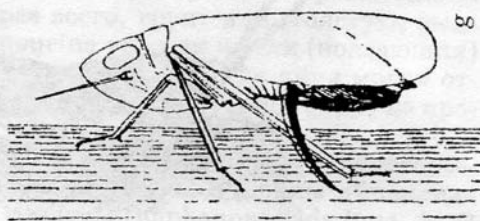
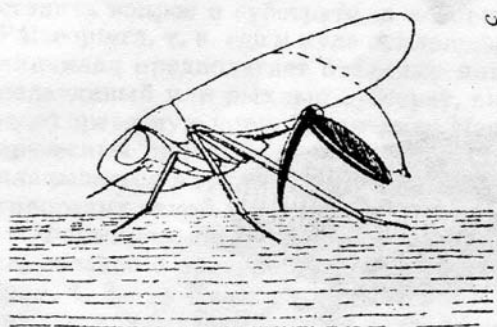
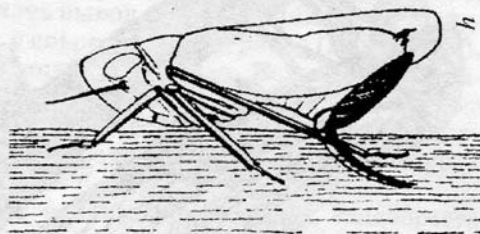
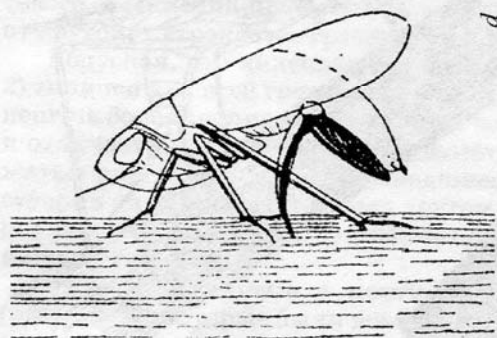


Рис. 12. Поза насекомого при откладке яйца.

1 — *Oecanthus pellucens* Scop. (Orthoptera, Oecanthidae), 2 — *Magicicada septemdecim* L. (Homoptera, Cicadidae), 3 — *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouche (Thysanoptera, Thripidae). 1 — по: Шванвич, 1949; 2 — по: Snodgrass, 1935; 3 — по: Silvestri, 1934. ovp — яйцеклад.

По сравнению с филогенией насекомых, приведенной в «Историческом развитии класса насекомых» (1980), предлагаемая схема развития яйцеклада показывает большую примитивность и большее взаимное сходство Odonata (Libelluliformes) и Dictyoneuridea (Pseudorhynchota), помещенного в Cimiciformes (есть тактильный стилус и нет третьих створок) и соответственно обоснованность традиционного объема Palaeoptera с возведением Pseudorhynchota в ранг когорты (Dictyoneuriformes).

При чтении характеристики и описания отряда Нуроперлида в «Историческом развитии класса насекомых» (1980) и «History of Insects» (2002) не оставляет ощущение, что в отряде объединены 2 разные группы — собственно Нуроперлида (= Нуроперлина) и Strephocladina, которую следовало бы рассматривать в ранге отряда в составе Dictyoneuridea. Strephocladina в отличие от Нуроперлина — насекомые крупные, как и собственно ложнохоботные. В существующей классификации (Историческое развитие класса насекомых, 1980; History of Insects, 2002), опирающейся на представления, что Rhynchota — прямые наследники Pseudorhynchota, и хоботок первых сформировался на основе хоботка вторых, совершенно необъяснимо сохранение грызущего ротового аппарата сеноедов, они должны были бы быть сестринской группой общего предка Pseudorhynchota и Rhynchota, у которого еще не сформировался хоботок. Хотя, по-видимому, нет ни одного достаточно полного и ясного отпечатка хоботка Pseudorhynchota, имеющие данные говорят о несходстве хоботков этих групп и о невозможности вывести один



из другого. Сами описания хоботка *Pseudorhynchota* противоречивы; в них (Расницын, 1980ж, 1980и) кроме вытянутых мандибул и максилл фигурируют максиллярные и лабиальные щупики, очевидно, входящие в состав хоботка, но ничего не говорится о собственно нижней губе, которая образует футляр хоботка у *Rhynchota*. На прорисовке хоботка *Permuralia* (Rasnitsyn, Novokshonov, 1997; History of Insects, 2002, fig. 157) видны длинная, обломанная на вершине верхняя губа, цельные шиловидные мандибулы, вытянутая палочковидная максилла (на отпечатке видна только одна) с нерасчлененным щупиком, и узкая нижняя губа, оканчивающаяся слитыми глоссами или щупиками. *Strephocladina* по строению головы, точнее, ротовых органов, сходны с *Dictyoneuridea* и рассматриваются как их предок (Расницын, 1980е). В то же время *Hypoperlida* s. str. обладают нормальными грызущими ротовыми органами, именно к ним несомненно относится указание А. П. Расницына о том, что *Hypoperlida* (s. l.) являются предками сеноедов и их производных, включая *Rhynchota*. Трудно представить реверсию вытянутых остроконечных мандибул *Strephocladina* в обычные грызущие, так же как вывести из ротовых органов *Strephocladina* хоботок *Rhynchota*. Гораздо вероятнее, что *Strephocladina* представляют собой ранний этап эволюции *Dictyoneuridea*, т. е. *Pseudorhynchota*. О независимом происхождении хоботка *Rhynchota* и *Pseudorhynchota* уже писали Н. Ю. Клюге (2000) и А. В. Горохов (2004). У *Strephocladina* церки короткие, но членистые, а у *Hypoperlida* они одночлениковые (Расницын, 1980ж). У *Strephocladina* яйцеклад «мощный пилообразный, с ножнами» (Расницын, 1980ж), но каковы эти ножны — не сказано, однако мощный яйцеклад, правда, без ножен, как раз характерен для *Dictyoneuridea*.

Основные случаи редукции первичного яйцеклада в различных отрядах Pterygota

Стрекозы — самый древний отряд современных насекомых, у которых сохранился развитый первичный яйцеклад; его нет у *Ephemera*, и он не обнаружен на отпечатках *Paoliida*. Одновременно стрекозы — единственный отряд с водными личинками и с первичным яйцекладом, имеющимся у всех *Zygoptera*, *Anisozygoptera* и видов семейств *Aeshnidae* и *Petaluridae* из *Anisoptera* (Tillyard, 1917). Но стрекозы также единственный отряд насекомых с водной личинкой, у которых не происходит снижения роли имаго в жизненном цикле. Яйца откладываются на суше на растения у воды, даже на деревья (у *Lestes*), либо на подводные участки стеблей растений и в грунт дна, но при этом насекомое остается над водой, опуская в нее только вершину брюшка (иногда погружаясь полностью: Johnson, 1961); либо яйца рассеиваются над водной поверхностью, последнее свойственно тем группам, у которых первичный яйцеклад исчез (Silvestri, 1934; Спурис, 1964). Как уже говорилось, в яйцекладе стрекоз сохраняются стилусы IX сегмента и нет третьих створок (Silvestri, 1934; Fraser, 1956; Клюге, 2000). Считается, что личинки древних стрекоз из подотряда *Meganeurina* были еще сухопутными, так как они не обнаружены в ископаемом состоянии, тогда как водные личинки в захоронениях обычны (Расницын, 1980а; Синиченкова, 1980). Откладка яиц на суше у менее продвинутых современных стрекоз позволяет предположить переход личинок в водную среду на более позднем этапе эволюции.

Рис. 13. Последовательные фазы (a—h) работы яйцеклада у «*Thamnotettix*» s. l. (*Cicadina*, *Cicadellidae*) на травянистом стебле. По: Müller, 1942.

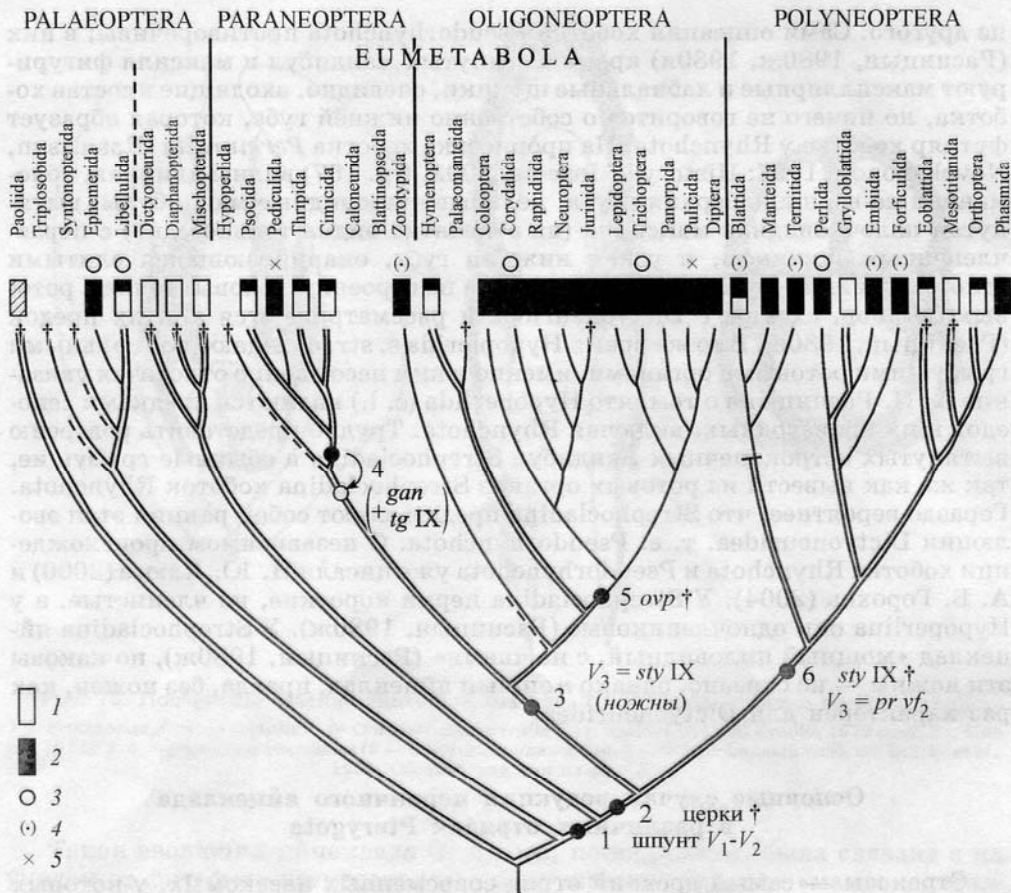


Рис. 14. Филогенетическое древо Pterygota, модифицированное с учетом эволюции яйцекада.

1 — яйцекад функциональный, 2 — яйцекад редуцирован, 3 — водные личинки, 4 — скрытый образ жизни, 5 — паразитический образ жизни. Узлы 1—6 отмечают главные апоморфные преобразования. $pr\ vf_2$ — отросток второго вальвифера. Остальные обозначения как на рис. 2, 7, 12.

Если изначально первичный яйцекад Pterygota служил для впиливания и внедрения яиц в толщу растительной ткани, то затем мог использоваться для проникновения и в другие субстраты. Обладавшие яйцекадом первичные тараканы (Mylacridina) могли откладывать яйца и в гнилую древесину, и в грунт, — смена субстрата на более податливый открывает дополнительные возможности для редукции яйцекада. Самые архаичные тараканы сем. Archimylacrididae имели, по-видимому, нормальный ортоптеридный яйцекад с 3 парами одинаково длинных створок (*Kunguroblattina microdictya* В.-М. et Vishn.) (Вишнякова, 1965), у представителей более продвинутого сем. Mesoblattinidae (Blattina, надсем. Blattoidea), описанных Вишняковой (1968), яйцекад носит черты ларвализации — третьи створки укорочены по сравнению с первыми и вторыми и снабжены апикальным стилусом, как у личинки современных ортоптеридов.

В полной мере первичный яйцекад сохраняется у большинства прямокрылых (Gryllida, или Orthoptera), ведущих преимущественно открытый или полускрытый хищный образ жизни. Нет яйцекада только у живущих под землей и откладывающих яйца в норках Gryllotalpidae и Cylindrachaetidae; правда, последние относятся к триперстовым, т. е. к Caelifera и, следо-

вательно, как и другие Tridactyloidea, утратили не первичный ортоптероидный, а преобразованный акридоидный яйцеклад. У растительноядных Acridina яйцеклад радикально перестроен, сильно укорочен и преобразован в роющий аппарат, в котором первые и третьи створки работают как две пары челюстей, у которых, однако, усилие приходится не на смыкание, а на размыкание. Именно среди акридид существуют хорошие летуны, способные преодолевать большие расстояния. Сочетание фитофагии с откладкой яиц в почву позволяет предположить связь прародителя группы Acridina с низкорослой, скорее травянистой, растительностью и с открытыми, а возможно, и сухими станциями.

У Phasmatida яйцеклад, сохраняя первичный гомологический состав частей, кардинально укорочен, не выступает из генитальной полости (Walker, 1919; Günther, 1956) и не служит для активного проникновения в субстрат. Яйца либо просто роняются, либо разбрасываются, попадая на грунт или в пазухи листьев, а также помещаются в трещины коры, неглубоко закапываются в грунт с помощью ног и челюстей, или приклеиваются к стеблям и листьям (Bedford, 1978). Яйца похожи на семена растений, у многих снабжены так называемой головкой, имитирующей элейосому семян, служащую для их разноса муравьями (Hughes, Westoby, 1992).

Среди Polyneoptera надотряда Blattidea мечевидный первичный яйцеклад сохранили древние тараканы (т. е. Blattida) из подотряда Mylacridina (Вишнякова, 1980). Какой яйцеклад был в отряде Eoblattida, считающемся базальным в этом надотряде, неизвестно, если не включать в него (как подотряд) Gerarida. Однако у Gerarida яйцеклад в одном случае, и именно в роде *Gerarus* (Kukalova-Peck, Brauckman, 1992), обнаружен; он короткий, и его (первые) створки снабжены поперечными гребнями, которые свойственны яйцекладам, внедряемым в растительную ткань; скорее всего, этот яйцеклад принадлежит к диафаноптероидному типу, а значит, Geraridae не Polyneoptera, а группа, еще не перешедшая к откладке яиц в землю.

Формирование уплощенного тела таракановых с уплотненными передними крыльями связано с их переходом к скрытому образу жизни с обитанием в щелях и полостях субстрата. В таких условиях далеко выступающий за вершину брюшка яйцеклад ограничивает движения, а откладка яйца с подгибанием брюшка становится невозможной. Современные Blattida вместе с производными отрядами Manteida и Termitida утратили наружный первичный яйцеклад, перейдя к ношению оотеки (Blattida и Manteida) и к откладке яиц свободно в гнезде (Termitida). Расницын (1980з) предполагает, что оотека у тараканов и богомолов возникла конвергентно, а термиты и вообще ее не имели, хотя примитивные Mastotermitidae и откладывают яйца на субстрат двурядными пакетами. Может быть, проще представить, что оотека, хотя бы в зачаточном виде, сформировалась у тараканов параллельно с редукцией наружного яйцеклада в ходе единого процесса, а затем совершенствовалась по-разному у безъяйцекладных тараканов и у богомолов. Что касается термитов — насекомых, перешедших к жизни в гнезде (термитнике) и к социальной организации, то у них естественно отпала необходимость в ношении оотеки и в защите яиц дополнительной оболочкой — пакеты мастотермитид, по-видимому, представляют собой рудимент оотеки. Данные молекулярных филогенетических исследований (Inward et al., 2007) позволяют предположить, что термиты произошли от тараканов сем. Cryptocercidae надсем. Blattoidea и, следовательно, лишились оотеки вторично. Представление о едином происхождении оотеки обосновали Анисюткин и Горохов (2005), опирающиеся, в частности, на данные Налепы и Ленца (Nalepa, Lenz, 2000).

В ветви веснянокобразных (Perlidae) исходной группой считается отряд Grylloblattida, включающий многочисленных ископаемых, долгое время

рассматривавшихся в качестве нескольких отдельных вымерших отрядов (Расницын, 1980к).

Среди ископаемых представителей отряда Grylloblattida в современном понимании (Расницын, 1980к; Rasnitsyn, 2002) нет единообразия в строении яйцеклада, размах его изменчивости таков, что ставит под сомнение цельность отряда. У современных Grylloblattidae яйцеклад типично ортоптероидный, однако без шпунтового соединения третьих валъв с первыми и вторыми. Уокер (Walker, 1919, 1956) констатирует только один шпунт (tongue-and-groove) между первыми и вторыми створками, как он пишет, такой же, как у кузнечика *Ceuthophilus* Scudder. Возможно, яйцеклад современных гриллоблаттид в известной мере вторично упрощен и ослаблен. Судя по краткой характеристике, данной в «Историческом развитии класса насекомых» (Расницын, 1980к), в семействах Sylvaphlebiidae (Grylloblattina), Tillyardembiidae (Protoperlina), Atactophlebiidae (Lemmatophorina), т. е. во всех подотрядах, имеются представители с диафаноптероидным яйцекладом, даже среди Grylloblattina: «кокситы 9 сегмента короткие, не образующие створок, их стили хотя и примыкают к яйцекладу, но далеко не достигают его вершины». Кроме того, яйцеклад *Sojanoraphidia* O. Mart. (Sojanoraphidiidae, Grylloblattina) из семейства, ранее числившегося в отряде Raphidiida (Историческое развитие класса насекомых, 1980), очень длинный и тонкий, сколько створок в нем — неясно, вообще ли на что не похож и, несомненно, вторично сильно специализирован.

Как почти у всех отрядов с водными личинками, у веснянок (Perlida, = Plecoptera) яйцеклад утрачен. Для откладки яиц самки большей частью погружаются в воду, яйца помещаются на дне под камни и т. п. (Биологический энциклопедический словарь, 1986).

У вымерших пермских жукообразных Protelytrina, которые рассматриваются как исходный подотряд ухверток, «самки имели наружный, более или менее укороченный яйцеклад» (Вишнякова, 1980). Такая жизненная форма связана с узкими тесными местами обитания, в которых яйцеклад оказывается обузой. У ухверток (Forficulina, Dermaptera) он уже отсутствует или сильно редуцирован, не служит для откладки яиц и лишен олистетера (Pygidicraniidae: Klass, 2003); физическая незащищенность яиц компенсирована заботой о потомстве — материнской охраной яиц и личинок.

Наконец, эмбии (Embiida), не оставившие (ясных) следов в палеонтологической летописи раньше кайнозоя (Расницын, 1980и), также обитают в узких полостях и ходах и лишены яйцеклада.

Особо длинный яйцеклад кузнечиковых и сверчковых сформировался и используется для внедрения яиц в мягкий субстрат — грунт; растительный субстрат, в который возможно внедрять яйца на глубину нескольких сантиметров, — только кора и стволы деревьев (ветви тоньше). Для погружения в живой растительный субстрат достаточно короткого колюще-пилящего (режущего) яйцеклада.

Можно предположить, что у предка Eumetabola (Paraneoptera + Oligoneoptera) яйцеклад в результате укорочения и смещения его основания вперед перестал выдаваться за вершину брюшка и укрывается в бороздке на вентральной поверхности IX сегмента (пигофора). Склеротизованная стерральная поверхность, к которой снизу прилегает яйцеклад (посткоксальный мост IX сегмента), в виде неширокой полосы выражена уже у стрекоз. Среди Paraneoptera такой яйцеклад у сеноедов, трипсов, многих цикадовых и клопов, в других группах этой линии яйцеклад претерпел вторичные видоизменения, подчас серьезные, или полностью редуцировался. В линии Paraneoptera многие группы характеризуются небольшими по сравнению с Polyneoptera размерами тела, а также слабой склеротизацией покровов, в

частности брюшка; таковы сеноеды, трипсы, белокрылки, в меньшей степени — часть цикадовых и клопов.

Наиболее примитивной группой из раздела *Paraneoptera* (= когорты *Cimiciformes*) в современной фауне являются сеноеды (*Psocida*, = *Psocoptera*). Архаичный подотряд *Permopsocina* известен с начала пермского периода до раннего мела, его представители, по Вишняковой (1980), обладали коротким режущим яйцекладом, предназначенным, по-видимому, для внедрения яиц в растительный субстрат. Из текста Вишняковой (1980) можно также сделать вывод, что формирование общего предка современных подотрядов *Psocina*, *Trogiina* и *Amphientomina* (*Troctina*) связано с переходом к питанию микроскопическими водорослями и грибами, освоением скрытого образа жизни и уменьшением размеров. Существующие поныне подотряды известны с юры (*Troctina*), раннего мела (*Psocina*) и позднего мела (*Trogiina*). Яйцеклад современных *Psocida* (Badoñnel, 1951, 1956, 1970; Matsuda, 1976; Вишнякова, 1980, 1986) достаточно заметно отличается от исходного плана, выраженного у цикадовых; во многих случаях отдельные пары створок редуцируются — первые у *Trogiina*, третьи у многих, или первые и вторые (у *Lachesillidae* из *Psocina*) (Вишнякова, 1986); в сем. *Archipsocidae* яйцеклад редуцирован полностью. Третьи створки большей частью (или всегда?) не выполняют функцию ножен, обычно укорочены и расширены, обильно снабжены щетинками. Яйца откладываются на поверхность субстрата и почти всегда покрываются анальными выделениями или паутиной (Вишнякова, 1986). Функция первых и вторых створок, остающихся нормально развитыми и нередко заостренными, неясна. Так или иначе, ослабление роли яйцеклада у сеноедов связано с их переходом к скрытому образу жизни и с уменьшением размеров.

Трипсы — одни из самых мелких насекомых (наряду с некоторыми паразитическими перепончатокрылыми и некоторыми другими группами) со слабо модифицированным первичным яйцекладом в подотряде *Terebrantia* у современных и у ископаемых *Lophoneurina*. У *Terebrantia* яйцеклад прижат снизу к вершине брюшка и лишен третьих створок (Priesner, 1956), что можно как-то связать с их малыми размерами; в этом отношении проявляется их сходство с сеноедами. Редукцию третьих створок легче представить, если они гомологичны гоностилям, которые на VIII сегменте исчезли еще у первых *Pterygota*. В подотряде *Tubulifera* первичный яйцеклад не развит, и среди его представителей есть яйцеживородящие виды.

Первые ринхоты относятся к сем. *Archescytinidae*, ранее они обособлялись в ранге инфраотряда в подотряде *Sternorrhyncha* (Попов, 1980; Историческое развитие класса насекомых, 1980), позднее получили более высокий ранг подотряда в рамках большого отряда *Rhynchota* (Shcherbakov, Popov, 2002; *History of Insects*, 2002). По всей вероятности, той морфологической особенностью, которая дала название современным *Sternorrhyncha*, они не обладали и по этому признаку, скорее всего, были «*auchenorrhyncha*», но палеонтологических данных об этом нет. Строение яйцеклада менее специализированных *Archescytinidae* неизвестно; Шчербаков и Попов (Shcherbakov, Popov, 2002) пишут, что у *Permoscytina* Tillyard яйцеклад выдавался за вершину брюшка («*was protruding caudally*»). Считается (Szelegiewicz, 1971; Беккер-Мигдисова, 1972, по: Попов, 1980), что *Archescytinidae* были связаны с генеративными органами древних голосеменных и развивались между чешуями их стробилов. Однако данные Е. Э. Беккер-Мигдисовой относятся к глубоко специализированным формам с сильно удлинённым яйцекладом, тонкие гонапофизы которого были собраны в петли и служили, по-видимому, для протискивания яиц между чешуями незрелых стробилов. Такой яйцеклад мало что может сказать об исходном состоянии у *Archescytinidae*; к тому же подобная специализация не может быть основой для нормального

колюще-пилящего яйцеклада всех современных надсемейств. Почти наверняка яйцеклад ранних архесцитинид, даже если он заметно отличался от такового современных Cicadina, служил, как и у них, для внедрения яиц в растительную ткань, а не для протискивания в глубокие тесные пазухи.

В совершенно полном составе первичный яйцеклад сохраняется у большинства цикадовых (Müller, 1942; Kramer, 1950), пелоридид (Coleorrhyncha) (China, 1962) и многих клопов (Dupuis, 1970), хотя у тех и у других в ряде случаев он сильно вторично видоизменяется или утрачивается (редуцируется). В надсемействах Cicadelloidea, Cercopoidea и Cicadoidea яйцеклад всегда полностью развит, в надсем. Fulgoroidea он сохраняет первичную форму и функцию в семействах Delphacidae и Cixiidae; у последних наблюдается снижение функциональных возможностей яйцеклада, он, по-видимому, утрачивает функцию впиливания в ткани и используется для просовывания яиц в щели или в грунт в сочетании с укрытием яйцекладки воском, продуцируемым на восковых полях, расположенных рядом с яйцекладом (Müller, 1942). В трибе Pentastirini (Cixiidae) яйцеклад полностью теряет свою первоначальную функцию и служит только консолью для обильно выделяемого воска, которым покрывается кладка приклеенных к субстрату яиц. В сем. Kinnaridae яйцеклад почти полностью редуцирован. В семействах Achilidae, Derbidae, Dictyopharidae, Issidae и некоторых других яйцеклад, сохраняя свою номинальную роль и гомологический состав, резко изменяет свою форму и механику откладки яиц. Строение и работа яйцеклада такого загребающе-месящего типа описаны Г. Й. Мюллером у *Dictyophara europaea* L. (Müller, 1942). Все створки укорочены и расширены, первые и третьи ограничивают более или менее полусферическую полость, ее верх и бока прикрывают третьи створки, низ — первые; вторые створки, сросшиеся в основании, делят полость на верхнюю и нижнюю камеры. Первые и третьи створки продольно расщеплены каждая на 2 лопасти. В целом такой яйцеклад приобретает подобие грызущих ротовых органов: медиальные доли первых створок напоминают по форме и функциям мандибулы, латеральные — нижнюю губу. Медиальные доли («челюсти») загребают мелкодисперсный (глинистый) субстрат, перемешивают его с выделениями придаточных желез, облепляют продуктом яйца (поодиночке) и выделяют их во внешнюю среду, роняя на почву или приклеивая на растения. В третьей группе, производной от второй, яйцеклад еще более преобразуется, уплощается латерально, внешние доли третьих створок приобретают зубчики и, по-видимому, функцию соскребания. Работа такого яйцеклада детально не описана.

Современные Sternorrhyncha, несомненно, являются очень сильно видоизмененными осколками пермских предков, т. е., архесцитинид. Даже псиллиды, которые внешне кажутся достаточно заурядными насекомыми, по некоторым признакам строения, например прыгательного аппарата, чрезвычайно своеобразны. Все Sternorrhyncha, пожалуй, кроме псиллид носят следы миниатюризации и морфологического упрощения. Согласно представлениям палеонтологов (Shcherbakov, Popov, 2002), подотряды Psyllina (Psylloidea + Aleyrodoidea) и Aphidina (Aphidoidea + Coccoidea) произошли от Archescytinidae (Archescytinina) независимо, т. е. полифилетически, и, следовательно, нет оснований считать, что яйцеклад псиллиного типа был у предков Aphidina (или наоборот). В обоих подотрядах яйца уже не погружаются в субстрат, однако у Psyllina s. str. и Aleyrodina они с помощью модифицированного первичного яйцеклада втыкаются в растительную ткань специальным отростком (шипом) наподобие канцелярской кнопки.

У Psyllina в конструкцию яйцеклада включены прикрывающие его сверху IX тергит и снизу — VIII стернит, вместе имеющие вид клюва, из которого высовываются вершины створок (все три пары их развиты). Строение

и гомологию частей вершины брюшка с яйцекладом у алейродид разные авторы описывают по-разному, но, судя по рисункам Сильвестри (Silvestri, 1934), соответствующая область у Aleyrodidae (Aleyrodina) устроена сходно с таковой Psyllina. У *Aleyrodes proletella* L. (*A. brassicae*) Сильвестри показывает все три пары створок, самые мощные из которых — первые. Какие обстоятельства и условия прошлого привели к такому типу яйцеклада, неясно.

Ветвь Aphidina s. l. (Aphidina s. str. + Coccina), несомненно, сформировалась в процессе миниатюризации, переноса центра тяжести жизненного цикла на личиночный этап с прогрессивным упрощением и специализацией летательного аппарата для разового использования только с целью расселения и обеспечения возможности панмиксии. Для всех групп тлей характерна способность к переходу к галлообразованию. Формирование группы произошло на рубеже палеозоя и мезозоя на каких-то голосемянных. Общий предок тлей и кокцид, Palaeoaphidoidea, известен с триаса (Shcherbakov, Popov, 2002). Второй важный этап в эволюции группы можно связать с переселением в меловое время на цветковые, когда те захватили господство в растительном покрове. У видов современной биоты домеловые жизненные циклы либо преобразовались, либо исчезли; нет полной гарантии, что Adelgidae связаны с голосемянными первично.

Можно предположить, что первичные афидины освоили молодые побеги и приобрели способность нарушать их рост, превращая в тераты и галлы, и быстро размножаться, приводя растения к гибели. Деформация питающего субстрата под свои нужды — путь к чередованию крылатых и бескрылых форм и к гетерогонии.

Наиболее удивительное свойство тлей, однако, гетереция. Вряд ли эта их особенность изначальна, скорее всего, она возникла у мелового предка, перешедшего на цветковые и, вероятно, в сезонно-засушливом климате в ландшафтах редколесно-саваннового типа. При таком допущении Adelgidae — не первично-хвойная группа. Гетереция в форме перехода с ели на пихту и назад, или на сосну и назад на ель, кажется абсурдной и необъяснимой.

Так или иначе, но тли не сразу утратили яйцеклад и овипарию.

У филлоксерид наблюдается гетереция без смены кормового растения, а именно чередование листовых и корневых поколений. Переход на корни также легко связать с переживанием сухого сезона. И действительно, корневые филлоксеры очень похожи на примитивных кокцид. У современных Adelgidae и Phylloxeridae имеется рудимент яйцеклада (Woiciechowsky, 1993), яйцеклад засвидетельствован и у многих ископаемых тлей, как адеल्гоидных, так и афидоидных. Утрата яйцеклада и яйцеживорождение связаны прямой и обратной связью. Овивипария автоматически влечет атрофию яйцеклада, но и свободная откладка яиц, например в галле, делает яйцеклад излишним. Облигатная овипария у лишенных яйцеклада Adelgoidea может быть вторичной.

Согласно гипотезе Яна Котеи (Koteja, 1985), наиболее древние кокциды были обитателями лесной подстилки, в пользу этого, согласно Котее, говорит то, что ноги кокцид (примитивных) адаптированы к разгребанию рыхлого субстрата; самки утратили крылья, самцы эфемеризовались, у них сенсорный аппарат усиков развит слабо, у самок усики короче, чем у (крылатых) самцов. Представление Котеи о том, что древние кокциды в дополнение к сокам живых растений «питались различными жидкостями, поглощаемыми как с поверхности, так и из ... мертвых растительных тканей», кажется маловероятным и плохо совместимым с наличием (сохранением) у них филляционной камеры.

Среди насекомых с полным превращением (Oligoneoptera, когорта Scarabaeiformes) первичный яйцеклад развит лишь в отряде перепончатокрылых

(Hymenoptera, = Vespida), в типичном виде — в подотряде сидячебрюхих (Siricina), в преобразованном с сохранением ясной первичной гомологии частей — у большинства стебельчатобрюхих (Vespina).

Единственным важным отличием яйцеклада у всех перепончатокрылых от общего плана строения является отсутствие (исчезновение) у них первого вальвифера (Scudder, 1961). Этот признак Гюнефельд с соавт. (Huenefeld et al., 2012) рассматривают в качестве синапоморфии всех Oligoneoptera, правда, посчитав, что исчез гонангул, а не первый вальвифер (рис. 3, 3). Указанные авторы предложили реконструкцию («грудплан») яйцеклада предка Holometabola, т. е. практически и предка Hymenoptera. В отличие от Скаддера они считают, что исчез гонангул, а сохранился вальвифер. Однако вальвифер в трактовке Гюнефельда с соавторами по положению и контактам с соседними склеритами полностью соответствует именно гонангулу (рис. 3, 3). Вильгельмсен (Vilhelmsen, 2000), также принимающий гонангул за первый вальвифер, на основании мест прикрепления мышц считает, что в состав первого вальвифера вошел и гонангул, однако мускулатура — ненадежный признак при установлении гомологии. Мацуда (Matsuda, 1976: 127) писал, что мускулатура никогда не может быть главным критерием при установлении гомологии внешних структур: «... however, musculature can never be the primary criterion in determining external structures». Скаддер (Scudder, 1961) вместе с тем замечает, что у Chalcidoidea первый вальвифер сохранился в виде овального склерита (см. рис. 9 в статье Скаддера), который Ричардс (Richards, 1956) ошибочно принял за VIII латеротергит. Скаддер оспаривает мнение Ричардса на том основании, что латеротергит должен нести дыхальце, а в данном случае оно лежит вне склерита. Однако если судить по аналогии с цикадовыми, то освобождение дыхальца (отделение от склерита) вполне возможно (Емельянов, 1987); точка зрения Ричардса кажется мне предпочтительной. Но, даже если встать на точку зрения Скаддера, появление первого вальвифера у хальцидоидов не может быть ничем иным, как инставрацией, т. е. восстановлением признака, исчезнувшего из фенотипа на более ранних этапах эволюции (Емельянов, 2000), еще по меньшей мере у общего предка всех перепончатокрылых.

Строение и эволюция яйцеклада у перепончатокрылых, включая изменение его назначения, достаточно хорошо изучены и описаны (см., например, Scudder, 1961 и цитированные им работы, а также Расницын, 1969, 1975, 1980а; Quicke et al., 1994; Vilhelmsen, 2000, и др.). Расницын (1980з) пишет: «У большинства высших перепончатокрылых развито высокоподвижное сочленение между двумя первыми сегментами брюшка. Его появление связано с совершенствованием в использовании яйцеклада. Яйцеклад в основном примитивного строения, с третьими створками, сохраняющими функцию ножен, и приспособлен для откладки яиц в толщу более или менее однородного субстрата, а не в его скважины. Помимо откладки яиц, у Vespina яйцеклад принимает на себя функцию парализации добычи, а нередко также и защиты, и впоследствии (у жалоносных) теряет первичную функцию и становится исключительно орудием нападения и защиты». Разнообразие в деталях строения яйцеклада и его использования у перепончатокрылых чрезвычайно велико и развивалось вместе с усложнением их поведения, о котором нет надобности здесь распространяться.

Все прочие Oligoneoptera, начиная с сетчатокрылообразных, составляющие сестринскую группу Hymenoptera, уже лишены первичного яйцеклада, по крайней мере в его полно развитой форме (Micoleit, 1973а, 1973b; Matsuda, 1976; Huenefeld et al., 2000; Feuerstein, 2007).

У сетчатокрылообразных (Neuropteroidea) из отрядов Corydalida и Myrmeleontida (Neuroptera) первичный яйцеклад редуцирован, его составные части превратились в короткие рудименты или исчезли практически цели-

ком (вторые створки), функция внедрения в плотный субстрат утрачена. В отряде Raphidiida, как можно думать, произошли частичная активизация и вторичное вытягивание сохранившихся рудиментов во вторичный яйцеклад на первичной основе, служащий для откладки яиц в щели и трещины субстрата — коры и т. п. (Micoleit, 1973a). Яйцеклад внешне напоминает ортоптероидный, так как служит продолжением брюшка (отходит прямо от его вершины), состоит из двух створок, образовавшихся в результате вытягивания и попарного срастания рудиментов, соответствующих первым створкам и второму вальвиферу [дорсолатеральные вальвы, по Мацуде (Matsuda, 1976)]. Эти дорсолатеральные вальвы сохраняют ясную парность, соединены дорсально узкой мембраной, несут на вершине небольшие стилусы; первые створки, вентральные по Мацуде, сросшиеся в единое целое, со всех сторон охвачены дорсолатеральными; вторых створок нет. Яйцеклад, как уже говорилось, внешне напоминает ортоптероидный, образуя продолжение брюшка, а по наличию стилусов на вершине третьих створок (т. е. второго вальвифера) напоминает также стрекоз и личинок Polyneoptera. Однако на рудиментах второго вальвифера стилусы имеются также у Corydalida и некоторых Myrmeleontida (Micoleit, 1973a, 1973b; Matsuda, 1976; Feuerstein, 2007), эти вальвиферы больше похожи на имеющиеся у стрекоз. (Миколайт в отношении гомологии третьих створок придерживается точки зрения Снодграсса, и поэтому у него на рисунках второй вальвифер гипотетических предков Holometabola наделен швом, который затем просто исчезает). Терминальное положение яйцеклада у верблюдонок — дополнительный довод в пользу его вторичности, поскольку рудименты первичного яйцеклада Corydalida и Myrmeleontida располагаются терминально. Другой довод — отсутствие гонангула.

Пути и предпосылки утраты яйцеклада

Как уже говорилось, формирование колюще-пилящего яйцеклада могло предшествовать возникновению полета и тем самым появлению класса Insecta s. str. (= Pterygota). Откладка яиц над поверхностью почвы на растения-макрофиты — крупные потенциальные пищевые ресурсы — открывала возможность их освоения. В дальнейшем яйцеклад нередко подвергался редукции и радикальному преобразованию, а в ветви Holometabola окончательно исчез после отделения ветви Hymenoptera.

Яйцеклад, давая его обладателям ряд преимуществ, создает затруднения и ограничения в других отношениях. Можно отметить, что в группах (отряды, семейства) с хорошо развитым сильным полетом первичный яйцеклад утрачен или видоизменен и уменьшен. Среди Polyneoptera к хорошим (сильным) летунам можно причислить только перелетных саранчовых с их компактным вторично преобразованным яйцекладом. В Paraneoptera нет хороших летунов (к которым нельзя отнести и певчих цикад). Все насекомые с полным превращением, кроме перепончатокрылых, лишены первичного яйцеклада, но и у перепончатокрылых лучшие летуны принадлежат к группам, у которых яйцеклад преобразован в жало. Особый случай представляют стрекозы, однако среди них многие продвинутые группы утратили первичный яйцеклад. При этом у всех стрекоз с яйцекладом, он невелик по отношению к общим размерам тела.

Первой предпосылкой для утраты первичного яйцеклада является переход личинок к водному образу жизни — яйцеклад исчез у поденок и веснянок. Утрата яйцеклада у водных отрядов, за единственным исключением стрекоз, привела к смещению центра тяжести жизненного цикла на личиночную стадию; в этом ряду оказываются и ручейники, у которых первич-

ный яйцеклад был утрачен задолго до формирования всего мекоптероидного комплекса.

Второй предпосылкой утраты первичного яйцеклада может быть переход к скрытому образу жизни в тесных скважинах, норках и т. п. По этому пути пошли тараканы, уховертки и эмбии. Богомолы и термиты, как произошедшие от безъяйцекладных тараканов, уже исходно не имели полноценного первичного яйцеклада.

Третьей достаточно общей причиной исчезновения яйцеклада можно назвать эволюцию в сторону ускорения (сокращения) жизненного цикла в сочетании с миниатюризацией и десклеротизацией покровов; этот путь, по-видимому, проделали тли и кокциды. Яйцеклад становится ненужным при живорождении, которое, как и яйцеживорождение, легче возникает, если яйцеклада нет.

Наконец, четвертой и, может быть, самой общей и главной предпосылкой утраты яйцеклада следует назвать уход от фитофагии к другим типам питания, формирование которых вместе со сменой местообитаний или форм их использования плохо сочетается с эндوفитной яйцекладкой. Разнообразные и многочисленные вторичные яйцеклады Holometabola, включая и вторично растительноядных, — парадоксальное тому подтверждение.

Несомненно, имеются многие более частные причины утраты яйцеклада, которые здесь не названы, да и анализ их выходит за рамки данного сообщения. Рассмотренные предпосылки утраты яйцеклада в ходе макроэволюции насекомых не являются самодовлеющими, а реализуются, когда оказываются адаптивными в определенный момент истории конкретного филума и открывают новые возможности его дальнейшей прогрессивной (анагенетической) эволюции.

Итак, яйцеклад стал важной, возможно, определяющей, предпосылкой формирования крыльев и полета, однако впоследствии во многих эволюционных ветвях стал обузой и был утрачен.

БЛАГОДАРНОСТИ

В ходе написания этой статьи я обращался за помощью ко многим сотрудникам Лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН и к коллегам из других учреждений в поисках литературы по отдельным группам и по другим вопросам. Особенно я благодарен Д. Е. Щербакову (Палеонтологический институт РАН им. А. А. Борисяка, Москва), А. Л. Лобанову (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, = ЗИН) и В. Г. Каплину (Кинель). Отдельную благодарность я выражаю С. В. Андреевой и А. В. Неелову (ЗИН) за сбор свежего материала для препаровки, а также М. А. Берлиной (ЗИН), оказавшей неоценимую помощь в подготовке работы к печати.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 13-04-01839).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисюткин Л. Н., Горохов А. В. О предполагаемом эволюционном сценарии возникновения высших таксонов таракановых (Dictyoptera) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. I Всероссийская школа — 2004. М., 2005. С. 109—116.
- Бей-Биенко Г. Я. Насекомые таракановые // Фауна СССР, нов. сер. 1950. Т. 40. 344 с.

- Беккер Э. Г. К строению и происхождению наружных половых придатков Thysanura и Hymenoptera // Тр. НИИ Зоол. МГУ. 1925. Т. 1. С. 157—206.
- Беккер-Мигдисова Е. Э. Связь филогении Psyllomorpha с пищевой адаптацией на растениях-хозяевах // Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика А. А. Борисяка. М., 1972. С. 3—4.
- Веснянки // Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская Энциклопедия, 1986. С. 93.
- Вишнякова В. Н. Новые виды рода Kunguroblattina из нижней перми Приуралья // Палеонтол. журн. 1965. № 4. С. 50—59.
- Вишнякова В. Н. Мезозойские тараканы с наружным яйцекомом и особенности их размножения (Blattodea) / Родендорф Б. Б. (ред.) // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 55—86.
- Вишнякова В. Н. Надотряд Psocidea. Сеноедообразные // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 52—57.
- Вишнякова В. Н. Отряд Blattida. Таракановые // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 138—145.
- Вишнякова В. Н. Отряд Psocoptera (Coreognatha) — Сеноеды / Бей-Биенко Г. Я. (ред.) // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1986. С. 323—357.
- Горохов А. В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чт. памяти Н. А. Холодковского. 2004. Т. 57, вып. 1. С. 3—53.
- Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Тр. ВЭО. 1987. Т. 69. С. 19—109.
- Емельянов А. Ф. Некоторые макроэволюционные модусы, связанные с повторным и новым использованием однажды приобретенных структур // Третьи Любичевские чтения. Тольятти, 2000. С. 60—64.
- Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 189—224.
- Зайцев А. А. <http://flickrhive.mind.net/user/A.Zaitzev/>
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 270 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).
- Каплин В. Г. К фауне щетинохвосток семейства Nicoletiidae (Thysanura) Таиланда // Зоол. журн. 2012. Т. 91, вып. 5. С. 544—553.
- Каплин В. Г. К классификации и филогении щетинохвосток сем. Machilidae (Thysanura, Microgourphia) // Энтомол. обзор. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 336—350.
- Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. СПб.: Лань, 2000. 336 с.
- Матушкина Н. А. Сравнительная морфология яйцекомов некоторых равнокрылых стрекоз (Odonata, Zygoptera) // Вестн. зоол. 2004. Т. 38, вып. 3. С. 53—66.
- Матушкина Н. А., Горб С. Н. Скелетно-мышечная организация яйцекомов эндофитного типа у стрекоз (Odonata) // Вестн. зоол. 1997. Т. 31, вып. 5—6. С. 57—70.
- Матушкина Н. А., Горб С. Н. Классификация эндофитных комов равнокрылых стрекоз (Odonata, Zygoptera) // Вестн. зоол. 2000. Приложение 14. С. 152—159.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 404 с.
- Пономаренко А. Г. Ранние этапы эволюции членистоногих / Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. (ред.) // Введение в палеоэнтомологию. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2008. С. 254—278.
- Попов Ю. А. Надотряд Cimicidea // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 58—69.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 123. С. 1—196.
- Расницын А. П. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 147. С. 1—132.
- Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журн. общей биологии. 1976. Т. 37, вып. 4. С. 543—555.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980а. Т. 174. С. 1—192.
- Расницын А. П. Происхождение и объем класса насекомых // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980б. С. 19—20.

- Расницын А. П. Класс Scarabaeoda Laicharting, 1781 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980в. С. 20—21.
- Расницын А. П. Подкласс Scarabeona Laicharting, 1781. Крылатые насекомые // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980г. С. 24—28.
- Расницын А. П. Надотряд Huroperlidea Martynov, 1928 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980д. С. 41—43.
- Расницын А. П. Надотряд Dictyoneuridea Handlirsch, 1906 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980е. С. 43—44.
- Расницын А. П. Надотряд Vespidea Laicharting, 1781. Отряд Vespida Laicharting, 1781. Перепончатокрылые // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980ж. С. 122—127.
- Расницын А. П. Надотряд Blattidea Latreille, 1810. Тараканообразные // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980з. С. 136—137.
- Расницын А. П. Надотряд Perlidea Latreille, 1802. Веснянкообразные // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980и. С. 148—150.
- Расницын А. П. Отряд Grylloblattida Walker, 1914 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980к. С. 150—154.
- Синиченкова Н. Д. Отряд Dictyoneurida Handlirsch, 1906 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 44—47.
- Спурис З. Д. Отряд Odonoptera (Odonata) — Стрекозы / Бей-Биенко Г. Я. (ред.) // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 137—161.
- Шаров А. Г. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118. С. 1—217.
- Ander K. Vergleichen-anatomische und phylogenetische Studien uber die Ensifera (Saltatoria) // Opusc. Entomol. 1939. Suppl. 2. S. 1—306.
- Asahina S. A Morphological Study of Ardic Dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata: Anisozygoptera). Japan Soc. Promotion Sci., 1954. 153 p.
- Austin A. D., Browning T. O. A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors // Internat. J. Insect Morphol. Embryol. 1981. Vol. 10, N 2. P. 93—108.
- Badonnel A. Ordre de Psocopteres / Grassé P. (ed.) // Traite de zoologie, anatomie, systématique, biologie. 1951. T. 10. P. 1301—1340.
- Badonnel A. Psocoptera / Tuxen S. L. (ed.) // Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects. Copenhagen: Munksgaard, 1956. P. 143—145.
- Badonnel A. Psocoptera / Tuxen S. L. (ed.) // Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects. Second edition. Copenhagen: Munksgaard, 1970. P. 172—175.
- Bechly C., Brauckmann C., Zessin W., Groning E. New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2001. Vol. 39. P. 209—226.
- Bedford G. O. Biology and ecology of the Phasmatodea // Annu. Rev. Entomol. 1978. 23: 135—149.
- Bitsch C., Bitsch J. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods // Zool. Scripta. 2000. Vol. 29, N 2. P. 131—156.
- Bitsch J. Morphologie abdominale de machilides (Insecta Thysanura) — I. Squelette et musculature des segments pregenitaux // Ann. Sci. Nat. 1973. Ser. 12. P. 173—200.
- Bitsch J. Morphologie abdominale des machilides (Thysanura) — II. Squelette et musculature des segments genitaux femelles // Internat. J. Insect Morph. Embryol. 1974. Vol. 3. P. 101—120.
- Brauckmann C. Morphologie und Variabilität von Homioptera vorhallensis (Insecta: Palaeodictyoptera: Ober Karbon) // Geol. Palaeontol. 1991. Bd 25. S. 193—215.
- Cappe de Baillon P. Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grylloniens. I // Cellule. 1920. T. 31, N 1. P. 1—245.
- Cappe de Baillon P. Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grylloniens. II // Cellule. 1922. T. 32, N 1. P. 1—193.
- China W. E. South American Peloridiidae (Hemiptera-Homoptera: Coleorrhyncha) // Trans. R. Ent. Soc. London. 1962. Vol. 114, pt 5. P. 131—161.

- Chopard L. La biologie des Orthopteres // *Encycl. Entomol. Ser. A.* 1938. Vol. 20. P. iv, 1—541.
- Delany M. J. The life histories and ecology of two species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus* // *Trans. R. Soc. Edinburgh.* 1960. Vol. 63, pt 3. P. 501—533.
- Deuve Th. Sur la présence d'un «épipleurite» dans le plan de base du segment des Hexapodes // *Bull. Ent. Soc. France.* 1994. T. 99, pt 2. P. 199—210.
- Deuve Th. The epipleural field in Hexapods // *Ann. Ent. Soc. France, N. S.* 2001. Vol. 37, pt. 1—2. P. 195—231.
- Dupuis Cl. Heteroptera / Tuxen S. L. (ed.) // *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects.* Second edition. Copenhagen: Munksgaard, 1970. P. 190—209.
- Feuerstein V. Morphology of female terminalia of *Nymphes myrmeleonoides* Leach, 1814 (Neuroptera, Nymphidae) and phylogenetic implications // *Ann. Mus. Civ. Nat. Ferrara.* 2007. T. 8 (2005). P. 55—58.
- Flower J. W. On the origin of flight in insects // *J. Insect Physiol.* 1964. Vol. 10. P. 81—88.
- Fraser F. C. Odonata / Tuxen S. L. (ed.) // *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects.* Copenhagen: Ejnar Munksgaard, 1956. P. 32—37.
- Gorb S. N. Egg transporting microstructures of the odonate ovipositor // *Petalura.* 1996. Vol. 2. P. 1—3.
- Günther K. Cheleutoptera (Phasmoidea) / Tuxen S. L. (ed.) // *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects.* Copenhagen: Ejnar Munksgaard, 1956. P. 49—52.
- History of Insects* / Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds). Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2002. 517 p.
- Huenefeld F., Missbach Ch., Beutel G. The morphology and evolution of the female postabdomen of Holometabola (Insecta) // *Arthropod Structure and Development.* 2012. Vol. 41. P. 361—371.
- Hughes L., Westoby M. Capitula on stick insect eggs and elaiosomes on seeds: convergent adaptations for burial by ants // *Functional Ecology.* 1992. Vol. 6. P. 642—648.
- Inward D., Beccaloni G., Eggleton P. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches // *Biology Letters.* 2007. doi: 10. 1098/rsbl.2007.0102. 5 p.
- Johnson C. Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury) (Odonata: Agriidae) // *Canad. Entomol.* 1961. Vol. 93. P. 260—266.
- Klass K.-D. The female genitalic region in basal earwigs (Insecta: Dermaptera: Pygidicraniidae s. l.) // *Entomol. Abhandl.* 2003. Bd 61, H. 2. S. 173—225.
- Klass K.-D. The female abdomen of ovipositor-bearing Odonata (Insecta: Pterygota) // *Arthropod Syst. Phylogeny.* 2008. Vol. 66, N 1. P. 45—142.
- Klass K.-D., Matushkina N. A., Raidel J. The gonangulum: A reassessment of its morphology, homology, and significance // *Arthropod Structure and Development.* 2012. N 41. P. 373—394.
- Klass K.-D., Matushkina N. A. The exoskeleton of the female genitalic region in *Petrobiellus takunagae* (Insecta: Archaeognatha): insect-wide terminology, homologies, and functional interpretations // *Arthropod Structure and Development.* 2012. N 41. P. 575—591.
- Koteja J. Essay on the prehistory of the scale insects (Homoptera, Coccinea) // *Ann. Zool. Warszawa.* 1985. Vol. 38, N 15. P. 461—503.
- Kramer S. The morphology and phylogeny of auchenorrhynchous Homoptera (Insecta) // *Illinois Biol. Monographs.* 1950. Vol. 20, N 4. P. i—vii, 1—111.
- Kukalova-Peck J., Brauckmann C. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral Hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // *Canad. J. Zool.* 1992. Vol. 68. P. 2452—2473.
- LaGreca M. Origin and evolution of wings and flight in insects // *Boll. Zool.* 1980. Vol. 47 (suppl.). P. 65—82.
- Matsuda R. Morphology and evolution of the insect thorax // *Mem. Ent. Soc. Canada.* 1970. N 76. P. 1—431.
- Matsuda R. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Pergamon Press, 1976. 532 p.

- Matushkina N. A. Regular egg-positioning by an Aeshnid species (Odonata, Aeshnidae) with comments on its phylogenetic value // *Вестн. зоол.* 2007. Т. 41, вып. 5. С. 457—462.
- Matushkina N. A. The ovipositor the relict dragonfly *Epiophlebia superstes*: a morphological re-examination (Odonata, Epiophlebiidae) // *Int. J. Odonatol.* 2008a. Vol. 11, N 1. P. 71—80.
- Matushkina N. A. Skeletomuscular development of genital segments in the dragonfly *Anax imperator* (Odonata, Aeshnidae) during metamorphosis and its implications for the evolutionary morphology of the insect ovipositor // *Arthropod Structure and Development.* 2008b. Vol. 37. P. 321—332.
- Matushkina N. A. Ovipositor internal microsculpture in the relic silverfish *Tricholepidion gertschi* (Insecta: Zygentoma) // *Psyche.* 2011. 8 p. (Volume 2012, Article 1D 563852, 8 p.).
- Matushkina N. A., Lambert Ph. H. Ovipositor morphology and egg laying behaviour in the dragonfly *Lestes macrostigma* (Zygoptera: Lestidae) // *Int. J. Odonatol.* 2011. Vol. 14, N 1. P. 69—82.
- Michener C. D. Comparative external morphology, phylogeny and classification of the bees (Hymenoptera) // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1944. Vol. 82, N 6. P. 157—323.
- Micoleit G. Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola) // *Zeitschr. Morph. Tiere.* 1973a. Bd 74. S. 37—64.
- Micoleit G. Zur Anatomie und Funktion des Raphidiopteren-Ovipositors (Insecta, Neuropteroidea) // *Zeitschr. Morph. Tiere.* 1973b. Bd 76. S. 145—171.
- Müller H. J. Über Bau und Funktion der Legeapparates der Zikaden (Homoptera, Cicadina) // *Zeitschr. Ökol. Tiere.* 1942. Bd 38, H. 3. S. 534—629.
- Nalepa C. A., Lenz M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae // *Proc. Royal Soc. London.* 2000. Vol. 267. P. 1809—1813.
- Pohl L. Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen an *Lepisma saccharina* Linne und der mirmecophilen *Atelura formicaria* Heyden (Beitrag zur Mirmecophilie, erster Abschnitt) // *Insectes Socieux.* 1957. T. 4. P. 349—363.
- Priesner H. Thysanoptera / Tuxen S. L. (ed.) // *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects.* Copenhagen: Munksgaard, 1956. P. 169—174.
- Quicke D. L. J., Fitton M. G., Tunstead J. R., Ingram S. M., Gaitens P. W. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonidea // *J. Nat. Hist.* 1994. Vol. 28. P. 635—682.
- Rasnitsyn A. P. Class Insecta Linne, 1758. The Insects / Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds) // *History of insects.* Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 65—89.
- Rasnitsyn A. P., Novokshonov V. G. On the morphology of the *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanoptera) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // *Entomol. Scand.* 1997. Vol. 28. P. 27—38.
- Readio P. A. The ovipositors of the Cicadellidae // *Bull. Kansas Univ. Sci.* 1922. Vol. 14. P. 213—298.
- Rehn A. Phylogenetic analysis of the higher-level relationships of Odonata // *Syst. Entomol.* 2003. Vol. 28. P. 181—239.
- Richards O. W. Hymenoptera, introduction and keys to families // *Handbooks for the Identification of British Insects.* 1956. Vol. 6, pt 1. P. 1—94.
- Rousset A. Squelette et musculature de region genitales et postgenitales de la femelle de *Thermobia domestica* (Packard), comparaison avec la region genitale de *Nicotletia* sp. (Insecta: Apterygota: Lepismatida) // *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1973. Vol. 2, N 1. P. 55—80.
- Scudder G. G. E. The comparative morphology of the insect ovipositor // *Trans. R. Ent. Soc. London* 1961a. Vol. 113, N 2. P. 25—40.
- Scudder G. G. E. The functional morphology and interpretation of the insect ovipositor // *Canad. Entomologist.* 1961b. Vol. 93. P. 267—272.
- Scudder G. G. E. Grylloblattodea / Tuxen S. L. (ed.) // *Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects.* Second edition. Copenhagen: Munksgaard, 1970. P. 55—58.

- Sharov A. G. Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects. Oxford; London: Pergamon Press, 1966. 271 p.
- Shcherbakov D. E., Popov Y. A. Superorder Cimicidea Laicharting, 1781. Order Hemiptera Linne, 1758. The bugs, cicadas, plantlice, scale insects etc. / Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds) // History of Insects. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 143—157.
- Silvestri F. Thysanura // Zool. Jahrb. 1905a. 3 Suppl. 6. P. 773—786.
- Silvestri F. Materiali per lo studio dei Tisanuri. VI (1). Tre nuove specie di Nicoletia ad nuovo sottogenere // Redia. 1905b. Vol. 2. P. 111—120.
- Silvestri F. Compendio di entomologia applicata (agraria-forestale-medica-veterinaria). Portici: Stab. Tip. Bellavista, 1934. 448 p.
- Smith E. L. Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages // Ann. Ent. Soc. Amer. 1969. Vol. 62. P. 1051—1079.
- Snodgrass R. E. Principles of Insect Morphology. NY; London: Mc-Graw-Hill Book Comp. Inc., 1935. 667 p.
- Srivastava V. K., Srivastava B. K. External genital organs of female Copera marginipes (Rambour) (Zygoptera: Platynemididae) // Indian Odonatol. 1989. Vol. 2. P. 37—42. (NV).
- Storozhenko S. Yu. Order Grylloblattida Walker, 1914 / Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds) // History of Insects. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 278—281.
- Sturm H., Bach de Roca C. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta) // Entomol. Gener. Stuttgart. 1993. T. 18, pt 1—2. P. 55—90.
- Sturm H., Machida R. Archaeognatha // Handbuch der Zoologie. Berlin: Walter de Gruyter, 2001. Bd IV, H. 37. S. 63—115.
- St. Quentin D. Der Eilegeapparat der Odonaten // Z. Morph. Ökol. Tiere. 1962. Bd 51. S. 165—189.
- Štys P. Reinterpretation of the theory on the origin of the pterygote ovipositor and notes on the terminology of the female ectodermal genitalia of insects // Acta Univ. Carolinae — Biologia. 1959. N 1. P. 75—85.
- Szelegiewicz H. Cechy autapomorficzne w budowie skrzydeł Sternorrhyncha (Homoptera) ich znacznie dla oceny paleozoicznych przstawicieli tej grupy pluskwia-kow // Ann. Zool. Warszawa. 1971. T. 29, N 2. P. 15—81.
- Tillyard R. J. The Biology of Dragonflies. Cambridge, 1917. 396 p.
- Tuxen S. L. Thysanura / Tuxen S. L. (ed.) // Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects. Copenhagen: Munksgaard, 1956. P. 21—23.
- Vilhelmsen L. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology // Zool. Scripta. 2000. Vol. 29. P. 319—345.
- Walker E. M. The terminal abdominal structures of orthopteroid insects: phylogenetic study, I // Ann. Ent. Soc. Amer. 1919. Vol. 12. P. 267—316.
- Walker E. M. The terminal abdominal structures of orthopteroid insects: phylogenetic study, II // Ann. Ent. Soc. Amer. 1922. Vol. 15. P. 1—76.
- Walker E. M. Grylloblattaria / Tuxen S. L. (ed.) // Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects. Copenhagen: Munksgaard, 1956. P. 47—49.
- Woiciechowsky W. Studies on the systematic system of aphids (Homoptera, Aphidinea) // Prace Naukowe Uniwersitetu Slaskiego w Ratowicach. 1992. N 1269. P. 3—75.
- Wygodzinsky P. Beobachtungen an Spermatolophiden und Spermatophoren bei Nicoletiidae (Thysanura, Insecta) // Zool. Anz. 1958. Bd 161. S. 280—287.
- Wygodzinsky P. On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura) // Ann. Ent. Soc. Amer. 1961. Vol. 54, N 5. P. 621—627.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: hemipt@zin.ru

Поступила 10 X 2013.

SUMMARY

The development of a piercing-sawing ovipositor for introducing eggs into the living plant tissues has made its owners independent of the soil characteristics and increased egg protection. This turned out to be the most important stimulus for the appearance of wings and flight, providing the winged insects with the tremendous opportunities for finding the new niches and unprecedented breadth of adaptive radiation. The ovipositor has passed through several stages of improvements and differentiation. The four principal types of the pterygote primary ovipositor are viewed: the Odonata, Diaphanopteroidea (only extinct forms), Cicadina (including Paraneoptera and Hymenoptera), and the Orthoptera types. A new hypothesis on the gonangulum homologies is put forward considering it a half of the IX sternite lateral of the midline plus the paratergite of the same segment. The constructions of the valvae and different homologies of the third valvae in the Polyneoptera and Eumetabola are discussed. The primary ovipositor has been repeatedly (i. e., in many lineages) reduced in the evolution of the Pterygota. The main circumstances of these reductions are: (1) subterranean (fossorial) habitation and life in narrow cavities of substrate; (2) aquatic life of the larvae, mostly linked with submerged oviposition; and (3) development and perfection of the flight to which heavy and protruding ovipositor is a hindrance. All holometabolous insects except Hymenoptera have no primary ovipositor.