

Э. К. Гринфельд

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ АППАРАТА ДЛЯ СБОРА ПЫЛЬЦЫ
У ПЧЕЛИНЫХ (HYMENOPTERA, APOIDEA)**[E. K. GRINFELD. RISE AND DEVELOPMENT OF THE DEVICE FOR THE
COLLECTION OF POLLEN IN BEES (HYMENOPTERA, APOIDEA)]

У пчелиных имеется аппарат для сбора пыльцы цветов, представляющий собою видоизменения наружного строения и волосяного покрова ног, возникшие в результате усложнения поведения и образа жизни насекомых.

Весьма совершенный аппарат для сбора пыльцы не мог возникнуть сразу; по-видимому, ему предшествовали постепенные изменения строения ног и накопление соответствующих признаков у предков пчелиных. Поэтому мы рассмотрим закономерности эволюции ног у перепончатокрылых, начиная с низших групп, а также проследим, имеются ли подобные закономерности в других отрядах насекомых.

Перепончатокрылые представляют удобный объект для изучения внешнего строения тела в сравнительно эволюционном аспекте, потому что среди них имеются как группы примитивные (сидячебрюхие), так и высокоорганизованные (жалящие). Этот вопрос представляет интерес для познания закономерностей эволюции насекомых в целом.

Ноги у насекомых служат для хождения — это их основная функция. Но в процессе эволюции ноги у разных групп могут приобрести и дополнительные функции. Так, в результате хищного образа жизни у богомолов передняя пара ног изменена для лова добычи, у медведки — для рытья ходов в земле, у водных насекомых — для плавания и т. д. Эти изменения возникли в результате приспособления к определенным условиям среды и могут быть рассматриваемы как специализации в одном узком направлении в ущерб основной функции данного органа — хождению. Специализация того или другого органа может возникнуть на низших ступенях эволюции. Поэтому на основании одного признака нельзя судить о высоте организации и положении вида в системе: об этом можно судить только на основании комплекса признаков.

При сравнительно-морфологическом исследовании ног у разных насекомых нетрудно обнаружить определенные закономерности в редукции и изменении шпор (подвижных выростов) на голенях, появление или исчезновение шипов (неподвижных выростов) и самое главное — появление на определенных местах голеней и лапок мелких густых волосков, образующих щеточки. Последние служат для чистки усиков, ротового аппарата и поверхности тела. Эволюция указанных признаков связана и происходит попутно с эволюцией и усложнением нервно-физиологической деятельности насекомых. Усложнение поведения и биологии насекомых влечет за собой усложнение их организации. Определенные органы тела изменяются и приобретают дополнительные функции. Ноги приобретают дополнительные функции рытья нор, чистки тела, сбора пыльцы; челюсти, служащие для приема пищи — функции постройки гнезда; изготовления личиночных чехликов (некоторые моли и ручейники). Изменение функции одного органа часто влечет за собой изменения дру-

гих органов. При постройке гнезд и чехликов требуются клейкие выделения для скрепления частиц строительного материала, в связи с этим могут появиться новые железы или же старые железы меняют свои функции.

ПРИМИТИВНАЯ НОГА НАСЕКОМЫХ

Примитивная нога не имеет специальных приспособлений для прыгания, хватания добычи, рытья земли, плавания и т. п. При наличии на ней волосков, щетинок, шпор, шипов они распределяются равномерно по окружности определенной части ноги, не образуя специальных сгущений или разрежений. Так как специализация отдельных признаков, в том числе и ног, начинается рано, то мы не можем найти типичные примитивные ноги даже у самых примитивных групп насекомых, но все же нам кажется, что ближе всего к ней будут ноги скорпионницы *Panorpa communis* L.

У скорпионницы передняя и средняя пара ног не имеют никаких черт специализации; немногочисленные шипы расположены равномерно как на наружной, так и на внутренней стороне, как сверху, так и снизу. На лапках нет никаких признаков концентрации шипов, щетинок, волосков. Задняя пара ног уже претерпевает некоторые черты специализации. Так, на внутренней стороне голеней нет шипов, тогда как они имеются на наружной, нижней и верхней сторонах.

У ручейников (*Trichoptera*) (древней примитивной группы) на внутренней стороне задних голеней шипов нет, тогда как на передних и средних голенях они расположены в одинаковом количестве по окружности ноги. На лапках всех ног снизу имеются шипы или волоски, тогда как на верхней стороне их нет.

Подобные же черты специализации мы видим и у других примитивных насекомых. У сетчатокрылых (*Neuroptera*) специализация выражена более четко. Так, например, лапки передних ног *Chrysopa* снизу покрыты мелкими волосками, а сверху — шипиками. На средних лапках шипики имеются и сверху и снизу, но на нижней стороне между шипиками имеются тонкие волоски; на лапках задних ног снизу меньше шипов, чем сверху, но волосков нет. Конец передней голени снизу имеет мелкие и густые волоски, образующие щеточку, а на остальных частях голени равномерно расположены длинные редкие щетинки. Такие же щетинки равномерно покрывают голени средних и задних ног, но волосяных щеточек там нет. У *Chrysopa* мы впервые среди примитивных форм встречаем на лапках и голенях передних ног концентрацию мелких волосков, образующих щеточки, которые могут служить для чистки усиков и ротового аппарата. Так как взрослые сетчатокрылые наряду с животной пищей питаются также пыльцой (Гринфельд, 1959), то подобные образования безусловно являются полезными — они служат для очистки ротовых частей после еды от прилипших зерен пыльцы.

ЭВОЛЮЦИЯ ПЕРЕДНЕЙ ПАРЫ НОГ И ПОЯВЛЕНИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ ДЛЯ ЧИСТКИ УСИКОВ И РОТОВЫХ ЧАСТЕЙ

У насекомых очень тонкое обоняние, в связи с этим для них важно, чтобы обонятельные пластинки и волоски, расположенные на усиках, не были загрязнены. Поэтому чистка усиков широко распространена у насекомых и, по-видимому, имеет место уже у примитивных групп. Гангвер (Gangwere, 1958) приводит наблюдения над чисткой усиков у прямокрылых *Orthoptera*. Низшие прямокрылые (тараканы, кузнечики, сверчки) чистят усики с помощью максилл и щупиков нижней губы; это, по-видимому, самый примитивный способ чистки. Высшая группа прямокрылых — саранчовые чистят усики лапками передних ног, не имея для этого никаких специальных приспособлений.

Приспособление для чистки усиков возникает уже у самых примитивных перепончатокрылых — сидячебрюхих (*Phytophagae*). Наиболее примитивны эти приспособления у настоящих пилильщиков — *Tenthredinidae* и у пилильщиков-ткачей *Pamphiliidae*. У *Lyda*, *Pamphilus*, *Neurotoma* обе шпоры на конце передней голени одинаковой длины, но уже намечается ясная их дифференциация; наружная шпора тоньше, а внутренняя толще (при ногах вытянутых вперед),¹ причем на конце ее имеется зубец, обращенный к лапке. У *Megalodontes sibiriensis* Rohw. (рис. 1) наружная шпора сильно редуцирована, тогда как внутренняя нормальной величины и без зубца на конце. Редукция наружной шпоры, так же как и появление зубца на другой шпоре, есть приспособление для чистки усиков. Последние зажимаются между наружной шпорой и основанием лапки и протягиваются через эту вилку. Такой аппарат еще несовершенен, так как вторая шпора мешает чистке усика.

Сходная картина наблюдается у настоящих пилильщиков. У видов родов *Abia*, *Cimbex* и др. шпоры на конце передней голени одинаковой величины и формы. У видов родов *Arge*, *Pteronidea*, *Athalia* и многих других наружная шпора значительно тоньше и короче внутренней. У представителей рода *Rhogogaster* внутренняя шпора передних ног имеет крупный зубец, обращенный к первому членику лапки; от зубца вниз по внутреннему краю шпоры идет тонкая хитиновая перепонка, которая тоже оказывается полезной при чистке усиков. Вторая шпора сохраняется везде, хотя она может лишь мешать чистке усиков.

У злаковых пилильщиков *Cephididae* аппарат для чистки усиков значительно совершеннее. На конце передней голени сохранилась только внутренняя шпора, тогда как вторая полностью редуцирована (рис. 2). Шпора имеет зубец на конце. Сама шпора, так же как и основание первого членика лапки, изогнута; соприкасаясь, они образуют овальную полость, через которую при чистке протягивается усик. На внутреннем крае шпоры имеется очень тонкая, узкая полоска в виде тонкой, прозрачной пленки, а на членике лапки против нее — тонкие мелкие волоски. Пленка и волоски очищают усик от приставших к нему посторонних частиц.

У рогахостов *Siricidae* также имеется весьма совершенный аппарат для чистки усиков.

Таким образом, на передней голени примитивных перепончатокрылых мы можем проследить процесс образования приспособлений для чистки усиков. При совершенствовании этого аппарата происходит редукция наружной шпоры и усложнение строения внутренней.

Следующей группой по высоте организации среди перепончатокрылых являются паразитические перепончатокрылые (*Parasitica*). Усики для них имеют особо важное значение: при отыскивании жертвы паразит в значительной степени руководствуется обонянием, в особенности если объектом охоты является скрыто живущее насекомое. Поэтому паразитические перепончатокрылые имеют хорошо развитый аппарат для чистки

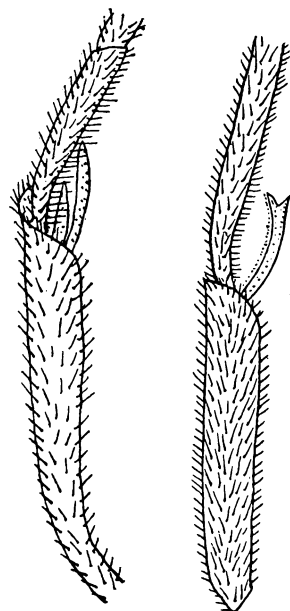


Рис. 1. Передняя голень и лапка *Megalodontes sibiriensis* Rohw., редукция наружной шпоры.

Рис. 2. Передняя голень, шпора и первый членик лапки злакового пилильщика *Trachelus tabidus* F.

¹ Необходимо помнить, что передняя пара ног у насекомых направлена вперед, а средняя и задняя назад. Поэтому внутренняя шпора передней голени соответствует наружной шпоре на средней и задней голени.

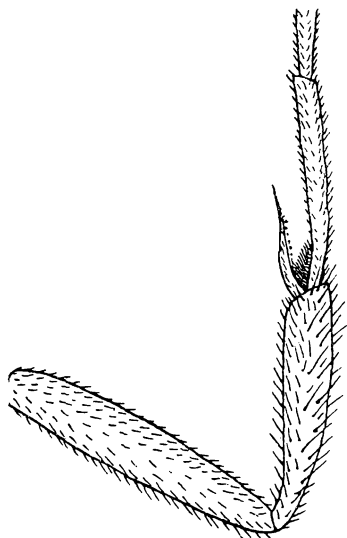


Рис. 3. Передняя нога наездника *Ophion* sp.

ческих перепончатокрылых (например, *Chalcidoidea*) также имеется аппарат для чистки усиков, однако у очень мелких форм возможна его редукция.

Высшую группу отряда перепончатокрылых составляют жалящие (*Aculeata*). У них приспособление для чистки усиков достигает большого совершенства, но принцип устройства его такой же, как у других групп. У основания первого членика передних лапок жалящих перепончатокрылых возникает полукруглая выемка, куда кладется усик и зажимается изогнутой шпорой, имеющей тонкую пленку (рис. 4).

У паразитических и жалящих перепончатокрылых на конце передней голени имеется только одна шпора, видоизмененная для чистки усиков. Она соответствует внутренней шпоре примитивных перепончатокрылых.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ ДЛЯ ЧИСТКИ РОТОВЫХ ЧАСТЕЙ

Пилильщики, особенно виды, посещающие цветы и питающиеся нектаром, чистят не только усики, но и ротовые части. Некоторые пилильщики питаются пыльцой. В обоих случаях пыльца пристает к ротовым органам, поэтому насекомым приходится их периодически чистить с помощью голеней передней пары ног. Лапки и голени у пилильщиков со всех сторон равномерно покрыты волосками. Дифференциации волосков еще нет, они не образуют щеточек и, следовательно, здесь еще не возникли приспособительные изменения.

Паразитические перепончатокрылые также чистят ротовые части; особенно характерно это для представителей огромного семейства наездников — *Ichneumonidae*, посещающих цветы и питающихся нектаром (пыльцой наездники не питаются). Но у них так же, как и у пилильщиков, нет специальных морфологических приспособлений для чистки в виде волосяных щеточек.

усиков. У наездников *Ichneumonidae* он имеет такой же принцип устройства, как и у низших перепончатокрылых, и состоит из одной видоизмененной шпоры на конце передней голени и соответственно видоизмененного первого членика лапки. У *Ophion* (рис. 3) у основания первого членика лапки против единственной заостренной шпоры имеется ряд очень тонких и густых волосков, образующих бахрому. На внутренней стороне шпоры имеется тонкая, узкая, прозрачная пленка. При чистке усик захватывается вилкой, образованной шпорой и основанием лапки; шпора подвижна, она прижимает усик к членику лапки и при помощи бахромы волосков и хитиновой перепонки очищает усик от пыли и пыльцы цветов, прилипшей при питании насекомых нектаром.

Такие же приспособления для чистки усиков имеются и в других семействах паразитических перепончатокрылых (*Braconidae*, *Cynipidae* и др.). У мелких паразитических



Рис. 4. Передняя голень, шпора и первый членик лапки песчаной осы *Ammophila sabulosa* L. с внутренней стороны.

У жалящих имеется хорошо развитый аппарат для чистки ротовых частей. У *Vespidae*, *Sphecidae*, *Psammocharidae* и у других семейств внутренняя сторона первого членика передней лапки и внутренняя сторона передней голени имеют густые волосяные щеточки. Шипы на этих сторонах лапки и голени исчезают.

Наконец, у пчелиных щеточки для чистки ротовых частей используются и для сбора пыльцы и передачи ее средним и задним ногам.

В отношении строения передней пары ног нет принципиальной разницы между пчелами и осами. Первый членик лапки передних ног у пчел густо покрыт волосками, но на внутренней стороне членика они гораздо гуще и образуют щеточку.

Мы видим, что чистка ротовых частей у низших перепончатокрылых совершается примитивным способом без специальных приспособлений. Однако в процессе эволюции у жалящих перепончатокрылых появляются устройства в виде щеточек на лапках и голених передних ног. Это дало возможность пчелиным перейти к сбору пыльцы и использованию ее для питания личинок.

Таким образом, передняя нога у насекомых в процессе эволюции приобретает ряд дополнительных функций. В простейшем случае она выполняет функции хождения, затем чистки усиков, чистки ротовых частей, и, наконец у пчелиных,— сбора и транспортировки пыльцы.

ЭВОЛЮЦИЯ СРЕДНЕЙ ПАРЫ НОГ

Из трех пар ног у насекомых наиболее консервативна средняя пара. При хождении насекомые опираются на треугольник из передней, средней и задней ноги, в то время как другие три ноги переставляются на новое место и т. д. В состоянии покоя насекомое опирается минимум на 4 ноги или на все 6. При использовании для дополнительных функций передних ног для опоры заняты средние и задние ноги. Соответственно при использовании для побочных целей задних ног для опоры служат передние и средние. В силу этого у наземных форм средняя пара ног не подвержена специализации, так как она во всех случаях служит для хождения и для опоры. Средняя пара ног у наземных форм не высвобождается для выполнения дополнительных функций. У насекомых, перешедших к водному образу жизни, средняя пара ног также меняет функцию (с хождения на плавание) и изменяется наравне со всеми ногами.

У пчелиных, в виде исключения, средняя пара ног специализирована. Она имеет щеточку на внутренней стороне первого членика лапки, служащую для передачи пыльцы в корзиночки задних ног. Но это совершается на лету, когда ноги свободны и нет надобности в хождении и опоре. Только благодаря этому стала возможной специализация средней пары ног.

Рассмотрим особенности устройства средних ног медоносной пчелы. Первый членик лапки большой, широкий и плоский; на внутренней стороне его имеется густая щетка довольно длинных тонких волосков, образующих щеточку. На наружной стороне этого членика имеются такие же, но только редкие волоски. В прошлом у предков пчелиных, по-видимому, первый членик средней лапки был со всех сторон равномерно покрыт волосками, но впоследствии при переходе к сбору пыльцы волоски на внутренней стороне членика стали сгущаться и образовалась щеточка. При помощи щеточки первого членика лапки пыльца переправляется в корзиночки. На конце средней голени имеется одна (по-видимому, наружная) шпора.

ЭВОЛЮЦИЯ ЗАДНИХ НОГ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ И ИЗМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА ШПОР

При сборе пыльцы пчелиными задняя пара ног имеет наибольшее значение и она претерпевает наибольшие изменения. Начальные стадии этого процесса проследить довольно трудно, однако у низших перепончато-

крылых можно обнаружить закономерности в изменениях морфологических признаков ног, приведших в конечном счете к возникновению собирательного аппарата.

При сравнительном анализе морфологических признаков ног в первую очередь бросается в глаза изменение количества шпор.

Рассмотрим попутно вопрос об изменении шпор на средних голенях.

Мы можем проследить определенную закономерность в расположении шпор и изменения их числа на ногах перепончатокрылых.

Максимальное количество — 5 шпор на задних голенях мы находим у примитивных групп сидячебрюхих перепончатокрылых, причем эти шпоры расположены в строго определенном порядке. Учитывая расположение шпор и закономерности их редукции, мы можем предложить схему расположения шпор на голени примитивного гипотетического перепончатокрылого (рис. 5). Цифры показывают последовательность редукции шпор у перепончатокрылых по мере продвижения по эволюционной лестнице. Шпора, обозначенная на схеме цифрой 1, исчезла, и ее нет у современных перепончатокрылых. Но учитывая, что шпоры расположены попарно, а также последовательность их исчезновения, мы можем предположить, что она была у предков современных перепончатокрылых. Шпоры располагались в три группы: вершинные (на конце голени), надвершинные (3, 4) и срединные (1, 2).

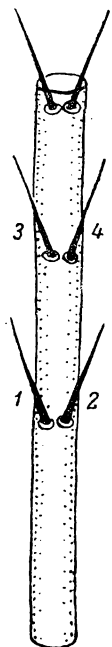


Рис. 5. Расположение шпор на голени гипотетического примитивного перепончатокрылого.

Цифры показывают последовательность редукции шпор.

Наиболее примитивное состояние мы находим у родов *Lyda* и *Pamphilus* из семейства *Pamphiliidae*; у них имеется пять шпор: две вершинные, две надвершинные и одна срединная. Такое же количество шпор у этих форм имеется и на средних ногах, тогда как на передних имеются только две вершинные шпоры. Если за исходное положение принять парное расположение шпор, то здесь мы можем заметить следующую закономерность: редуцирована внутренняя срединная шпора, а оставшаяся смещена на наружную сторону, две надвершинные шпоры также смещены на наружную сторону.

Голени равномерно покрыты короткими волосками одинаковой длины и толщины. На внутренней стороне голени мы не наблюдаем сгущения волосков и образования щеточек для чистки поверхности тела, как это имеет место у высших перепончатокрылых (жалящих). Но, по-видимому, у низших перепончатокрылых уже происходит чистка тела при помощи задних ног, и этим объясняется редукция шпор в первую очередь на внутренней стороне и смещение оставшихся шпор на наружную сторону.

У *Melanopus fabricii* Leach из того же семейства *Pamphiliidae* редукция идет дальше: исчезли срединные шпоры на задних и средних голенях (на передних имеется только две вершинные шпоры).

У *Cephidae* процесс редукции шпор идет еще дальше, чем у *Pamphiliidae*. У части *Cephidae* на задней голени имеются 4 шпоры — две вершинные и две надвершинные, у другой части внутренняя надвершинная шпора редуцирована, а осталась только наружная. На средней голени у всех *Cephidae* имеется только три шпоры, а на передних — одна вершинная шпора.

Рогохвосты (*Siricidae*) имеют только по две вершинные шпоры на задних и средних голенях и одну на вершине передней голени. У части видов настоящих пилильщиков на задних и средних голенях имеются по 3 шпоры, а на передней две, у другой части — по две вершинные шпоры на всех ногах.

У паразитических перепончатокрылых на задних голених имеются две вершинные шпоры, на средних две или одна вершинная шпора, на передних голених одна видоизмененная шпора превращена в приспособление для чистки усиков.

У жалящих перепончатокрылых имеется такое же количество шпор, как и у паразитических. Исключение среди них составляет медоносная пчела — *Apis mellifera* L., у которой шпоры на конце задней голени исчезли, тогда как на передней и средней голени имеется по одной шпоре. Редукция шпор на задних голених у медоносной пчелы, по-видимому, стоит в связи с усовершенствованием приспособления для сбора пыльцы. Однако у шмелей имеется такой же сложный собирательный аппарат, но сохранились обе шпоры, хотя они и не играют положительной роли при сборе пыльцы, а скорее даже имеют отрицательное значение.

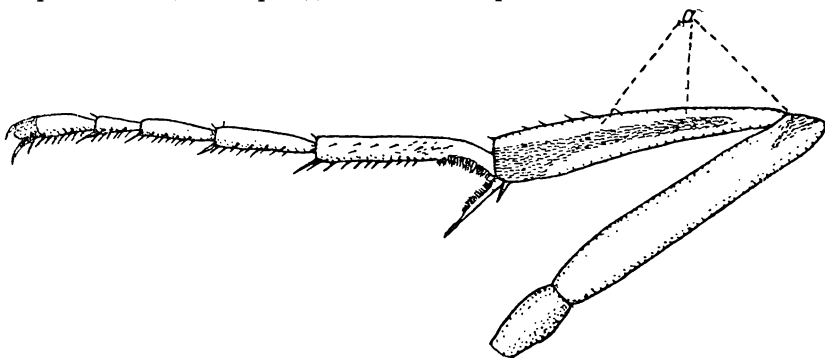


Рис 6. Задняя (левая) нога песчаной осы *Ammophila sabulosa* L.

а — щеточки из мелких волосков на внутренней поверхности голени и бедра. Внутренняя шпора и первый членик лапки приспособлены для чистки ног.

На основании рассмотренного материала можно сделать общие выводы в отношении редукции шпор на ногах перепончатокрылых. Количество шпор последовательно уменьшается сначала на передних, затем на средних и наконец на задних голених. В пределах одной пары ног редукция шпор всегда идет от основания к вершине.

Из двух парных шпор первой редуцируется шпора, обращенная к телу насекомого (внутренняя). Последними остаются две вершинные шпоры. При дальнейшей редукции шпор должна была бы редуцироваться сначала внутренняя шпора. Но к этому моменту эволюция сильно повышается, инстинкты усложняются и ноги приобретают ряд дополнительных функций, которые могут затрагивать и шпоры и изменить закономерность их эволюции.

Так, на передней голени у перепончатокрылых внутренняя шпора становится частью приспособления для чистки усиков и приобретает более сложное строение, а наружная шпора редуцируется.

На задних голених у некоторых паразитических и в большей степени у жалящих перепончатокрылых (в особенности у *Sphecidae*) внутренняя шпора включена в приспособление для чистки ног, в связи с чем усложняется ее строение, появляется гребневидная зазубренность, а наружная шпора уменьшается в размерах (рис. 6).

Там, где нет специализации вершинных шпор, они, как правило, одинаковой величины и формы, но это не значит, что внутренняя шпора не участвует в чистке ног. На средних голених, как более консервативных, во всяком случае у некоторых *Sphecidae*, наблюдается редукция внутренней шпоры. У некоторых *Psammocharidae*, по-видимому, средняя пара ног также участвует в чистке тела.

Таким образом, мы различаем у перепончатокрылых две группы признаков, которые эволюционируют по-разному. С одной стороны, воз-

никают приспособления для выполнения определенных функций организма (чистка усиков, ротовых частей, тела, ног, сбор пыльцы и т. д.). При этом средняя пара ног является более консервативной. С другой стороны, некоторые признаки, как уменьшение количества шпор, подчинено другой более общей закономерности, типа олигомеризации гомологичных органов по В. А. Догелю (1954). Консервативность средней пары ног не сказывается на последовательности редукции шпор. Но одна из вершинных шпор обычно включается в чистку придатков тела и в дальнейшем уже претерпевает ряд приспособительных изменений, не подчиняясь прежней закономерности эволюции. Если вершинные шпоры не претерпевают приспособительных изменений, то они могут редуцироваться, как это имеет место на задних ногах у *Apis mellifera*.

ЭВОЛЮЦИЯ СОБИРАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПЧЕЛИНЫХ

Мы видели, что предпосылкой для возникновения собирательного аппарата пыльцы явилось наличие у жалящих перепончатокрылых щеточек на внутренней стороне голени и лапок, которые применялись для чистки тела. Затем эти щеточки получили дополнительную функцию — сбора пыльцы. Исключение составляет средняя пара ног: у них на первом членике лапки с внутренней стороны возникает щеточка, которой не было у предков пчелиных.

У низших пчелиных собирательный аппарат весьма несовершенен. Пчелы рода *Prosopis* по внешности трудно отличимы от роющих ос *Sphesidae*. Щеточки задних ног у них мало отличаются от таковых у *Sphesidae* и ограничиваются только члениками лапок. Именно таким мы можем представить собирательный аппарат пыльцы в примитивной форме. За один раз такая пчела собирает мало пыльцы. Щеточки самки мало отличаются от таковых самца.

В дальнейшем произошло уплощение первого членика задней лапки, способного поместить на себя больше пыльцы. Затем усовершенствование собирательного аппарата шло по двум направлениям. У одних групп щеточка увеличивалась за счет опушения голени, бедра и даже вертлуга (*Halictus*, *Andrena*). Таким образом, вся задняя нога как бы представляет одну большую щеточку, набиваемую пыльцой, причем большое количество последней переносится в гнездо. У других пчел на нижней стороне брюшка появляются густые волоски — брюшная щетка, куда набивается много пыльцы при помощи щеточек задних лапок (*Osmia*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Eriades*, *Ceratina*).

Наибольшего совершенства собирательный аппарат достигает у шмелей и медоносных пчел. У них пыльца (обножка) скопляется на наружной поверхности задних голени. Это стало возможным благодаря ряду дополнительных морфологических изменений задних ног. На конце голени появились шипы, образующие гребешок, при помощи которого пыльца вычесывается из щеточки на первом членике лапки противоположной ноги. Пыльца таким образом переводится на гребешок противоположной ноги с наружной стороны. Задняя лапка сочленяется с голенью одним углом и может совершать качательные движения. Свободный угол основания первого членика лапки оттянут в пластинку, «ушко», которая при качании лапки проталкивает пыльцу вверх с гребешка на наружную поверхность голени. Все эти признаки изображены в руководствах по пчеловодству и поэтому здесь не описываются.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДЛЯ ЧИСТКИ УСИКОВ И ТЕЛА У ДРУГИХ НАСЕКОМЫХ

Приспособления для чистки усиков и ротового аппарата возникают и в других группах насекомых, и в частности у двукрылых — *Diptera*. Низшей группой двукрылых являются длиннотелые, или комары, — *Nematocera*. У кровососущих комаров (*Culicidae*) ноги не дифференцированы и на

передних ногах нет никаких приспособлений для чистки тела. На ногах могут быть мелкие короткие щетинки, но они равномерно распределены по поверхности. У некоторых видов имеются длинные волоски, но нет сгущения их на внутренней или наружной стороне ноги, в некоторых случаях на внутренней стороне ноги меньше длинных волосков; возможно, они мешают движению ног, цепляясь за тело, и поэтому редуцируются. Тело комаров может быть покрыто чешуйками; последние имеются также на крыльях, ногах и даже на хоботке и усиках. Чешуйки легко ломаются и не допускают чистки тела. У *Tipulidae* и *Limoniiidae* чешуек нет, тело или голое, или покрыто редкими волосками. На ногах у них имеются густые короткие волоски, в том числе и на лапках, но незаметна их дифференциация.

Некоторую дифференциацию щетинок на ногах мы встречаем у комаров *Bibionidae*. По внешности они больше похожи на мух, чем на комаров. Усики у них короткие, хотя и состоят из большого числа члеников. У них на нижней стороне передних лапок имеются мелкие волоски, образующие щеточки, тогда как на верхней стороне и с боков имеются крупные щетинки. Щеточки еще не смещены на боковую поверхность, но, по-видимому, они употребляются для чистки частей тела. На лапках средних и задних ног снизу имеется небольшое количество волосков, но ясных щеточек они не образуют.

У короткоусых (*Brachycera*), представляющих высшую группу двукрылых, как правило, имеются щеточки как на лапках, так и на голених передних ног.

Рассмотрим ноги цветочных мух (*Syrphidae*). Лапки передних ног, за исключением последнего членика имеют густые волосные щеточки. Наблюдается явное смещение щеточек на внутреннюю сторону (в сторону тела); на этой стороне лапок исчезли шипы (на наружной стороне они сохранились). На внутренней стороне голени, на ее конце, также имеется щеточка (рис. 7). Смещение щеточек на внутреннюю сторону говорит за то, что они приспособлены для чистки ротового аппарата и тела, но не как опорные элементы при хождении.

На средних ногах нет никаких приспособлений для чистки; это подтверждает высказанное нами предположение, что средняя пара ног у наземных насекомых эволюционирует медленнее, чем передняя и задняя.

На задних ногах щеточки имеются на внутренней и нижней поверхности лапок (рис. 8, А и Б). Часто они смещены целиком на внутреннюю сторону. На внутренней стороне лапки шипы исчезают, так как они мешают чистке тела, тогда как на наружной они сохраняются. Эти закономерности наблюдаются у всех исследованных нами семейств короткоусых двукрылых (*Syrphidae*, *Larvaevoridae*, *Muscidae*, *Stratiomyidae*, *Tabanidae*, *Asilidae*, *Conopidae*). На задней голени нет щеточки, за исключением *Asilidae*, у которых могут быть щеточки на самом конце голени, составляющие продолжение мелких волосков на лапках.

У многих мух, в особенности у *Larvaevoridae* и *Asilidae*, на ногах имеются крупные шипы и щетинки, которые расположены на бедрах и голених. На передних и задних ногах шипы и щетинки на внутренней стороне редуцированы и имеются только на наружной. На средних ногах, при наличии шипов и щетинок, они расположены равномерно по всей окружности ноги и также на внутренней стороне. Последнее говорит в пользу того, что средняя пара ног, как и у перепончатокрылых, меньше подвержена изменению — она имеет больше примитивных черт. Сохра-



Рис. 7. Голень и лапка правой передней ноги *Eristalis* (вид снизу). Щеточки смещены на внутреннюю сторону, шипы сохранились только на наружной стороне.

нение шипов и щетинок на внутренней стороне средней пары ног дает нам право предполагать, что они были также и на внутренней стороне передних и средних ног, но затем исчезли, так как мешали движению ног и чистке тела.

У комаров семейства *Fungivoridae* (*Fungivora*) в виде исключения на всех ногах имеются очень длинные шипы, но на внутренней стороне ног (в том числе и средних) они редуцированы.

Приспособление для чистки усиков возникает и у чешуекрылых — *Lepidoptera*. У первичной моли *Micropteryx calthella*, представителя наи-

более примитивной группы чешуекрылых, имеется совершенный аппарат для чистки усиков. Правда, у тонкопрядов (*Hepialidae*), также примитивной группы равнокрылых бабочек, такого приспособления нет.

У разнокрылых бабочек имеется хорошо выраженный аппарат для чистки усиков, причем он имеется уже во всех низших семействах этой группы. Мною обнаружены четко выраженные аппараты для чистки усиков у огневков (*Pyrallidae*), листоверток (*Tortricidae*), древооточцев (*Cossidae*), стеклянниц (*Aegeriidae*), сов (*Noctuidae*), медведиц (*Arctiidae*), хохлаток (*Notodontidae*), пядениц (*Geometridae*), коконопрядов (*Lasiocampidae*), бражников (*Sphingidae*). Он состоит из шпоры, прикрепленной по середине или у основания голени. Шпора обычно прикрыта длинными волосками. У некоторых видов шпора длинная и простирается до конца голени.

У булавоусых (*Rhopalocera*), представляющих высшую группу чешуекрылых, аппарата для чистки усиков нет. Несомненно, это явление вторичное. На месте шпоры для чистки усиков у них имеется только группа волосков, которые могут выполнять функции чистки, но хуже, чем шпора. У некоторых видов происходит

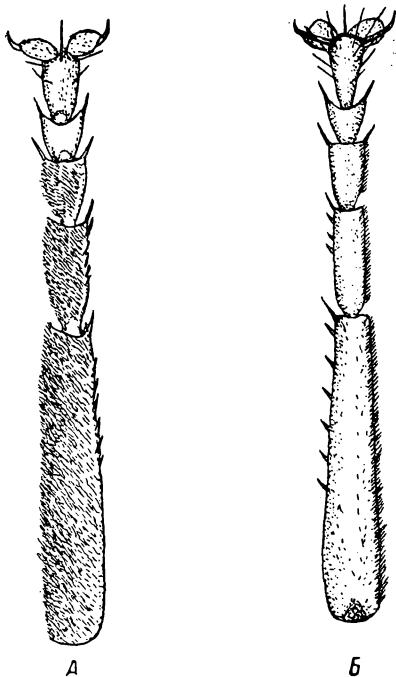


Рис. 8. Правая лапка задней ноги *Eristalis*.

А — вид снизу; Б — вид сверху. Щеточки смещены на внутреннюю сторону, шипы сохранились только на наружной стороне.

редукция передней пары ног почти до полного исчезновения. Возможно, с этим связана и редукция приспособления для чистки усиков.

Среди жуков (*Coleoptera*) весьма четко выражено приспособление для чистки усиков в семействе жужелиц (*Carabidae*). У них между шпорами на конце голени проходит борозда, в силу чего одна из шпор сдвинута в сторону середины голени и принимает непосредственное участие в чистке усиков. Борозда усажена рядом густо расположенных волосков, играющих роль щетки. При чистке усик вкладывается в борозду на голени, прижимается шпорой и протаскивается через образованную таким образом щель. Приспособление для чистки усиков имеется почти у всех жужелиц.

У других жуков мы не находим четко выраженных приспособлений для чистки усиков. Только у некоторых усачей (*Cerambycidae*) на передних голених имеется косая борозда, но шпоры совершенно не приспособлены для цели чистки. Но у усачей и также у многих других семейств жуков на лапках снизу имеются волосяные щеточки, при помощи которых возможна чистка усиков и ротовых частей.

Таким образом, мы видим, что в разных отрядах насекомых параллельно возникают приспособления для чистки усиков и ротовых частей. Эти приспособления имеются только у представителей высших отрядов и отсутствуют у низших.

ВЫВОДЫ

В процессе эволюции происходит усложнение нервно-физиологической деятельности, а вслед за ней и морфологии насекомых. В частности, ноги у насекомых приобретают ряд дополнительных функций с попутным усложнением их строения. У высших групп насекомых появляются приспособления для чистки усиков, ротовых частей, поверхности тела. В связи с этим появились щеточки, представляющие густое скопление мелких щетинок на внутренней стороне лапок и голеней.

У пчелиных происходит дальнейшее усложнение инстинкта заботы о потомстве: они собирают и заготавливают пыльцу для корма личинок. В связи с этим у них щеточки ног берут на себя еще одну дополнительную функцию — сбора и переноса пыльцы.

Приспособления для чистки усиков, ротового аппарата и тела возникают параллельно и независимо у ряда высших отрядов насекомых: перепончатокрылых, двукрылых, бабочек, жуков.

ЛИТЕРАТУРА

- Г р и н ф е л ь д Э. К. 1959. Питание взрослых фаз сетчатокрылых (Neuroptera) пыльцой цветов и вероятная роль их в происхождении энтомофилии у растений. Вестн. Лен. гос. ун-ва., сер. биол., 9, 2: 48—55.
Д о г е л ь В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.
G a n g w e r e S. K. 1958. Grooming behavior in Orthoptera. Entomol. News, 69, 5: 123—128.

Кафедра энтомологии
Ленинградского государственного университета им. А. А. Ждапова,
Ленинград.

SUMMARY

In the process of evolution the legs of insects acquire some additional functions, their morphology becoming more complicated.

The morphology devices for cleaning antennae, mouth parts and surface of the body appear in high groups of the insects. In connection with this there have appeared brushes which represent a thick collection of small bristles on the inner surface of the tibia and tarsus.

In bees there carries out further complication of the instinct, that is, care for their breed. They pick up and store pollen to feed larvae. The bristles of their legs fulfil one more additional function — they collect and transport pollen.

The devices for cleaning antennae, mouth part and body arise in parallel and independently on many high orders of insects: *Hymenoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera*.