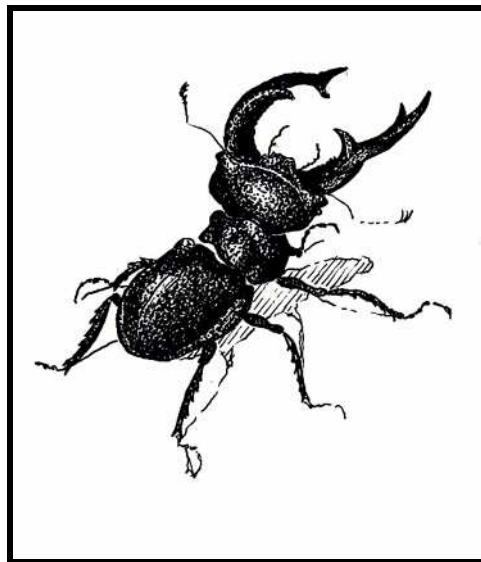


С. Ю. ЧАЙКА

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И СЕГМЕНТАЦИЯ
НАСЕКОМЫХ**



МОСКВА ◊ 2003

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА



С. Ю. ЧАЙКА

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СЕГМЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Учебное пособие

*Рекомендовано Ученым советом
биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова*


МАКС  Пресс
Москва
2003

УДК 595.7

ББК 28.691.89

Ч-15

Р е ц е н з е н т:

заведующий кафедрой зоологии Ивановского государственного университета, доктор биологических наук, профессор *В. А. Исаев*

Чайка С. Ю.

Ч-15 **Происхождение и сегментация насекомых.** Учебное пособие к курсу «Общая энтомология». М.: МАКС Пресс, 2003. 92 с. ISBN 5-317-00811-5

В эволюционном плане рассмотрены проблемы происхождения насекомых и сегментного состава их тела, вызывающие на протяжении многих лет нескончаемую научную дискуссию. Большое внимание уделено молекулярно-генетическим основам сегментации насекомых, первичной и вторичной метамерии тела животных, эмбрионизации развития, природе сегментов и формированию тагм. Учебное пособие предназначено для студентов университетов, специализирующихся по энтомологии. Оно может быть использовано также аспирантами и соискателями ученой степени при подготовке к сдаче кандидатского минимума по специальности «энтомология».

УДК 595.7

ББК 28.691.89

S t a n i s l a v Y u. C h a i k a. Origin and segmentation of insects. The Textbook to the Course of General Entomology. Moscow: MAX Press, 2003. 92 p.

На обложке: акварель А. Дюрера «Жук-олень», 1505.

Учебное издание

Чайка Станислав Юрьевич

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СЕГМЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Учебное пособие

ISBN 5-317-00811-5

© С. Ю. Чайка, 2003

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Введение	5
1. Происхождение насекомых и их место в системе членистоногих	6
2. Молекулярно-генетические основы сегментации	27
3. Метамерия насекомых	39
4. Сегментация конечностей	47
5. Сегментный состав тагм	50
Голова	53
Грудь	73
Брюшко	74
6. Основные компоненты тела насекомых	80
Избранная литература	85

CONTENTS

Preface	4
Introduction	5
1. The origin of insects	6
2. The molecular and genetic bases of segmentation	27
3. The metamerism of insects	39
4. The segmentation of appendages	47
5. The segmental structure of tagmata	50
The head	53
The thorax	73
The abdomen	74
6. Main body components of insects	80
Recommended literature	85

Предисловие

В пособии изложены два важных вопроса общей энтомологии, которые не нашли еще окончательного решения, но, вместе с тем, они достаточно интенсивно разрабатываются учеными многих стран – происхождение насекомых и природа сегментации их тела. В последние годы для решения этих проблем привлекаются, наряду с традиционными, т.е. палеонтологическим, морфологическим и эмбриологическим методами, также методы молекулярных и генетических исследований. В этой связи интересно сопоставить эволюцию взглядов на затронутые проблемы, что побудило меня изложить не только современные, но и хорошо известные концепции предшественников. Это сделано еще и потому, что по ряду вопросов взгляды ученых, работавших в разных веках, совпадают, что еще раз доказывает глубочайшую научную интуицию и тщательность морфологических исследований ученых классической зоологической школы. При изложении разных теорий происхождения насекомых, зачастую противоречивых, перед автором стояла задача, говоря языком современных психологов, избежать как доброжелательного эклектизма, так и тенденциозного фанатизма. Чтобы дать возможность читателю сформировать и собственное мнение по затронутым вопросам приведенный список литературы значительно превышает общепринятый объем литературы для учебных пособий.

***Благодарности.** Я весьма признателен заведующему кафедрой энтомологии МГУ им. М.В. Ломоносова, заслуженному профессору МГУ **Р.Д. Жантиеву** за постоянный интерес к курсу общей энтомологии. Глубоко благодарен сотрудникам кафедры – канд. биол. наук **Н.В. Беляевой**, канд. биол. наук **Г.В. Фарафоновой** и **И.В. Орловой** за ряд предоставленных монографий и отписок статей. За рецензирование пособия и сделанные замечания благодарю доктора биол. наук, профессора **В.А. Исаева**, за рисунок для обложки – **А.П. Беляева**.*

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Роль насекомых в природе и жизни человека складывается из трех основных аспектов: исключительно большого видового разнообразия, колоссальной численности особей в природе и повсеместности их распространения. По оценкам разных авторов в современной фауне насекомые составляют от 900 тыс. до 2 млн. видов. По еще более оптимистическим прогнозам предполагается, что число видов может достигать 5-10 млн. (Wilson, 1992) или даже 20 млн. (Foster, 1986). Насекомые как одна из ветвей первичноротых животных реализовали многие инновационные принципы морфологической и функциональной организации животных, что дало им возможность первыми в истории Земли освоить воздушное пространство. Возникает естественный вопрос: кто же предок насекомых? В какой группе первичноротых сформировались морфофункциональные предпосылки (преадаптации), которые способствовали затем становлению самой процветающей в настоящее время группы органического мира?

Центральным вопросом, возникающим при попытке дать морфофункциональный и эволюционно-филогенетический анализ общей организации насекомых, является выяснение сегментного состава их тела и соответствия сегментов насекомых таковым других членистоногих. «Нигде в животном царстве изучение внешней организации индивида не представляет большего сравнительно-анатомического интереса, чем у членистоногих» - так писал Ланг в своем учебнике по сравнительной анатомии беспозвоночных (Lang, 1901). Значительный прогресс в изучении этих вопросов достигнут благодаря применению методов молекулярной биологии. Расшифровка сегментного состава тела насекомых может высветить глубинные процессы, связанные с формированием членистоногих, равно как и с их последующей филогенетической дифференциацией. При этом, очевидно, что выяснение особенностей сегментации тела насекомых невозможно без опо-

ры на эволюционную преемственность принципов организации этих членистых животных и, следовательно, ставит нас перед необходимостью рассмотреть проблему происхождения Insecta.

1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫХ И ИХ МЕСТО В СИСТЕМЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Так уж устроен органический мир, что происхождение крупной таксономической группы долгое время остается трудно решаемой проблемой. Пока до конца не ясно, от кого же происходят насекомые. Уже стали привычными сетования на то, что живые переходные формы не сохранились, а палеонтологический материал по древнейшим насекомым не дает прямого ответа на этот вопрос. Продолжается научная дискуссия и по организмам, которые могли бы выявить родственные отношения среди трахейных и связать последних с более примитивными животными, например, с кольчатыми червями.

К решению проблемы происхождения насекомых имеется несколько подходов, среди которых можно выделить два. Первый – это поиск очень отдаленных предков, морфофункциональная организация которых могла бы служить основой для развития как Insecta, так и близких к ним групп; второй – поиск группы из числа вымерших или рецентных членистоногих, от которых непосредственно могли бы возникнуть насекомые. Первый подход кажется все же более перспективным, чем поиск ближайшего предка насекомых, по крайней мере, на современном уровне развития науки. В настоящее время можно судить только о близости насекомых к той или иной группе членистоногих, но отнюдь не о происхождении насекомых от какой-либо конкретной группы. По мнению М.С. Гилярова (1949), которое поддерживается многими зоологами, выведение одной ныне живущей группы из другой рецентной группы организмов вообще методологически несостоятельно. В какой-то части это заключение смыкается с известным правилом Э. Копа (1904) о том, что крупные группы берут свое начало от неспециализированного предка.

Весьма часто в качестве промежуточной группы авторы предлагают рассматривать некие гипотетические организмы. Обычно им произвольно приписываются признаки, свойственные обеим группам, которых должно связывать предполагаемое родство. Кроме нескольких устойчиво однообразных признаков, присущих членистоногим, строение последних весьма разнообразно (Беклемишев, 1964). Это создает идеальные предпосылки для построения самых разных гипотез происхождения членистоногих, их эволюции и филогенетических связей (см.: Павлов, 2000). Зачастую авторы не ограничиваются только одним «реконструированным» организмом, а выстраивают цепочку из таких организмов, что, конечно, может вывести проблему из русла конструктивного научного анализа. Умозрительность такого рода построений столь очевидна, что невольно вспоминается «брита Оккама» – принцип, сформулированный английским философом Уильямом Оккамом (1285-1349): *«Не следует без необходимости умножать сущности»*.

Отсутствие ископаемых или рецентных переходных форм связывается рядом исследователей с *неотенической эволюцией*, при которой у эволюционирующей группы происходит утрата имагинальной стадии, а формирование организации новой филогенетической ветви осуществляется на базе неполовозрелой стадии предковой формы (Gould, 1977; Красилов, 1986; Чайковский, 1990; Иванова-Казас, 1997). Физиологическим механизмом неотении является разновременность в достижении дефинитивности половой системой и общим габитусом животного. При этом не имеет значения, что является ведущим в этом процессе – увеличение скорости созревания гонад или уменьшение скорости развития организма (Павлов, 2000). Известно, однако, что, по крайней мере, у аннелид и многоножек созревание половых продуктов блокирует образование новых сегментов. Поскольку при неотении происходит ювенилизация имаго, а половозрелость достигается на более ранней стадии онтогенеза по сравнению с предковой формой, то это позволяет эволюционирующей группе избавиться от узкой морфологической и экологической специализации имаго. В литературе имеется много примеров возможного неотенического происхождения разных групп беспозвоночных, среди которых наиболее известны копеподы, олигомерные анне-

лиды, некоторые группы клещей (Eriophyidae). Среди насекомых также можно найти примеры формирования групп в ранге отряда на базе неотении. Предположительно таковыми являются уховертки, эмбии, термиты, тараканы, гриллоблаттиды, вши (Тихомирова, 1991; Чайка, 1997). Тем не менее, в настоящее время пока нет достаточно веских оснований для признания только неотении в качестве универсального способа формирования новых филогенетических линий, хотя и этот путь не должен игнорироваться.

Уже почти два века большинство зоологов придерживается гипотезы происхождения членистоногих от аннелидообразного мягкопокровного предка. Среди кольчатых червей (**Annelida**) наиболее близкими к исходным для членистоногих формам рассматриваются многощетинковые кольцецы **Polychaeta**. Родство членистоногих с кольчатыми червями выражается в едином плане строения этих животных, что дало основание Ж. Кювье объединить их в тип членистых – **Articulata** Cuvier, 1812. Сходного взгляда на родство этих групп придерживался и В.Н. Беклемишев (1944).

В руководствах по зоологии тип **Arthropoda** Siebold et Stan-
nius, 1848 разделяется на 4 подтипа: 1. Подтип Трилобитообразных **Trilobitomorpha** (представлен одним классом Trilobita); 2. Подтип Хелицероных (**Chelicerata**); 3. Подтип Жабродышащих **Branchiata** (представлен классом ракообразных Crustacea); 4. Подтип Трахейнодышащих **Tracheata** (представлен многоножками Diplopoda, Chilopoda, Symphyla, Paupoda и насекомыми Insecta) (Шарова, 1999). Некоторые авторы к типу Arthropoda относят и онихофор (**Onychophora = Protracheata**), которые, в таком случае, также имеют ранг подтипа. Однако в большинстве современных руководств по зоологии онихофоры рассматриваются в качестве самостоятельного типа Onychophora. На последнее обстоятельство следует обратить особое внимание, поскольку, как будет рассмотрено ниже, некоторые авторы сближают насекомых и с этой группой беспозвоночных.

По-прежнему дискуссионным является вопрос о том, монофилетичны или полифилетичны членистоногие. Ведь в случае полифилетичности типа Членистоногих у нас есть веское основание предков насекомых искать и за пределами этого типа. Хотя и

в настоящее время мнения о моно- или полифилетичности определенной крупной таксономической группы зачастую базируются не на строго научных методах доказательств, тем не менее, для обоснования гипотез всегда привлекались наиболее общие черты организации животных, главным образом данные по их морфологии и эмбриональному развитию. В последнее время большое распространение получили молекулярно-генетические методы исследования филогенетических отношений. Однако, зачастую, именно опираясь на результаты таких исследований, авторы приходят к прямо противоположным заключениям. В разное время сторонниками обоих взглядов на происхождение членистоногих и объем типа *Arthropoda* были крупнейшие зоологи, которые аргументировали свою точку зрения, опираясь на достижения разных областей зоологии и других биологических наук.

Гипотезу **монофилетического** происхождения членистоногих поддерживали Геймонс (Heymons, 1901), Ланкастер (Lankester, 1904), Карпентер (Carpenter, 1903), Гандлирш (Handlirsch, 1926), Снодграсс (Snodgrass, 1938), Беклемишев (1952), Ливанов (1955) и др. По мнению Я.И. Старобогатова (1991), членистоногие обладают одним уникальным признаком, не встречающимся ни в одной другой группе первичноротых – наличием членистых конечностей, или *артроподий*. Кроме этого уникального признака имеется еще, по меньшей мере, семь не уникальных, то есть встречающихся и за пределами типа Членистоногих признаков, но которые, тем не менее, свойственны всем членистоногим. Такими не уникальными признаками являются: тагмозис, наличие миксоцеля (смешанной полости тела, формирующейся путем слияния в эмбриогенезе первичной полости тела и целома), наличие хотя бы одного заднего ларвального сегмента (о последних см. ниже), постоянство числа передних ларвальных сегментов, значительная редукция акрона и др.

Кремpton (Crampton, 1938) рассматривал в качестве первых членистоногих *Protrilobita*, от которых возникли две ветви: одна – *Trilobita* и *Chelicerata*, вторая – *Crustacea*, давшая в свою очередь ветвь Неполноусых ***Atelocerata*** Heymons, 1901 (***Myriapoda*** + ***Hexapoda***). А.Г. Шаров (1965), рассмотрев особенности организации хелицерных, ракообразных и неполноусых, также считает их монофилетической группой. О монофилетичности членисто-

ногих свидетельствуют и данные, полученные при секвенировании рибосомальной РНК (Ballard et al., 1992) и митохондриальной ДНК (Boore et al., 1995).

Приверженцами противоположной – **полифилетической** – точки зрения на происхождение членистоногих были Кингсли (Kingsley, 1897), Плате (Plate, 1922), Федотов (1925, 1966), Иванов (1933), Вебер (Weber, 1954) и др. Однако наибольший вклад в развитие теории полифилетичности членистоногих внесли работы Сидни Миланы Мантон (Manton, 1977). В предложенном ею новом таксоне в ранге типа – **Uniramia** Manton, 1977 (Одноветвистые) (= *Ceratophora* Lankaster, 1888) – были объединены *Atelocerata* (многоножки и насекомые) с онихофорами, что разрушало представления о монофилетичности *Arthropoda*. По мнению Мантон, членистоногие представлены четырьмя самостоятельными типами: *Trilobita*, *Chelicerata* (включая *Pentapoda*), *Crustacea* и *Uniramia* – (*Onychophora* + *Myriapoda* + *Insecta*). По другой классификации хелицеровые и ракообразные объединяются в таксон **Schizoramia**. Выделение среди членистоногих нескольких типов обосновывалось тем, что в основании филогенетической ветви каждого из выделенных типов имеется своя примитивная группа, а общие признаки строения, свойственные членистоногим, могли возникнуть независимо в каждой группе. По Мантон, такими признаками являются: 1) метамерная сегментация и специфическая дифференциация переднего конца тела; 2) наличие парных конечностей, строение которых отличается от такового аннелид; 3) наличие миксоцеля и метамерных остий в сердце; 4) склеротизация покровов с сохранением гибких участков на границах склеритов и члеников конечностей.

Для доказательства более тесной связи *Atelocerata* с онихофорами, чем с другими членистоногими, приводились два наиболее важных аргумента. Первый – это гомология когтевидных челюстей онихофор с мандибулами других Одноветвистых. Мандибулы (*mandibulae*) в этих группах формируются за счет модификации всей конечности мандибулярного сегмента. Жевательные зубцы мандибул у всех *Atelocerata* расположены на вершинном членике, поскольку среди них (например, *Symphyla*, *Diplopoda*), мандибулы сохраняют членистость и жевательная поверхность размещена на терминальном членике. У других же членистоно-

гих (например, ракообразных) жевательная поверхность мандибулы расположена на базальном сегменте (коксоподите) конечности. Вторым аргументом – это то, что ноги всех *Uniramia* изначально были одноветвистыми и происходят они путем сегментации ног онихофор.

Столь убедительная, казалось бы, теория полифилетического происхождения *Arthropoda* была, однако, расшатана исследованиями палеоморфолога Кукаловой-Пек (Kukalova-Peck, 1992). Она показала, что мандибулы примитивных летающих насекомых состояли из четырех члеников модифицированной конечности, а остальные членики были утрачены в процессе эволюции. Была поставлена под сомнения сама гомология мандибул *Atelocerata* и челюстей онихофор, поскольку они развиваются из разных сегментов. Наличие на ногах примитивных насекомых дополнительных внешних ветвей – экзитов – означает вторичность «одноветвистости» ног рецентных насекомых и многоножек. Предполагается, что ноги всех членистоногих изначально были многоветвистыми. Только в последующей эволюции филогенетических ветвей наблюдается разная степень редукции боковых ветвей. В большей степени редукция затронула конечности *Atelocerata*, в меньшей – трилобитов, ракообразных и хелицероных. Таким образом, если таксон *Uniramia* не существует, то имеется больше оснований рассматривать *Arthropoda* как монофилетическую группу первичноротых.

Палеонтологи считают, что насекомые могли возникнуть в раннем или среднем девоне (палеозойская эра), т.е. приблизительно 390-350 млн. лет назад. Тому есть и некоторые подтверждения. Наиболее древним из известных насекомых является ногохвостка *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926 из девона. Из девона известны также фрагменты тела и других первично-бескрылых насекомых, в частности щетинохвосток *Archaeognatha** (Shear et al., 1984; Labandeira, 1988). Что касается девонских *Pterygota*, то они пока не найдены. В течение следующих 70 млн.

* Из-за неполной сохранности были высказаны и сомнения относительно их принадлежности к щетинохвосткам (Расницын, 2002).

лет насекомые были представлены только первичнобескрылыми *Thysanura s.l.* (*Archaeognatha* + *Monura* + *Zygentoma*) и *Collembola* (Shcherbakov, 1999). Первые крылатые насекомые – *Palaedictyopteroidea* – были обнаружены только из конца раннего карбона. В позднем карбоне и ранней перми насекомые, в том числе и *Pterygota*, уже достигли большого разнообразия; в это время происходит формирование большинства отрядов.

Как уже отмечалось выше, и к началу нового, XXI века, ситуация с происхождением насекомых окончательно не прояснилась. Если оставить в стороне гипотезы внеземного происхождения насекомых (с ними можно ознакомиться на многих сайтах Интернета), то в настоящее время заслуживают большего или меньшего внимания практически все разработанные ранее теории, за исключением некоторых из них, например, теории происхождения насекомых непосредственно от аннелид. Такая ситуация связана с тем, что в последние два десятилетия для реконструкции филогении многих групп, в том числе и насекомых, широко используются методы молекулярной биологии и генетики. Экстраполяция полученных данных на родственные связи крупных филогенетических ветвей зачастую приводит к реанимации гипотез происхождения насекомых, казавшимися до этого безнадежно устарелыми. По мнению Л.П. Татарина (2003), как традиционные, так и молекулярные методы филогенетики вполне легитимны, но они не могут полностью решить проблему хода эволюции. Замечу, что наряду с имеющимися совпадениями во взглядах зоологов и молекулярных биологов, отчетливо выявляются и противоречия при попытке сближения крупных таксонов, опираясь на данные сравнительной морфологии и эмбриологии, с одной стороны, и молекулярной биологии, – с другой. Это побудило меня изложить основные и наиболее известные гипотезы происхождения насекомых, разработка которых происходит и по сию пору.

1. Гипотеза происхождения насекомых от трилобитообразных предков. Известно, что самыми древними членистоногими были трилобиты, возникшие в кембрии приблизительно 600 млн. лет назад и населявшие моря в течение 400 млн. лет. Таким образом, трилобиты и насекомые «пересеклись» в истории развития жизни на Земле. Естественно, что эта группа не могла ус-

кользнуть от взоров многих зоологов и эволюционистов, работавших над проблемой эволюции и филогенетических отношений *Arthropoda*.

Наибольшую известность приобрела гипотеза австрийского палеоэнтомолога и систематика А. Гандлирша о том, что все членистоногие, в том числе и насекомые, произошли от **трилобитообразных** форм (Handlirsch, 1908, 1937). Были выявлены и некоторые сходные черты организации трилобитов и насекомых: наличие у тех и у других фасеточных глаз, трех пар простых глазков, одной пары антенн, паранотальных выростов. К тому же паранотальные выросты у трилобитов отделены от тергитов двумя продольными бороздками, что придает им трехлопастной вид сверху.

Гандлирш выводил насекомых от трилобитов через вымерших крылатых *Palaeodictyoptera* и допускал, что у последних неполовозрелые стадии обитали в воде. А.Г. Шаров (1973) показал, однако, что нимфы палеодиктиоптер были сухопутными, они ползали по кордаитам – растениям, близкими к семенным папоротникам. По Шарову, палеодиктиоптеры вымерли (вместе с кордаитами) и не оставили потомков. Это была тупиковая эволюционная ветвь. Палеодиктиоптеры не могли быть предшественниками крылатых насекомых, а тем более первичнобескрылых – протур, диплур, ногохвосток и тизанур, поскольку нет никаких доказательств утери крыльев последними. Таким образом, трилобитообразные формы могут рассматриваться только в качестве возможных предков ракообразных и хелицеровых на пути их развития от древнего аннелидообразного предка.

Последователями А. Гандлирша в вопросе происхождения насекомых были А.В. Мартынов и Б.Н. Шванвич. Палеоэнтомолог Мартынов (1937, 1938) считал, что ствол насекомых выделился из каких-то архаических членистоногих, близких к древнейшим ракообразным и трилобитам. По мнению Шванвича (1959), трилобиты дали начало развитию двух ветвей: *Protomandibulata* и *Protochelicera*. Ветвь *Protochelicera* дала паукообразных. От ветви *Protomandibulata* оформилась водная группа ракообразных и сухопутная группа *Atelocerata*, утратившая затем вторые антенны. *Atelocerata*, в свою очередь, сформировали две ветви – многоножек и насекомых. Снодграсс также выводил рако-

образных и неполноусых (насекомых и многоножек) от общего предка – гипотетических Protomandibulata. Высказана гипотеза о том, что клещи являются пedomорфной группой, происшедшей от трилобитов в ордовике или кембрии (Криволицкий, 1999).

2. Гипотеза происхождения насекомых от ракообразных. По мнению многих авторов (Hansen, 1893; Carpenter, 1905; Crampton, 1928; Шаров, 1965; Schram, Jenner, 2001) ближайшими предками насекомых являются **ракообразные (Crustacea)**. Уже отмечалось, что сами ракообразные вероятнее всего берут свое начало от трилобитообразных предков, а, по мнению Старобогатова (1991), возможно даже от общих предков с эвтикарциноидами (класс Euthycariniodes) (о них см. ниже). Основанием для сближения насекомых с ракообразными являются следующие признаки: 1) наличие у эмбрионов многоножек и насекомых рудиментарного интеркалярного сегмента, гомологичного сегменту вторых антенн ракообразных; 2) сходство в строении и сочленении мандибул ракообразных и насекомых; 3) сходство в строении и положении дорсального (Тигсова) органа, имеющегося у эмбрионов некоторых ракообразных и низших неполноусых, и некоторые другие признаки (Шаров, 1965). На тесное родство насекомых и ракообразных, в частности **Malacostraca**, указывает сходное строение их сложных глаз и оптических долей мозга (Nilsson, Osorio, 1998), преджелудка (Klass, 1998), сходство в развитии нервной системы (Whittington, Bacon, 1998), сходство экспрессии генов сегментации (Patel, 1994), митохондриальных генов (Garca-Machado et al., 1999). Однако тагмозис у этих групп сильно различается.

По мнению А.П. Расницына насекомые являются **неотеническими потомками синкарид (Syncarida)** (Rasnitsyn, 2002). Последние относятся к высшим ракообразным (Malacostraca), но характеризуются примитивностью организации и глубокой древностью. Они лишены карапакса, а их грудные и брюшные сегменты имеют сходное строение. Характерно, что такие эмбриональные признаки синкарид как одноветвистые I-ые антенны, сидячие глаза и одноветвистые уropоды, свойственные эмбрионам, сохраняются у имаго насекомых. Антенны I и уropоды (их эндиты гомологичны церкам насекомых) приобрели одноветвистость в связи с утратой функции плавания, а антенны II и мандибуляр-

ные щупики и вовсе редуцировались при утрате плавающей личинки.

Данные молекулярных исследований также указывают на близость насекомых и ракообразных. Анализ последовательностей (секвенирования) нуклеотидов 18S rРНК позволяет рассматривать Crustacea в качестве парафилетической группы по отношению к насекомым. Следовательно, насекомые более близки к ракообразным, чем к многоножкам (Averof, Akam, 1995; Boore et al., 1995; Friedrich, Tautz, 1995). В пользу мнения о близости насекомых и ракообразных могут свидетельствовать и новейшие данные по наличию у ракообразных (*Artemia franciscana*) и насекомых (*Drosophila*) двух сходных генов (*pdm* и *apterous*), контролирующих развитие жабр у ракообразных и крыльев у насекомых (Averof, Cohen, 1997). Исходя из этих данных, крыло насекомого гомологично эпиподиту (экзиту коксоподита) многоветвистой конечности ракообразного (см. рис. 7). Дальнейшие преобразования такой конечности были связаны с физическим отделением эпиподита от конечности и последующим слиянием основания конечности со стенкой тела. По мнению Кукаловой-Пек, в крылоносных сегментах груди первый членик конечности – эпикокса – разделился и преобразовался в дорсальную (аксиллярную) и вентральные (базаларную и субаларную) пластинки крылового сочленения, а само крыло сформировалось за счет уплощения экзита эпикоксы (Kukalova-Peck, 1983).

Что касается объединения насекомых и ракообразных в группу Pancrustacea (Zrzavý, Styl, 1997), то, несмотря на большое число данных в пользу такого объединения, эта идея не находит пока сторонников среди систематиков. Недавно высказано предложение рассматривать насекомых в качестве потомков наземных ракообразных, объединив при этом насекомых и ракообразных в монофилетическую группу Tetraconata в составе Crustacea и Hexapoda (Dohle, 2001).

Таким образом, эти генетические данные, с одной стороны, дают веские основания для дальнейшей реанимации достаточно старой теории Гегенбаура (Gegenbaur, 1878), возрожденной впоследствии Вигглесвортом (Wigglesworth, 1976), о происхождении крыльев насекомых из жаброобразных структур предковых

форм, а с другой стороны, – позволяют сближать насекомых с ракообразными.

3. Гипотеза происхождения насекомых от онихофор. После открытия в 1825 г. Л. Гилдингом **онихофор (Onychophora)**, которые, как уже упоминалось выше, теперь выведены за пределы типа Членистоногих, Ф. Брауер (1869) и его последователи стали рассматривать их как возможных предков неполноусых (Tiegs, 1947; Remane, 1954; Tiegs, Manton, 1958). Онихофоры живут во влажных районах Земного шара, и представлены ныне около 70 видами. Типичный представитель онихофор – *Peripatus* sp. Онихофоры имеют сегментированное тело с 14-43 парами коротких ног. По мнению некоторых авторов онихофоры могли быть промежуточным звеном между кольчатými червями (полихетами) и многоножками. Эволюционный ряд при этом приобретает следующий вид: кольчатые черви – онихофоры – многоножки (Symphyla) – первичнобескрылые насекомые (двухвостки Campodea, относимые во времена Брауера к щетинохвосткам Thysanura) – крылатые насекомые. В пользу этого свидетельствует наличие у онихофор признаков, свойственных как кольчатым червям, так и членистоногим. У онихофор имеются зачатки трахейной системы, есть хитинсодержащая кутикула, одна пара антенн, сердце представлено в виде дорсального сосуда, развитие онихофор осуществляется по типу анаморфоза, т.е. в течение постэмбрионального развития число сегментов нарастает. Другим аргументом для сближения онихофор с Неполноусыми (*Atelocerata*) является сходство происхождения их мандибул от дистальных частей конечностей. Но, как отмечалось выше, челюсти онихофор вообще не гомологичны мандибулам ракообразных и неполноусых, поскольку они принадлежат разным по счету сегментам тела.

Если у онихофор наружная сегментация выражена слабо, то у членистоногих, напротив, происходит усиление сегментации и укрепление покровов. Среди других признаков строения онихофор, отличающих их организацию от таковой неполноусых, следует упомянуть слабую обособленность головы, отсутствие сочленений между сегментами тела, наличие ресничного аппарата в средней кишке и половых протоках, наличие нечленистых и не сочлененных подвижно с телом конечностей, наличие нервной

системы лестничного типа с поперечными комиссурами в каждом сегменте. Такое строение онихофор является более примитивным, чем организация членистоногих. Шванвич (1959) рассматривает онихофор в качестве вышедших на сушу потомков аннелид, а сходство с организацией членистоногих могло возникнуть конвергентно при освоении ими суши.

Но если принять гипотезу происхождения многоножек и насекомых (= *Atelocerata*) от онихофор, то мы с неизбежностью должны признать полифилетичность типа *Arthropoda*. Избежать этого противоречия удалось бы включением онихофор в состав типа *Arthropoda*, но этому препятствует отсутствие у них основного признака членистоногих – членистых конечностей. У онихофор, как и у пятиусток и тихоходок, конечности имеют строение *параподий* (выростов тела), а не артроподий. Чтобы выйти из этого противоречивого положения Снодграсс предложил объединить онихофор и членистоногих в один тип животных на основе наличия у них *лобоподий* – органов передвижения, которые могут быть как нечленистыми (онихофоры), так и расчлененными (членистоногие). Этот тип животных он назвал **Lobopoda** Snodgrass, 1938.

Мнение Снодграсса, несмотря на кажущуюся искусственность такого типа животного царства, получило, тем не менее, подтверждение в исследованиях молекулярных биологов. В частности, на основании кладистического анализа последовательностей нуклеотидов 12S rРНК сделан вывод о возможности включения онихофор в тип членистоногих (Ballard et al., 1992). По мнению авторов этих работ онихофоры являются сестринской группой по отношению к *Chelicerata* и *Crustacea* + *Hexapoda*. А это свидетельствует о том, что по комплексу апоморфных признаков онихофоры не могут рассматриваться в качестве предковой группы для насекомых.

4. Гипотеза происхождения насекомых от многоножкоподобного предка. Имеется значительное число сторонников гипотезы происхождения насекомых от **многоножкоподобного предка** (Anderson, 1973; Manton, 1977; Little, 1983; Kristensen, 1991; Иванова-Казас, 1997). Идея сближения насекомых с многоножками завоевала многих сторонников потому, что морфофункциональная организация насекомых, вероятнее всего, могла вы-

работаться в условиях наземного обитания предка, каким и могли быть наземных многоножки. Водные формы насекомых, главным образом личинки поденок, стрекоз, веснянок, ручейников, жуков, двукрылых освоили водную среду уже вторично.

По гипотезе де Бира насекомые произошли от **личинок многоножек** (de Beer, 1958). Подтверждением этой гипотезы является вылупление некоторых многоножек с тремя парами ног и небольшим количеством сегментов, число которых увеличивается позднее.

По гипотезе Гиллиарда, насекомые и многоножки происходят независимо, но от общего предка – Protaptera, давшего две ветви развития: одна ветвь – это многоножки с половым отверстием в передней части тела (Symphyla, Pauropoda, Diplopoda), вторая ветвь – это многоножки Chilopoda и насекомые Insecta – с половым отверстием в задней части тела (Tillyard, 1930). Наибольшее сходство с Hexapoda обнаруживается у многоножек Symphyla. Гиляров (1949) также поддерживал идею происхождения насекомых от многоножкообразных предков, назвав их Protomyriapoda.

По мнению Федотова (1966), которое разделяется и многими другими авторами, в основе ствола многоножки – насекомые стоят многоножки Chilopoda (губоногие), поскольку они отличаются наиболее примитивным строением и онтогенезом и обнаруживают наибольшее сходство с кольцецами. Тело губоногих состоит из большого числа сегментов, несущих по паре ног, а половое отверстие расположено на предпоследнем сегменте. Более близкими к насекомым являются многоножки Symphyla. По своей организации симфилы стоят гораздо ближе к насекомым, чем многоножки других классов. Морфологически-эволюционный ряд формирования насекомых принимает вид: Annelida – Chilopoda – Symphyla – Insecta. Этот ряд отражает и последовательность морфологических преобразований, приведших к возникновению насекомых: цефализацию (Chilopoda), олигомеризацию (Symphyla) и тагматизацию (Insecta) (Захваткин, 1975). Уже отмечалось, что слабым местом этой гипотезы является то обстоятельство, что, половое отверстие насекомых (и хилопод) размещено на задних сегментах брюшка (опистогонеатность), а у симфил, впрочем, как и у диплопод и пауропод, – в передней части туло-

вища (прогонеатность). Вместе с тем, по мнению Снодграсса (Snodgrass, 1938), расположение полового отверстия у примитивных многоножек могло варьировать, что подтверждают и эмбриологические данные Тигса (Tiegs, 1944) о наблюдающейся у *Symphyla* тенденции к возникновению опистогонеатности на ранних стадиях их развития.

Изучение характера экспрессии десяти гомеозисных генов, определяющих качественные особенности сегментов тела, показало, что многоножки занимают промежуточное положение между хелицеровыми, с одной стороны, и насекомыми и ракообразными – с другой (Hughes, Kaufman, 2002).

Имеется, однако, и прямо противоположное мнение на взаимоотношения насекомых и многоножек. Так, некоторые авторы, признавая близость этих групп, считают более вероятным возникновение наземных многоножек от шестиногого предка, чем наоборот (см.: Rasnitsyn, 2002). При этом группа *Ellipura* (= *Collembola* + *Protura*) рассматривается как вероятная сестринская группа многоножек.

5. Гипотеза происхождения насекомых от эвтикарциноидов. Сравнительно недавно появились данные о возможном происхождении наземных многоножек и насекомых, т.е. *Atelocerata* от **эвтикарциноидов (*Euthycarcinoidea*)** (Schram, Rolfe, 1982; McNamara, Trewin, 1993). Эвтикарциноиды жили с силура по триас (420 млн. – 240 млн. лет назад) и к плауновидными, водяными мхами, водорослями и цианобактериями. настоящему времени их находки известны из силура, карбона, перми и триаса (Клюге, 2000). Предполагается, что эвтикарциноиды обитали на плавающих матах – предшественниках строматолитов, сформированных плауновидными, водяными мхами, водорослями и цианобактериями.

Хотя эта ископаемая группа членистоногих была открыта Гандлиршем в 1914 г. (*Eythycarcinus* Handlirsch, 1914), но и к настоящему времени окончательно не определено ее место в системе *Arthropoda*. Разные авторы относили эвтикарциноидов к трилобитам, хелицеровым, ракообразным, а сейчас преобладает мнение об их принадлежности к ископаемым многоножкам (отряд *Euthycarcinida* Gall et Grauvogel, 1964). Сходство эвтикарциноидов с многоножками заключается в наличии у них *диплосегмен-*

тов. В частности, описан вид, у которого «грудь» состоит из шести диплотергитов, 12-ти стернитов и несет 12 пар ног. На брюшке конечностей нет, оно состоит из пяти сегментов и тельсона. У одного вида – *Kalbarria brimmellae* – выявлен даже один триплоглифический сегмент, когда под одним тергитом лежат три стернита и три пары ног (рис. 1).

Основным отличием эвтикарциноидов от *Murigeroda* является разделение туловища эвтикарциноидов на два отдела: пре- и постабдомен. При этом конечности имеются только на преабдомене (предшественник грудного отдела), а на постабдомене они отсутствуют. Этот признак вносит определенные трудности в выведение многоножек от эвтикарциноидов, поскольку надо допустить вторичную утрату многоножками тагматизации, уже достигнутой предковой группой. Однако этого затруднения можно избежать, если выводить не многоножек от эвтикарциноидов, а наоборот, эвтикарциноидов от древнейших водных многоножек, живших уже в кембрии (McNamara, Trewin, 1993).

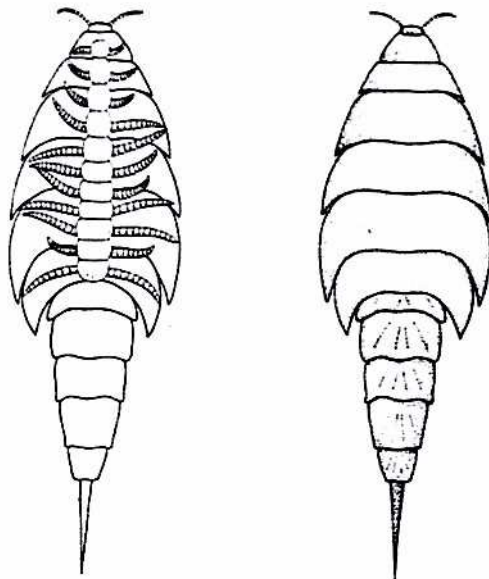


Рис. 1

Реконструкция эвтикарциноида *Kalbarria brimmellae* из силура Австралии; вид с вентральной стороны (слева), вид с дорсальной стороны (справа) (по: McNamara, Trewin, 1993)

Предполагается, что в ордовике ветвь *Murigeroda* разделилась на ветвь, давшую эвтикарциноидов, от которых в девоне и

произошли насекомые, и на ветвь многоножек *Multiaropa*, в дальнейшем также освоивших сушу. Морфологические преобразования эвтикарциноидов, вероятно, базируются на педоморфозе, приведшем к укорочению онтогенеза. Поскольку в результате педоморфоза взрослой стадией стала бывшая личиночная стадия, это привело к уменьшению, как числа конечностей, так и числа членников в составе конечности. Число постцефалических сегментов сократилось с 35 (*Sottyxerxidae*) до 16-18 (*Euthycarinoidea*). Именно резкое уменьшение числа сегментов и конечностей в филогенетическом ряду эвтикарциноидов и послужило основанием для впервые высказанного Шрамом и Ролфом мнения относительно возможного происхождения насекомых от эвтикарциноидов (Schram, Rolfe, 1982). Таким образом, эвтикарциноиды с их пока до конца неясным таксономическим положением в системе *Arthropoda*, оказались той *реальной вымершей группой*, которая по ряду параметров близка ко многим группам рецентных членистоногих и теоретически может рассматриваться в качестве предковой группы *Insecta*.

Итак, подытоживая мнения разных авторов относительно возможных предков насекомых, следует отметить в этом качестве три наиболее вероятные, на наш взгляд, филогенетические ветви членистоногих: эвтикарциноиды, ракообразные и многоножки. Но все же пока недостаточно данных для того, чтобы отдать предпочтение одной из них, впрочем, как и веских оснований для отказа от остальных. Развитие науки в XX веке не намного приблизило нас к познанию происхождения насекомых, оставив эту проблему открытой.

Для анализа возможных гипотез происхождения насекомых и хода морфологических преобразований, связанных с сегментацией и формированием их тела, следует кратко остановиться и на основных гипотезах **экологического становления насекомых**. При этом, очевидно, что в связи с невозможностью воссоздать ясную картину образу жизни предков, авторы вынуждены были прибегнуть к использованию *принципа актуализма*.

1. А. Гандлирш, сближая насекомых с трилобитообразными, естественно, исходным для насекомых считал их обитание в

воде, а затем они приобрели способность к амфибиотической жизни (Handlirsch, 1908).

2. Согласно гипотезе **М.С. Гилярова** (1970), которая получила достаточно широкое признание, освоение насекомыми воздушного пространства осуществилось через почву – промежуточную среду между водной и воздушной средами. Почва является средой, в которой потеря влаги минимальная, но воздушное дыхание возможно. К почве Гиляров относил также подстилку и сходные по режиму субстраты: трещины скал, полости под камнями, гнилую древесину и др. Свою концепцию Гиляров достаточно убедительно обосновал многими примерами конвергентного сходства внешней и внутренней организации членистоногих, возникшего в связи с освоением новой экологической ниши.

В последнее время в качестве промежуточной среды при освоении предками насекомых воздушного пространства, наряду с плавающими матами, рассматриваются и карбонатные строматолиты – слоистые биогенные породы, образованные бактериями и сине-зелеными водорослями. Ископаемые строматолиты известны с докембрия, а у берегов Австралии обнаружены и живые строматолиты.

3. Иной концепции придерживается **Б.М. Мамаев** (1975), обосновавший гравитационную гипотезу происхождения насекомых. Он связывает становление насекомых с переходом их предков от водной среды обитания к воздушной среде через этап амфибиотической (полуводной) жизни. По Мамаеву, в нижнем девоне предковые формы насекомых заселили надводные части полуводной растительности псилофитовых формаций. Надводный ярус псилофитовой растительности в то время был еще не занятой экологической нишей, которой и воспользовались водные членистоногие. Лазание предков насекомых по растениям в условиях возросших гравитационных нагрузок привело, по мнению автора гипотезы, к олигомеризации локомоторных придатков до трех пар ног и вызвало развитие мощной мускулатуры. Последний процесс, в свою очередь, вызвал сильную склеротизацию покровов. Таким образом, все основные признаки насекомых могли сформироваться уже на этапе амфибиотической жизни.

На связь древних насекомых с воздушно-наземной средой обитания указывал еще **Осборн** (Osborn, 1908). При анализе осо-

бенностей среды палеозоя группа итальянских исследователей также пришла к заключению о происхождении крылатых насекомых непосредственно от водных предков, и что этот переход мог осуществиться через амфибиотический образ жизни, как у поденок и стрекоз (Omodeo et al., 1980). Свою гипотезу они подкрепили данными по стратегии защиты яиц и преимагинальных стадий от высыхания, а также данными по организации органов чувств, механизмам оплодотворения и особенностям дыхания насекомых.

4. В.Б. Чернышев (1997) обосновал гипотезу, согласно которой предки насекомых, похожие на ракообразных, могли освоить сначала прибойную зону морского берега. Перемещались они с помощью ударов брюшка о субстрат или поверхность воды, подобно современным щетинохвосткам *Archaeognatha*. Питались такие предки насекомых береговыми выбросами, содержащими растительную и животную пищу. По пищевой специализации это были потребители бактериально-водорослевых обрастаний, хищники и детритофаги. Автор считает маловероятной исходную палинофагию (питание пыльцой и спорами) древнейших насекомых и их обитание на древесной растительности до появления полета. Отсутствие предков насекомых в палеонтологической летописи объясняется невозможностью сохранения остатков организмов, обитающих в прибойной зоне.

5. По мнению А.П. Расницына (1976), первые насекомые были дендрофильными, они обитали на растительности, в том числе и на деревьях и питались их генеративными органами. Полету предшествовали прыжки с ветки на ветку, что спасало предков насекомых от хищников (хелицеровых, многоножек) и способствовало быстрому перемещению на другое кормовое растение. Кроме того, прыжки с ветки на ветку или падения могли значительно интенсифицировать процесс питания.

Таким образом, обоснование возможного экологического сценария становления насекомых тесно смыкается с взглядами на их возможного предка. Однако в целом, вне зависимости от того, какой из гипотез экологического перехода предков насекомых к жизни на суше отдать предпочтение, все они предусматривают развитие тагмозиса и необходимость значительной олигомеризации тела. Что касается связи экологических условий происхож-

дения насекомых и возможных предков последних, то вполне очевидна закономерность. Сторонники происхождения насекомых от трилобитообразных или ракообразных предков рассматривают в качестве первичной среды обитания насекомых водную среду, а сторонники происхождения насекомых от многоножкообразного предка в качестве такой среды рассматривают почвенный слой или близкие к нему субстраты.

Хотя энтомологам очевидны глубокие различия, существующие между первичнобескрылыми и крылатыми насекомыми, равно как и между скрыточелюстными и открыточелюстными насекомыми, достаточно долгое время формально они рассматривались в составе одной хорошо очерченной группы в ранге класса – **Insecta (= Hexapoda)**. Такой взгляд на макросистему насекомых сохранен и в недавно изданной монографии по историческому развитию насекомых (History of Insects, 2002):

Класс **Insecta** Linné, 1758 – Насекомые

Подкласс **Lepismatona** Latrelle, 1804 [= **Apterygota** Lang, 1888] – Первичнобескрылые насекомые]

Подкласс **Scarabaeona** Laicharting, 1781 [= **Pterygota** Lang, 1888] – Крылатые насекомые.

В качестве доказательств, свидетельствующих в пользу объединения шестиногих в один класс, приводятся синапоморфии (общие эволюционные изменения), которые свойственны как первичнобескрылым, так и крылатым насекомым (Kristensen, 1975). К числу таких синапоморфий относятся: 1) трехсегментный грудной отдел с первично шестичлениковыми конечностями; 2) сходное положение колена, которое представлено суставом, а не отдельным сегментом; 3) наличие церков; 4) срастание вторых максилл с образованием лабиума, или нижней губы. Расницын (1976) считает, однако, что все морфологические признаки шестиногих, указанные выше, являются не слишком надежными синапоморфиями. Шестиногость, как и шестичлениковость ног, вероятнее всего были приобретены независимо разными группами, а не унаследованы от общего предка. В частности, процесс олигомеризации числа конечностей широко распространен среди членистоногих, а три пары ног – это то минимальное количество, которое обеспечивает им быстрое передвижение. Вместе с тем, у

ногохвосток нога пятичлениковая и имеет нерасчлененный тибитарзус. Коленный сустав, кроме насекомых, имеется у скорпионов, лжескорпионов, фаланг, многих пауков и других членистоногих. Церки развиты и у многоножек *Symphyla*, но отсутствуют у *Protura* и *Collembola*. И, наконец, срастание вторых максилл с образованием лабиума характерно не только для *Hexapoda*, но и для *Symphyla*.

В последнее время многие авторы насекомых разделяют на два класса: класс **Entognatha** (энтогнатные, или скрыточелюстные) и класс **Ectognatha** (открыточелюстные, или Настоящие насекомые). При этом *Entognatha* рассматривается в качестве сестринской группы Настоящих насекомых. Таким образом, классы насекомых различаются по одному признаку – наличию скрыточелюстности (энтогнатности). У скрыточелюстных насекомых мандибулы и максиллы погружены в парные челюстные карманы, которые формируются путем срастания пары латеральных оральных складок с латеральными краями нижней губы и полностью размещены в головной капсуле. К скрыточелюстным относятся три отряда: бессяжечники (*Protura*), двухвостки (*Diplura*) и коллемболы, или ногохвостки (*Collembola*).

К классу открыточелюстных относят щетинохвосток *Machilodea*, чешуйниц *Lepismatodea* (ранее они объединялись с щетинохвостками в отряд *Thysanura*) и все отряды крылатых насекомых *Pterygota*. Щетинохвостки и чешуйницы объединены в подкласс *Apterygota* – первичнобескрылых. Таким образом, термин *Insecta* сейчас относится к одному из надклассов членистоногих. Н. Кристенсен предложил называть этот надкласс термином *Hexapoda*, сохранив название *Insecta* только за открыточелюстными насекомыми (Kristensen, 1981). Это предложение пока не получило официального признания и оба термина используются как синонимы.

Однако, еще ранее Д.М. Федотов (1966) также предложил повысить ранг *Insecta* (*Hexapoda*) до надкласса, выделив при этом два класса: Первичнобескрылых насекомых *Apterygota* (*Entognatha* и *Thysanura*) и Крылатых насекомых *Pterygota*. При этом он не придавал большого значения особенностям типа ротовых органов (эктогнатный или энтогнатный), считая этот признак недостаточно веским по сравнению со многими другими призна-

ками, в первую очередь – наличию или отсутствию крыльев. Однако, как отмечает Клюге (2000), скрыточелюстность является уникальной апоморфией Entognatha, не встречающейся больше ни в одной из групп членистоногих, что может служить формальным основанием для их выделения в отдельный класс.

Кроме того, некоторыми авторами (Шаров, 1959; Мельников, 1974; Расницын, 1976; Dallai, 1980) высказывались сомнения в близком родстве энтогнат (Entognatha) и насекомых (Insecta s. str.) в связи с существенными различиями их строения и онтогенеза. В частности, у энтогнат метатрохофорная стадия (одна из ранних стадий онтогенеза членистоногих) сегментирована гомономно, а у насекомых, ракообразных и хелицеровых, – гетерономно, т. е. метамеры эмбриона различаются по величине и степени развития. Это указывает на то, что в связи с ранней (задолго до выхода на сушу) дивергенцией энтогнат и насекомых эмбрионизации подверглись метатрохофоры, уже имевшие разное строение. Кроме того, у Myriapoda и Entognatha, в отличие от Insecta s. str., протоцеребрум занимает заднее положение относительно других отделов мозга из-за резкого изгиба переднего конца морфологической оси тела.

Вместе с тем, вышеназванные различия вполне укладываются в границы различий, возникающих при дивергенции столь крупных таксонов, как надклассы или классы. Но объединяющими признаками являются наличие трех тагм тела, трех грудных сегментов с тремя парами ног, сходство в организации многих внутренних систем и органов. Поскольку по очень многим признакам щетинохвостки (Machilodea) и чешуйницы (Lepismatodea) стоят ближе к Pterygota, чем другие первичнобескрылые, то они рассматриваются как группы, занимающие положение между Symphyla и Pterygota, а все другие первичнобескрылые являются боковыми ветвями филогенетической ветви Insecta (Федотов, 1966).

Таким образом, в настоящее время в макросистеме членистоногих насекомые занимают следующее положение:

- Тип **Arthropoda** Siebold et Stannius, 1848 – Членистоногие
- Подтип **Tracheata** Haesckel, 1866 – Трахейнодышащие
- Надкласс **Insecta** Leach, 1815 (= **Hexapoda** Blainville, 1816)
– Насекомые (= Шестиногие)

Класс **Entognatha** Stummer-Traunfels, 1891 – Скрыточелюстные насекомые

Класс **Ectognatha** Hennig, 1953 – Открыточелюстные, или Настоящие насекомые

Подкласс **Apterygota** Lang, 1888 – Первичнобескрылые

Подкласс **Pterygota** Lang, 1888 – Крылатые насекомые.

2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕГМЕНТАЦИИ

В последние годы с помощью методов молекулярной биологии и генетики выполнены работы по становлению в онтогенезе гетерономной сегментации тела насекомых и других групп членистоногих. Процесс сегментации, как и любой другой этап развития, контролируется сложной системой взаимодействующих регуляторных генов. Эти гены ответственны за пространственную организацию эмбриона, которая, в конечном итоге, и определяет организацию имаго.

Источниками развития сегментов в эмбриогенезе являются небольшие группы стволовых клеток, которые локализуются в определенных участках зародыша и таким образом его структурируют. Каждая из групп клеток характеризуется разными потенциями развития, имеет высокую степень детерминации и в дальнейшем формирует определенный регион сегмента – **ком-партмент**. Так как клетки одного поликлона собраны только в одном компартменте, то пространственно клетки разных компартментов не смешиваются, но заметных морфологических границ между компартментами нет. Установлено также, что в пределах компартмента осуществляется межклеточная коммуникация с помощью свободной диффузии сигнальных молекул (*морфогенов*); за пределы своего компартмента такие молекулы не проникают. Специфические адгезивные белки, содержащиеся в мембранах клеток, опознают свои и чужие клетки. Хотя биохимические границы между компартментами и имеются, они могут не совпадать с границами сегментов, поскольку количество компартментов больше количества сегментов. Так, на клопах *Oncopeltus* и мухах *Drosophila* показано, что каждый сегмент подразделен на

дорсальный и вентральный, а также передний и задний компартменты (Lawrence, 1981). У взрослого насекомого компартментом обычно обозначают участок тела, произведенный потомством одной группы клеток (Lawrence, 1978), хотя обычно компартменты могут не совпадать с отделами тела взрослого насекомого. В целом компартменты являются единицами для контроля размера и формы организма.

Компартменты можно рассматривать и в качестве своеобразных **модулей организации**, которые обнаруживаются от генетических систем до любых автономных систем более высокого уровня организации. Различают два основных типа модульных систем: онтогенетические и анатомические. Онтогенетические модули (преимущественно это группы генов), несмотря на их дискретность, упорядоченность пространственной локализации, наличия иерархической структуры и связей с другими модулями, характеризуются значительной лабильностью в онто- и филогенезе. В частности, эти модули способны к распаду или, напротив, объединению с другими модулями. Естественно, что функция таких модулей на разных этапах онтогенеза может меняться. Анатомические модули охватывают клеточные линии, ткани и органы (см.: Шаталкин, 2002).

С молекулярной точки зрения процесс сегментации включает несколько этапов, среди которых следует выделить биохимическую маркировку нескольких повторяющихся единиц, формирование у зародыша набора биохимических меток, который соответствует полному числу сегментов, приобретение сегментами специфического облика и возникновение тагм тела (Minelli, 1988). В основе биохимической маркировки лежит контакт разных клеток, между которыми формируется устойчивая граница. В частности, у *Drosophila* и других насекомых граница возникает между клетками, секретирующими белок *wingless* и белок *engrailed*. Только при тесном соседстве клеток, обладающих генами сегментации, поддерживается граница, при этом эти клетки не смешиваются (Akam, 1987, 1994). Принято считать, что такой механизм формирования границ между сегментами глубоко консервативен и свойствен большинству, а может и всем членистоногим. Свидетельством универсальности механизма сегментации членистоногих являются выявленные с помощью антител к белку

engrailed повторяющиеся сегментные полосы у ракообразных и насекомых из многих отрядов.

На примере генов, контролирующих сегментацию, подтверждается концепция «каскадного взаимодействия генов», определяющих программу развития организма (Серов, 2002).

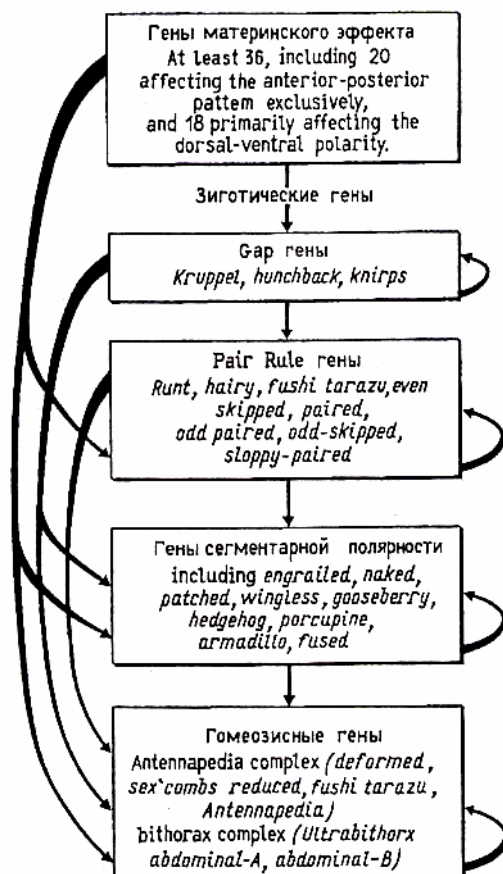


Рис. 2

Схема взаимодействия генов, контролирующих сегментацию *Drosophila* (по: Корочкин, 2002)

Согласно этой концепции продукты генов предшествовавших стадий развития активируют генные наборы последующих стадий или подавляют отдельные гены предыдущих стадий (рис. 2).

Сегментация развивающегося организма контролируется генами двух групп: **сегрегационными** и **гомеозисными**. Сегре-

гационные гены^{*}, или гены сегментации определяют число и последовательность сегментов вдоль переднезадней оси тела, и их экспрессия проявляется на самых ранних этапах эмбриогенеза, а гомеозисные гены определяют качественную специфичность сегментов (Корочкин, 1999). Наиболее детально гены обеих групп изучены у *Drosophila melanogaster*.

Итак, функция сегрегационных генов – детерминация числа сегментов организма. В этом процессе последовательно активируются и участвуют *гены материнского эффекта*, *Gap*-гены, *Pair-rule* гены и *гены сегментной полярности*. Экспрессия сегрегационных генов проявляется на самых ранних стадиях эмбрионального развития: *gap* генов – на стадии 10-11 цикла деления ядра, *pair-rule* генов – на стадии 11-12 ядерных делений, а *генов сегментной полярности* – на стадии 13 ядерного деления.

Гены материнского эффекта, или *гены полярности яйца* ответственны за формирование градиентов в яйцеклетке, что приводит к сегрегации ооплазмы. Так возникает асимметрия яйцеклетки, с которой собственно и начинается процесс пространственной организации будущего организма. Таким образом, цитоплазма еще неоплодотворенного яйца уже преддетерминирована для дальнейшего развития. Характерно, что в формировании полярности принимают участие не только гены яйцеклетки, но и гены окружающих ее фолликулярных клеток. Под влиянием этих факторов формируются два градиента – переднезадний и дорсо-вентральный, которые и создают своеобразную систему координат для эмбриональных клеток.

Формирование переднезаднего градиента ооцита обеспечивается системой генов, среди которых наиболее важными являются гены *bicoid* и *nanos*. Ген *bicoid* контролирует развитие переднего отдела организма дрозофилы, а ген *nanos* – заднего. Показано, что морфогены, или продукты гена *bicoid* формируют отчетливо выраженный переднезадний градиент, стабильность которого поддерживается активностью еще двух генов – *exuperantia*

^{*} За открытие и изучение сегрегационных генов Эд Льюис (Ed Lewis, США), Кристина Нюсслайн-Вольхардт (Cristine Nusslein-Volhardt, Германия) и Эрик Вишхаус (Eric Wieschaus, Германия) удостоены в 1995 г. Нобелевской премии.

и *swallow* (Корочкин, 2002). Свободной диффузии продуктов гена *bicoid* способствует синцитиальное строение зародыша на начальных этапах его развития. На заднем полюсе ооцита концентрируется РНК, которая синтезируется геном *nanos* фолликулярных клеток. При мутациях гена *bicoid* наблюдаются разные нарушения развития переднего отдела эмбриона, а при мутации гена *nanos* – заднего. Ген *hunchback*, активируемый белком гена *nanos*, также ответственен за формирование переднезаднего градиента ооцита, однако он активен не только в материнском, но и в зиготическом геномах.

Дорсо-вентральная полярность эмбриона контролируется системой генов, среди которых многие являются материнскими генами и расположены в фолликулярных клетках (*torpedo*, *pipe*, *nudel*, *windbeutel*) или в самом ооците (*spatzle*, *toll*, *pelle*).

И, наконец, имеются гены, среди которых основным является ген *torso*, контролирующие формирование терминальных структур несегментной природы – акрона и тельсона. Активация гена *torso* осуществляется продуктом гена *torsoless* фолликулярных клеток. Характерно, что формирование дорсо-вентральной полярности осуществляется как при формировании яйца, так и на стадии бластулы.

Продукты генов материнского эффекта стимулируют транскрипцию **зиготических сегрегационных генов**, в первую очередь **пробелформирующих GAP-генов**. Эти гены (*hunchback*, *Krüppel*, *knirps*, *giant*, *huckebein*, *tailless*) ответственны за формирование нескольких пространственных доменов. Свое название пробелформирующие гены получили в связи с тем, что при их мутации происходит выпадение сегментов, т.е. формируется пробел. Так, у *Krüppel*-мутантов отсутствуют грудные и передние брюшные сегменты, а у *knirps*-мутантов – задние брюшные сегменты.

Экспрессия следующих важных для сегментации сегрегационных генов – ***Pair-rule***, или **генов двухсегментной периодичности** – осуществляется под контролем как материнских генов *bicoid* и *nanos*, так и зиготических GAP-генов. Гены двухсегментной периодичности (*hairly*, *runt*, *paired*, *even-skipped* и др.) контролируют дальнейшее «деление» зародыша на домены, каждый из которых состоит из двух *парасегментов*. При этом в одном из

парасегментов ген активен, а в другом – нет. Поэтому при окраске на соответствующие белки последние обнаруживаются в семи полосках с периодичностью через одну неокрашенную полоску. **Каждый парасегмент соответствует задней части одного будущего сегмента и передней части следующего за ним сегмента.** Таким образом, хотя длина парасегментов соответствует длине будущих сегментов, но границы парасегментов сдвинуты относительно границ сегментов приблизительно на четверть длины последних. Допускается, что парасегментная метамерия является универсальной для всех членистоногих. По крайней мере, гены двухсегментной периодичности выявлены также у ракообразных и хелицеровых (Damen et al., 2000; Damen, 2002). Однако формирование парасегментов пока не доказано для кольчатых червей. Возможно, это связано с иными принципами сегментации их тела, близкими к первичной сегментации. Высказано мнение, что формирование парасегментов обеспечивает возможность дальнейшей функциональной специализации переднего и заднего отделов сегментов. Однако еще более важным является то, что на границах парасегментов инициируется развитие конечностей, в связи с тем, что именно в этих местах происходит взаимодействие устойчивых генетических систем (см.: Шаталкин, 2003). При нарушении функционирования генов *pair-rule* происходит утрата ряда сегментов. Формирование парасегментов проявляется рано у насекомых с длинной зародышевой полоской (у *Drosophila* на стадии синцитиальной бластодермы), а у насекомых с короткой зародышевой полоской (*Schistocerca*) большинство парасегментов формируется позднее. Показано, что у *Drosophila* формируется 14 парасегментов, но в два этапа: сначала образуется семь парасегментов, каждый из которых затем делится на два парасегмента (Minelli, 2001).

Белковые продукты *pair-rule* генов активируют гены сегментной полярности. Таким образом, экспрессия *gap*-генов и генов *pair-rule* имеет временный характер, но она важна для запуска следующего этапа эмбрионального развития – экспрессии генов сегментной полярности и гомеозисных селекторных генов.

Гены сегментной полярности ответственны за пространственную дифференцировку (паттерн) каждого отдельного дефинитивного сегмента и определяют границы последнего в преде-

лах парасегмента. Известно около 15 генов сегментной полярности (*engrailed*, *wingless*, *patched*, *fused* и др.). Область экспрессии генов сегментной полярности не выходит за границы парасегментов. Так, ген *engrailed* экспрессируется в передней части каждого парасегмента и определяет границу будущего сегмента.

Качественная специфичность сегментов, т.е. специализация, как самих сегментов, так и расположенных на них придатков, обеспечивается системой **селекторных гомеозисных (НОХ) генов**, которые осуществляют контроль над развитием каждого сегмента тела. Иными словами, быть ли данному сегменту грудным или брюшным, снабженным конечностями или лишенным их определяют гомеозисные гены. *НОХ*-гены также определяют развитие отдельных блоков клеток имагинальных дисков в строго определенные органы. Поскольку гомеозисные гены кодируют регуляторные белки, узнающие промоторы и энхансеры генов-мишеней, они, таким образом, контролируют основные процессы развития организма. Характерно, что каждый энхансер способен взаимодействовать со многими регуляторными белками.

В процессе эволюции происходит увеличение числа гомеозисных генов в связи с их способностью к дупликации и последующей дивергенции. У насекомых и других первичноротых происходят также дополнительные тандемные дупликации.

Свое название гомеозисные гены получили от термина «*гомеозис*», который ввел в научный обиход в 1894 г. У. Бейтсон для обозначения процесса развития одной сериальной анатомической структуры на месте другой, которая в норме размещается на другом сегменте. Например, еще в начале прошлого века наблюдали развитие у дрозофилы ноги на месте ампутированной антенны (мутация генов комплекса *Antennapedia*). Или другой пример – с мутацией гена *bithorax*. У дрозофилы при нарушении нормальной экспрессии гена, кодирующего развитие крыльев на среднегрудном сегменте, последний ведет себя как заднегрудной сегмент, т.е. на обоих сегментах груди формируются жужжальца. И напротив, если инактивировать ген *bithorax* в заднегрудном сегменте, то формируются две пары крыльев: одна пара – на среднегрудном сегменте, а другая пара – на заднегрудном (Гвоздев, 2001).

В отличие от сегрегационных генов гомеозисным генам присущ ряд особенностей. Во-первых, все гомеозисные гены не рассеяны по всему геному, а собраны в два кластера на небольшом участке 3-й хромосомы. Во-вторых, гомеозисным генам свойственна пространственная **колинеарность**, т.е. в хромосоме гены расположены в том же порядке, в котором размещаются зоны их экспрессии, т.е. контролируемые этими генами части вдоль переднезадней оси тела. Следствием линейного расположения генов на хромосоме является то, что формирование каждого парасегмента контролируется не только собственными генами данного сегмента, но и генами соседних сегментов. В частности, гены, контролирующие развитие задних сегментов могут подавлять экспрессию генов передних сегментов. Кроме того, экспрессия некоторых гомеозисных генов, например гена *Distal-less*, не ограничена границами клеточных клонов. Этот ген, контролирующий развитие ног и других придатков на сегментах насекомых, на более поздней стадии развития необходим и для формирования нормального паттерна крыльев (Gorfinkiel et al., 1997).

Однако наиболее важной особенностью гомеозисных генов является наличие в их составе короткого фрагмента, имеющего сходную последовательность 180 нуклеотидов. Эта консервативная нуклеотидная последовательность получила название **гомеобокса**, а последовательность из 60 аминокислот в кодируемых этими генами белках – **гомеодоменом**. С помощью гомеодомена гомеозисные гены связываются со специфическими участками ДНК в регуляторных областях других генов и таким образом влияют на транскрипционную активность последних (Холланд, Гарсия-Фернандес, 1996; Зарайский, 2001). Существенно то, что гомеобоксодержащие гены выявлены к настоящему времени не только у насекомых, но и у других организмов – губок, гидр, круглых червей, млекопитающих. Сейчас имеются основания считать, что *НОХ*-кластер в том или ином виде присущ всем многоклеточным животным.

Выше отмечалось, что многие гомеобоксные гены являются регуляторными, поскольку их продукты являются транскрипционными регуляторами морфогенетических процессов. Вследствие этого даже одиночная мутация в гомеобоксном гене вызывает нарушение экспрессии многих сотен генов, что и приводит, напри-

мер, к замене придатка одного сегмента на придаток другого сегмента (Знойко и др., 1999). Установлено, в частности, что замена серина в гомеодомене *paired* на лизин, характерный для гомеодомена *bicoid*, приводила к тому, что продукт гена *paired* связывался не со своими мишенями, а с мишенями *bicoid* (см.: Зарайский, 2001).

У *Drosophila* выявлено около 50 гомеозисных генов, которые сгруппированы в два комплекса – *Antennapedia* и *Bithorax*. Каждый гомеозисный ген контролирует развитие определенной структуры насекомого. Гены комплекса *Antennapedia* (*labial*, *proboscipedia*, *Deformed*, *Sex combs reduced* и др.) контролируют развитие и специализацию головных, а также грудных сегментов, а гены комплекса *Bithorax* (*Ultrabithorax*, *abdominal-A*, *Abdominal-B*) – грудных и брюшных сегментов. Общая схема экспрессии гомеозисных генов представлена на рисунке 3.

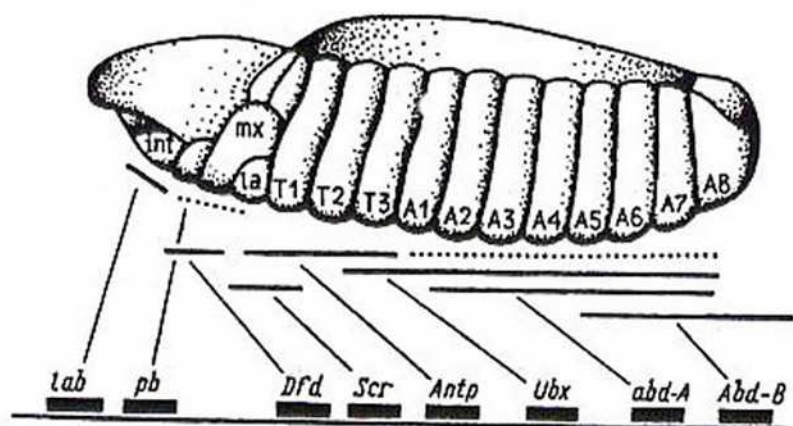


Рис. 3

Паттерн экспрессии гомеозисных генов дрозофилы. Обозначения: int, mx, la – сегменты головы, T1-T3 – сегменты груди, A1-A8 – сегменты брюшка, обозначения генов даны в тексте (по: Корочкин, 2002)

Итак, ген *labial* (*lab*) определяет развитие интеркалярного сегмента, хотя его название связано с тем, что при мутации этого гена наблюдается недоразвитие нижней губы насекомых. Область экспрессии этого гена значительно шире у хелицеровых и охватывает пять сегментов, первым из которых является сегмент педипальп. Ген *proboscipedia* (*pb*) у дрозофилы экспрессируется в

максиллярном и нижнегубном сегментах, однако у клопов его экспрессия в максиллярном сегменте выражена слабо. Ген *Deformed* (*Dfd*) определяет развитие мандибулярного, максиллярного и задней части интеркалярного сегментов. Сходная экспрессия этого гена обнаруживается и при анализе насекомых из других отрядов. Ген *Sex comb reduced* (*Scr*) обнаруживает активность от задней части максиллярного до передней части первого грудного сегмента. Ген *Antennapedia* (*Antp*) активен от нижнегубного до первого брюшного сегментов. Ген *Ultrabithorax* (*Ubx*) специфицирует развитие второго (только задней его части) и третьего грудного сегментов и восьми первых брюшных сегментов. Ген *abdominal-A* (*abd-A*) экспрессируется в первых восьми брюшных сегментах, а ген *Abdominal-B* (*Abd-B*) – в концевых сегментах брюшка и определяет развитие генитального аппарата.

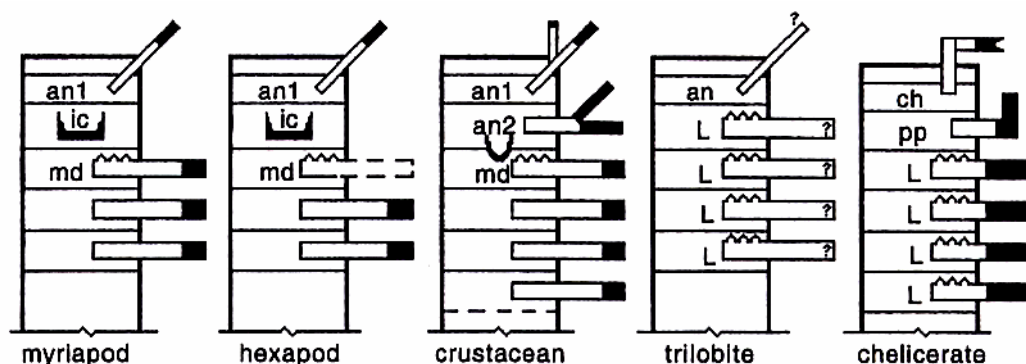


Рис. 4

Сравнение зон экспрессии (выделены черным цветом) гомеобоксного гена *Distal-less* в придатках головы разных членистоногих. Обозначения: an – антенна трилобита, an1 – антенна I, an2 – антенна II, ch – хелицера, ic – интеркалярный сегмент, L – нога, md – мандибула, pp – педипальпа (из: Schram, Jenner, 2001)

Поскольку следствием мутаций гомеозисных генов является изменение плана строения организма, то этот аспект привлек внимание филогенетиков и эволюционистов, поскольку появилась возможность генетической расшифровки конкретного морфотипа (Акам, 1998; Abzhanov, Kaufman, 2000, Шаталкин, 2002, 2003). Теоретически допускается, что изменение функции гомеозисных генов может быть следствием следующих событий: 1) из-

менения первичной структуры белка, кодируемого этим геном; 2) изменения пространственно-временного паттерна экспрессии гена; 3) изменения набора генов-мишеней; 4) эволюции первичной структуры и регуляторных связей генов-мишеней (Зарайский, 1999).

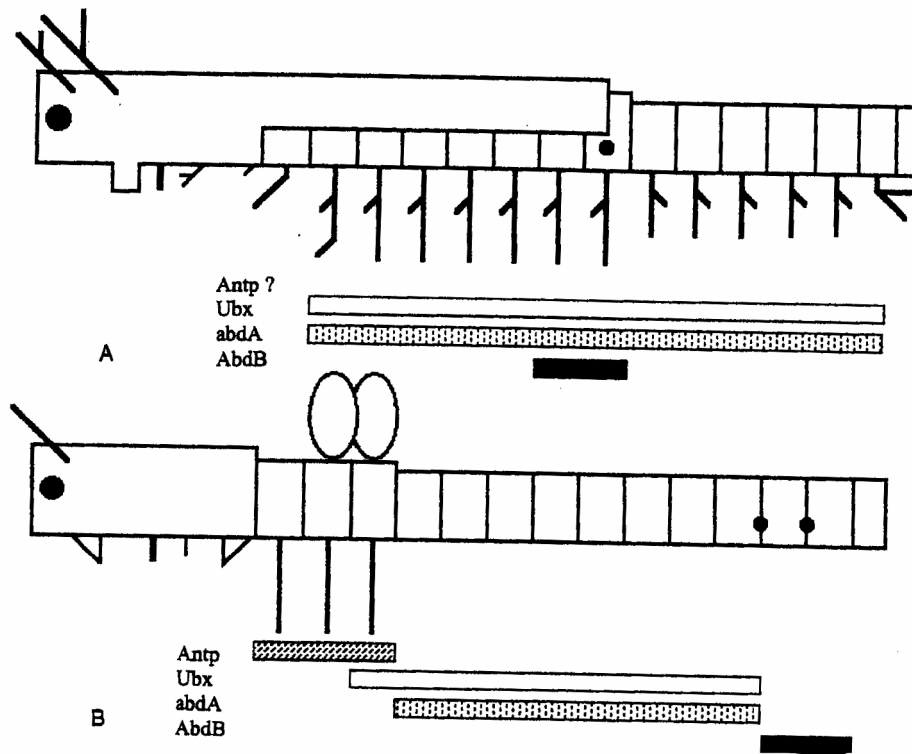


Рис. 5

Сравнение экспрессии *HOX*-генов у ракообразных (А) и насекомых (В). Обозначения: Antp – *Antennapedia*, Ubx – *Ultrabithorax*, abdA – *Abdominal A*, AbdB – *Abdominal B* (из: Schram, Jenner, 2001)

А.И. Шаталкин (2002, 2003) считает, что изменение *архетипа*, т.е. организма, рассматриваемого с точки зрения составляющих его эволюционно автономных частей, может быть вызвано изменениями в уровнях и последовательности экспрессии *Hox*-генов. И для такого мнения есть основания. Определение соответствия (гомологичности) сегментов в разных группах членистоногих проводится сравнением экспрессии достаточно консервативных генетических маркеров, какими, например, являются гены комплекса *Hox* (рис. 4 и 5).

В частности, исследованиями экспрессии *Нох* генов показано, что у жаброногих ракообразных (*Artemia*) экспрессия генов *Antennapedia*, *Ultrabithorax* и *Abdominal-B* происходит в области торакса, а у насекомых (*Drosophila*) ген *Antennapedia* специфицирует передне- и среднегрудной сегменты, ген *Ultrabithorax* – заднегрудной и прегенитальные сегменты брюшка, а ген *Abdominal-B* – только прегенитальные сегменты (рис. 5). Таким образом, становится очевидным, что торакс ракообразных *Artemia* генетически гомологичен всей прегенитальной области насекомых, т.е. сегментам груди и преабдомена, а брюшко этого рачка соответствует только постгенитальным сегментам брюшка насекомых (Averof, Akam, 1995).

Высказано предположение, что с гомеотическим переносом признаков связано развитие жужжалец у двукрылых и веерокрылых насекомых на разных грудных сегментах: у *Diptera* они развиваются на заднегрудном сегменте, а у *Strepsiptera* – на среднегрудном (Whiting, 1996).

Таким образом, если общая организация животных (оси, полярность структур, зародышевые листки и др.) обусловлена консервативными свойствами многих генов, то изменения раннего эмбриогенеза и организации тела базируются на мутациях и изменении функций генов, контролирующих развитие, в частности генов *НОХ*-кластера.

Вместе с тем, поскольку изменения в гомеотических генах и гомеобоксах могут вызвать морфологические сальтации (скачкообразные преобразования), вновь обсуждается вопрос о роли таких сальтаций в эволюции организмов, периодически возникающий после работ В. Ваагена, О. Шиндевольфа, Г. де Фриза и др. Как считает Татаринов (2003), хотя концепция «многообещающих уродов», соединенная с данными о гомеотических генах и гомеобоксах, и поддерживается многими генетиками, она, тем не менее, не находит пока широкого одобрения среди зоологов.

Конечно, такие свойства гомеозисных генов как расширение области их экспрессии, изменение некоторыми генами своей функции после дупликации (их дивергенция), утрата некоторыми из них гомеозисной функции создают обширную и достаточно лабильную генетическую базу для эволюции организмов. Но при этом снижается надежность гомеозисных генов как маркеров

сегментов или их частей при попытке использования таких данных в филогенетических реконструкциях. А такое свойство гомеозисных генов как возможность экспрессии сходных комплексов гомологичных генов в негомологичных структурах способно и вовсе выбить почву из-под ног филогенетика.

3. МЕТАМЕРИЯ НАСЕКОМЫХ

При решении проблемы филогении и эволюции членистоногих нельзя обойти вниманием такую закономерность как единство плана их строения. Под планом строения понимается совокупность общих особенностей строения и взаиморасположения основных систем органов, сформировавшихся в ходе их взаимодействия. План строения членистоногих определяется характером расчленения тела, соответствием дефинитивных тагм группам ларвальных и постларвальных сегментов, особенностями процесса цефализации.

По своей общей организации насекомые, как и другие членистоногие, являются метамерными организмами, и эта метамерия восходит, по-видимому, к метамерии аннелид. У последних метамерия возникла в связи с упорядоченным расположением мускулатуры, вызвавшим деление единого целома (вторичной полости тела) на сегменты[•].

Метамерия животных – один из наиболее общих принципов архитектоники – представляет собой особый вид симметрии и выражается в повторяемости сходных частей в направлении продольной оси тела. Метамерия дает большие возможности для разнообразной специализации метамеров и является основой для разностороннего развития членистоногих. Как отмечалось выше, морфологические различия, возникающие у метамеров тела, определяются генами-селекторами, которые кодируют транскрип-

[•] Первоначально сходные части организма называли *сегментами*, или *сомитами*, а термин *метамеры* применялся только в отношении сегментов эмбриона. Впоследствии, некоторые авторы метамерами стали называть и сегменты организма на постэмбриональных стадиях развития. Термин *артромеры* для обозначения сегментов тела членистоногих не прижился.

цию факторов, определяющих идентичность или специфичность сегментов.

Как отмечал Беклемишев, в связи с дифференциацией сегментов между ними возникают различия, но последние ведут к усилению взаимной зависимости сегментов и к возрастанию единства целого организма. Особое значение приобретает изучение метамерии и специализации сегментов у членистоногих для выяснения их проморфологии, онтогенеза и филогенетических отношений.

Как возникла метамерия? По этому вопросу имеется несколько точек зрения, более подробно рассмотренных Беклемишевым (1964). В частности, П. Бенеден (Beneden, 1849) обосновал стробилиярную теорию происхождения метамерии, согласно которой метамерия возникает как не доведенные до конца поперечные деления организма. По гипотезе К. Ланга (Lang, 1881) возникновение метамерии связано с приспособлением к червеобразному движению, возникшее сначала у турбеллярий, а затем и у кольчатых червей. А. Седжвик (Sedgwick, 1884) выводит метамерию из цикломерии (= антимерии) кишечнополостных, у которых радиально расположенные антимеры (т.е. симметрично подобные друг другу части) при растяжении рта преобразуются в метамеры.

Различают метамерию *гомономную* и *гетерономную*. По мнению Беклемишева (1964), метамерией в геометрическом смысле слова является только гомономная метамерия. У многих членистых животных метамерия гомономная, поскольку метамеры сходны друг с другом по всей длине тела. При гетерономной метамерии наблюдается определенная дифференциация метамеров, они не полностью сходны друг с другом, однако имеют общий план строения. Например, при сравнительно-анатомическом анализе многоножек отчетливо прослеживается процесс смены первоначальной гомономной сегментации туловища гетерономной сегментацией (Беккер, 1966). У насекомых имеются различия в строении и функции сегментов тела и поэтому их метамерия, безусловно, гетерономная. Диверсификация сегментов тела происходит в связи с независимым их изменением и, следовательно, сегменты могут рассматриваться как полуавтономные, но не исключительно модульные системы (Williams, Nagy, 2001).

Гетерономность метамерии многих животных, в том числе и членистоногих, выражается, прежде всего, в организации постэмбриональных стадий (личинок, нимф, имаго). Именно на этих стадиях развития членистых животных гетерономность метамерии проявляется наиболее явно при сопоставлении строения сегментов тела. Например, по закладке и строению их передние головные сегменты отличаются от других сегментов тела, в том числе и от сегментов, вторично вошедших в состав головы.

Как отмечалось выше, в процессе эмбриогенеза сегментация насекомых осуществляется в период между стадией бластодермы и стадией ранней зародышевой полоски. Как происходит сегментация после формирования зародышевых листков, то есть, имеет ли место какая-либо очередность процесса сегментации последних? Есть данные о том, что процесс сегментации у зародыша таракана *Blattella germanica* затрагивает сначала эктодерму, а затем и мезодерму, которая, распавшись на отрезки, формирует парные целомы. У других насекомых, в частности *Tenebrio molitor*, напротив, сегментация мезодермы происходит до сегментации эктодермы. Наконец, имеются данные об одновременной сегментации обоих зародышевых листков (Иванова-Казас, 1981).

Сегменты членистоногих двоякие: большинство членистоногих имеют простые сегменты с одной парой конечностей, в то время как у Myriapoda (Diplopoda, Paupoda, Chilopoda, Symphyla) обнаруживаются и **диплосегменты** (*не путать с парасегментами!*). Диплосегменты снабжены либо двумя парами ног (хилоподы, пауроподы, диплоподы), либо имеют по два тергита (некоторые Chilopoda). Феномен диплосегментности вызван особенностями механизма морфогенеза членистоногих, в частности регуляцией этого процесса гомеотическими генами (Peifer, Bender, 1987; Vachon et al., 1992).

Гетерономная метамерия бывает первичной и вторичной. **Первичная гетерономная метамерия** проявляется уже в эмбриогенезе. На это впервые обратил внимание известный морфолог и эмбриолог, профессор Ленинградского университета П.П. Иванов (1944), обосновавший теорию **первичной гетерономной метамерии, или теорию ларвальных сегментов**. По этой теории сегменты тела животных изначально неравноценны, по-

сколько существуют две группы принципиально различных по происхождению сегментов – ларвальные и постларвальные, различающиеся по способу своего формирования. *Ларвальные*, или первичные сегменты формируются в результате деления зачатка единого *ларвального тела*, а *постларвальные*, или вторичные сегменты, образуются из *зоны роста* эмбриона. При этом сначала у эмбриона формируются ларвальные сегменты, а постларвальные сегменты образуются всегда позже ларвальных в зоне, расположенной перед хвостовой лопастью (анаморфный способ развития).

Зона роста, для которой характерно интенсивное деление клеток, формируется за счет остатков личиночной мезодермы и вследствие этого у постларвальных сегментов сначала формируется мезодерма, а затем и эктодерма (у ларвальных сегментов – наоборот). Возможно, что именно эти различия наблюдали исследователи при анализе очередности сегментации зародышевых листков у разных насекомых. Вновь формирующиеся сегменты отделяются впереди от зоны нарастания и, следовательно, непосредственно перед этой зоной размещены наиболее молодые постларвальные сегменты.

Таким образом, ларвальное тело разбивается на две части зоной роста постларвальных сегментов и, следовательно, формируются так называемые передние и задние ларвальные сегменты. Передние ларвальные сегменты формируются все одновременно еще до начала роста зародыша в длину, а постларвальные – постепенно, один за другим, с началом роста зародыша.

Другим важнейшим признаком гетерономии сегментов *Articulata* является **формирование зачатков гонад только постларвальными сегментами** и, следовательно, только постларвальные сегменты являются половыми сегментами. Высказано предположение, что у предков *Articulata* зона роста постларвальных сегментов первоначально была зоной почкования новых особей полового поколения (Шаров, 1965). В ларвальных сегментах гонады никогда не формируются, вне зависимости от того, где они расположены – в передней или задней части зародышевой полоски. В ларвальных сегментах отсутствуют также целомодукты. Вместе с тем, как известно, половая функция сохраняется не у всех постларвальных сегментов, часть из них гонад не формиру-

ют, что следует рассматривать в качестве вторичной утраты некоторыми постларвальными сегментами этой функции. Но в ряде случаев сохранились выводные пути половых продуктов – целомодукты, хотя их функцией стала экскреция.

Свое название ларвальные сегменты получили в связи с тем, что только из этих сегментов сформировано тело олигомерных (малосегментных) водных личинок у ряда животных, например трохофоры аннелид, науплиуса ракообразных или протасписа трилобитов. В частности, в состав тела науплиуса входят акрон, два ларвальных сегмента и хвостовая лопасть. Личинка трилобитов – протаспис – состояла из головы и анальной лопасти, то есть четырех ларвальных сегментов, а туловищные сегменты отсутствовали. Не вызывает сомнения соответствие организации протасписа трилобитов, метатрохофоры кольчатых червей и свободноплавающего науплиуса ракообразных. Только после полного формирования личиночного тела в ходе анаморфоза возникают новые сегменты в области зоны роста у анального сегмента. Однако у многих водных и всех наземных первичноротых нет личинок, тело которых состояло бы только из ларвальных сегментов, то есть у них отсутствует ресничная личинка. Первичная личинка (трохофора, метатрохофора) глубоко эмбрионизована, поскольку уже в эмбриогенезе происходит дифференциация вторичных, постларвальных сегментов. Среди рецентных членистоногих процесс эмбрионизации ранее свободноживущей стадии онтогенеза можно наблюдать только у ракообразных. У одних ракообразных имеется науплиус – расселительная личинка, а у других – эта стадия онтогенеза уже поглощена эмбриогенезом. У насекомых только из ларвальных сегментов состоит зародыш, напоминающий на этой стадии своего развития *метатрохофорную* стадию (рис. 6). Это согласуется с ранее высказанным мнением Вебера (Weber, 1952), что стадия короткой зародышевой полоски многих примитивных групп *Atelocerata* сформировалась в результате эмбрионизации метатрохофорной стадии онтогенеза.

Как подчеркивает Иванов, тело личинок наземных олигохет и членистоногих, которое состоит как из ларвальных, так постларвальных сегментов, не вполне соответствует телу личинок, например полихет, состоящих только из ларвальных сегментов. Таким образом, у членистоногих и олигохет первичная гетероно-

мия сегментов тела обнаруживается только в онтогенезе и не связана с морфофункциональными особенностями дефинитивного организма. Функциональная специализация сегментов происходит независимо от способа их образования.

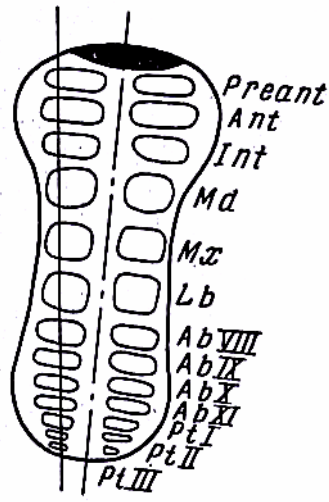


Рис. 6

Схема сегментации эмбриона термита на стадии метатрохофоры (все сегменты ларвальные). Обозначения сегментов: *Preant* – преантеннальный, *Ant* – антеннальный, *Int* – интеркалярный, *Md* – мандибулярный, *Mx* – максиллярный, *Lb* – лабиальный, *Ab VIII-Ab XI* – брюшные, *Pt I-Pt III* – проктодеальные (по: Мельников, 1974а)

В ряде групп порядок появления в ходе онтогенеза ларвальных сегментов может различаться. Например, среди многоножек у *Paucipoda* первым появляется антеннальный сегмент, у *Symphyla* – лабиальный, у *Diplopoda* – лабральный и антеннальный. Нарушение порядка обособления сегментов в ряде групп членистых послужило основанием для некоторых авторов усомниться в концепции двойственной метамерии *Articulata* (Manton, 1949; Anderson, 1959). Однако, как считает Шаров (1965), те немногие примеры нарушения в порядке появления ларвальных и постларвальных сегментов, вероятнее всего, вызваны процессами эмбрионизации и цефализации, столь характерными для этих групп. К тому же, двойственная метамерия находит подтверждение и в современных работах по генетической детерминации формирования сегментов.

Хотя открытие Ивановым дуализма состава тела сегментированных животных – наличия ларвальных и постларвальных сегментов – является крупнейшим достижением прошлого столетия в зоологии и эмбриологии животных, некоторые стороны этого явления остаются неясными и по сию пору. В частности, у насекомых различают короткую, промежуточную и длинную зародышевые полоски. Установлено, что у насекомых с длинной зародышевой полоской (*Drosophila*) все сегменты формируются уже на стадии бластодермы, в то время как у насекомых с короткой зародышевой полоской (саранчовые) только сегменты головы формируются на стадии бластодермы, а остальные сегменты образуются последовательно из зоны роста после гастрюляции (Davis, Patel, 2002). Следовательно, только последние сегменты могут рассматриваться в качестве постларвальных. Интересна выявленная закономерность: длинные зародышевые полоски чаще встречаются в отрядах насекомых, в яйцевых трубках которых имеются специализированные питающие клетки (мероистические овариолы), т. е. преимущественно у насекомых с полным превращением. Предстоит выяснить, свидетельствует ли этот факт о тенденции постепенного изживания у высших представителей первичноротых двойственной природы сегментации (что маловероятно!), или речь может идти только о достаточно резком смещении процесса формирования постларвальных сегментов на стадию бластулы. Но, но в таком случае утрачивается ведущая роль мезодермы в процессе сегментации.

Возникает вопрос, постоянно ли число передних ларвальных сегментов у членистоногих, а если нет, то может ли оно дать информацию для характеристики филогенетических отношений среди разных групп членистоногих? В первых работах по этому вопросу авторы действительно констатировали разное число передних ларвальных сегментов в разных группах членистоногих. Так, по данным Иванова (1945) у ракообразных имеется два передних ларвальных сегмента, у трилобитов, меростомовых и паукообразных – четыре, а у многоножек и насекомых – пять. При этом Иванов не относил антенны трахейных к конечностям. На наличие пяти ларвальных сегментов у трилобитов и трахейных указывал Федотов (1966). Беклемишев (1944, 1952) также не рассматривал антеннулы раков и антенны других членистоногих в

качестве производных конечностей, однако, по его мнению, у паукообразных и трахейных имеется только четыре ларвальных сегмента. При этом в дальнейшем развитии все ларвальные сегменты вошли в состав головы. По мнению Ивановой-Казас (1981), у многоножек и насекомых число ларвальных и постларвальных сегментов может варьировать. Таким образом, очевидно, что разное число ларвальных сегментов, насчитываемых разными исследователями, связано с отсутствием каких-либо единых критериев, по которым определялись бы различия между ларвальными и постларвальными сегментами. Данные о разном числе ларвальных сегментов у членистоногих долгое время служили достаточно веским аргументом в пользу полифилетического состава *Arthropoda*, поскольку допускалось, что в случае монофилии все членистоногие должны обладать одинаковым числом ларвальных сегментов, унаследованным ими от единого предка.

Однако, как показали более поздние морфологические и эмбриологические исследования, трилобиты, ракообразные, хелицеровые, многоножки и насекомые действительно обладают одинаковым числом передних ларвальных сегментов – шестью (Мельников, 1974а). Последовательность расположения этих сегментов у *Arthropoda* следующая: 1) преантеннальный (= I прехелицеральный, лабральный); 2) антеннулярный (= II прехелицеральный, I антеннальный); 3) антеннальный (= хелицеральный, интеркалярный); 4) мандибулярный (= педипальпальный); 5) максиллярный (= I-ой пары ног у хелицеровых); 6) II максиллярный (= II-ой пары ног у хелицеровых; = постмаксиллярный = лабиальный).

Число передних ларвальных сегментов у *Onychophora* отличается от такового членистоногих и равно пяти. В отличие от стабильного числа передних ларвальных сегментов членистоногих, у аннелид наблюдается разное число этих сегментов. Ключе (2000) полагает, что изменение числа ларвальных сегментов могло происходить и у морских предков неполноусых, которые, вероятно, имели водную личинку.

Характерно, что если у личинок, состоящих только из ларвальных сегментов, последние (других ведь нет) являются ведущими в дальнейших морфофункциональных процессах формирования тела, то у многих пресноводных и наземных первичноро-

тых ведущая функция переходит к постларвальным сегментам, дающих многие органы мезодермального происхождения.

4. СЕГМЕНТАЦИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ НАСЕКОМЫХ

В связи с большой ролью конечностей в формировании головы насекомых и особенно ротовых придатков необходимо более детально рассмотреть их строение.

В настоящее время считается твердо установленным факт сериальной гомологии всех вентральных придатков тела членистоногих. Как отмечалось выше, развитие тех или иных конечностей (антенн, ног, генитальных и анальных придатков) зависит от разных гомеозисных генов. Установление границ между члениками ног осуществляется под контролем Notch-рецептора (Rauskolb, 2001). Особенно большое значение в развитии конечностей имеют гены *extradenticle*, *dachshund* и *Distal-less*, которые определяют развитие соответственно проксимального, срединного и дистального отделов (Cohen, 1990). Установлено, что при отсутствии (выключении) гена *Distal-less* у насекомых формируется ногоподобный придаток, который состоит только из двух члеников: проксимального членика и дистального тарзуса с пятью субчлениками и коготком (Casares, Mann, 2001). Это указывает на то, что предок насекомых мог иметь менее расчлененные конечности по сравнению с ногами рецентных и ископаемых насекомых.

Генерализованный придаток членистоногих состоит из базального членика (коксоподита) и дистального (телоподита). Такое исходное деление конечности на два отдела, впервые предложенное Снодграссом (Snodgrass, 1935) на основе сравнительно-морфологических данных, недавно нашло подтверждение в генетических исследованиях (Dong et al., 2001). Конечности наиболее древних ископаемых членистоногих (трилобиты, ракообразные) уже были полностью расчленены (рис. 7). Теоретически допускается, что все членики конечности могут нести два выроста: наружный (экзит) и внутренний (эндит), хотя такое строение конечностей пока не выявлено даже у ископаемых видов. У многих членистоногих (трилобиты, ракообразные) оба выроста сохраня-

ются только на коксоподите и называются соответственно гнато- базой (эндит) и боковым отростком (экзит = эпиподит), а на члениках телоподита боковые выросты редуцируются. Среди наземных членистоногих эпиподиты выявляются в качестве придатков на коксах брюшных ног *Machilis* и называются грифельками.

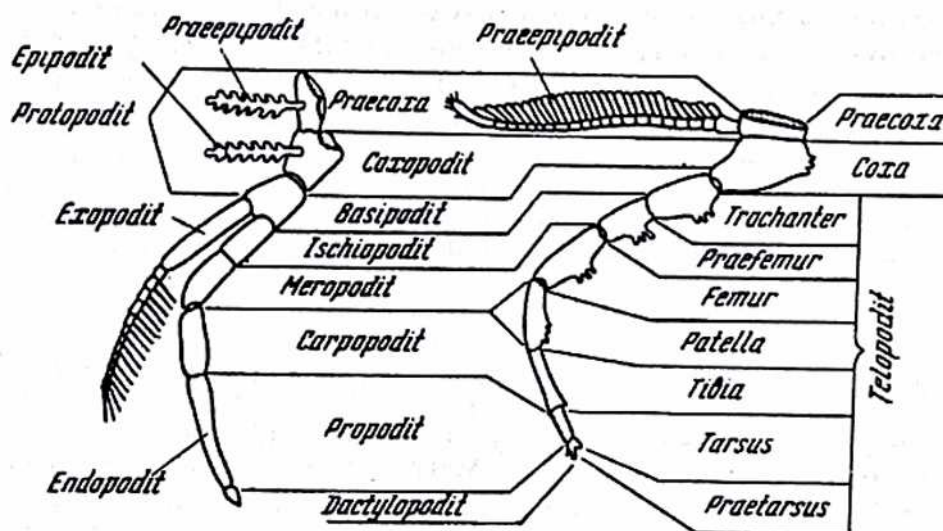


Рис. 7

Сравнительное строение конечностей туловища ракообразных (слева) и трилобитов (из: Беклемишев, 1964)

Весьма часто гомология частей ротовых придатков членистоногих проводится на основании сравнения их строения с таковым ног рецентных видов. Однако пока остается невыясненным вопрос, какой состав имели конечности членистоногих в процессе цефализации. Возможно, что конечности сегментов, вошедших в состав головы, могли не иметь еще полного разделения на членики, которые наблюдается у ископаемых или рецентных видов. Известно, что конечность (нога) рецентных насекомых состоит из следующих члеников: тазика (*coxa*), вертлуга (*trochanter*), бедра (*femur*), голени (*tibia*), лапки (*tarsus*) и предлапки (*praetarsus*). У рецентных членистоногих коленный членик – пателла (*patella*) имеется у хелицеровых и размещается между бедром и голенью. У ракообразных, многоножек и насекомых (поденки, стрекозы) пателла сливается с голенью, а у *Protura* она сохраняется в виде небольшого полукольца. Если выводить конечности членистоногих от исходного придатка, состоявшего из коксоподита и тело-

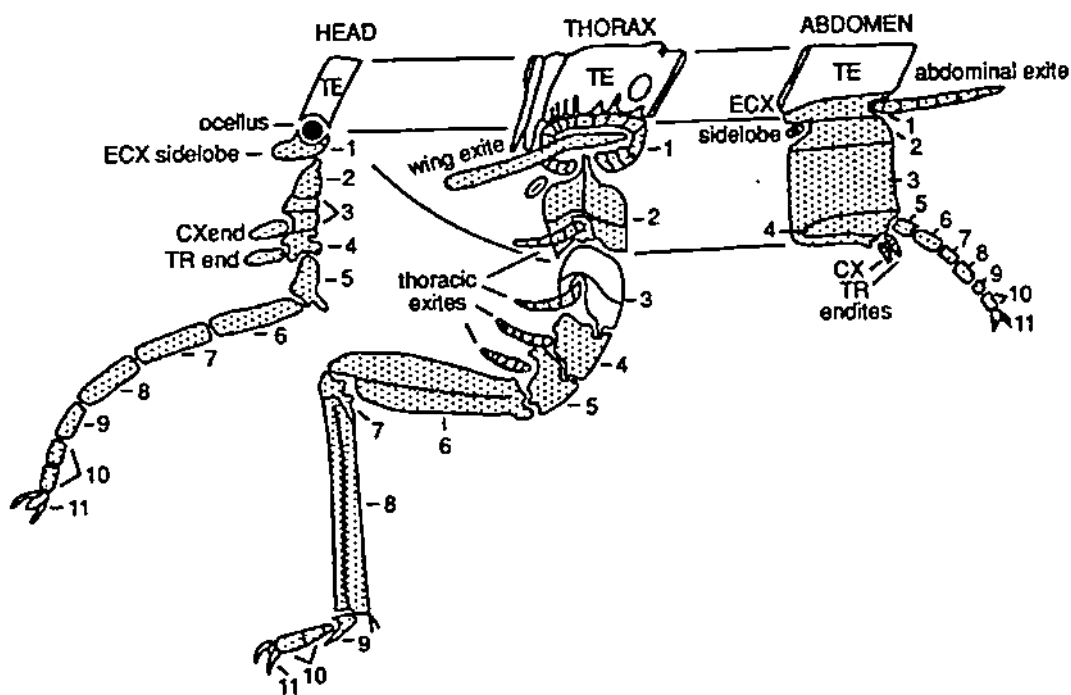


Рис. 8

Сегментация конечностей разных тагм пермских Diaphanopteroidea.
 Обозначения: CX end – эндит коксы, ECX – эпикокса, ТЕ – тергит, TR end – эндит трохантера, 1 – эпикокса, 2 – субкокса, 3 – кокса, 4 – трохантер, 5 – предбедро, 6 – бедро, 7 – пателла, 8 – голень, 9 – базитарзус, 10 – эутарзус, 11 – посттарзус (= претарзус с двумя коготками);
 (по данным Kukulová-Peck, 1992; из: Shear, 1992)

подита, то прослеживается следующая картина формирования члеников ноги насекомых: коксоподит разделяется на коксу и плейрит (последний входит в состав стенки тела), а все остальные членики ноги образуются путем расчленения телоподита. Однако, на основе оценки экспрессии генов, ответственных за сегментацию конечностей, по крайней мере, у *Drosophila*, вертлуг относится к проксимальному компартменту, т.е. к коксоподиту (Dong et al., 2001), а не к телоподиту, как это считалось со времен работ Снодграсса. В связи со специализацией конечностей может происходить вторичное расчленение или слияние отдельных члеников ног. Возникает вопрос, является ли исходной такая расчлененность ноги насекомых, или она могла быть и иной?

Анализ пермских видов Diaphanopteroidea (Paleodictyopteroidea) свидетельствует о более значительном расчленении конечностей этих древних насекомых (рис. 8). В частности, в составе конечности выявлены, по меньшей мере, 11 члеников (от основа-

ния к вершине): эпикокса (*epicoxa*), субкокка (*subcoxa*), тазик (*coxa*), вертлуг (*trochanter*), предбедро (*praefemur*) (второй вертлуг), бедро (*femur*), пателла (*patella*), голень (*tibia*), базитарзус (*basitarsus*), эутарзус (*eutarsus*) (с двумя субчлениками), посттарзус (*post-tarsus*) (= *praetarsus* с двумя коготками) (Kukalova-Peck, 1992). Базитарзус вместе с субчлениками эутарзуса называется также *tarsus* или «тарзальным члеником». Эпикокса и субкокка в грудных сегментах полностью вошли в состав стенки тела. Субкокка, кокса, трохантер и два эндита – коксальный и трохантеральный соответствуют коксоподиту в ротовых придатках (клипеолабрум, мандибулы, максиллы, нижняя губа), гениталиях (гонококсит) и церках, а остальные членики от предголени до посттарзуса включительно – соответствуют телоподиту и выражены в щупиках ротовых придатков, брюшных ножках, гоностилях и церках.

Таким образом, если сравнивать конечность грудного сегмента ископаемых *Diaphanopteroidea* с ногой большинства отрядов рецентных насекомых, и при этом не учитывать членики, которые вошли в состав стенки тела, то основные различия в строении ног сравниваемых таксонов заключаются в наличии у *Diaphanopteroidea* предбедро (второго вертлуга) и пателлы, однако расчленение лапки на вторичные членики выражено слабее. Что касается принадлежности трохантера к коксоподиту, то это мнение спорное; большинство авторов рассматривает его как производное телоподита.

Конечно, при интерпретации палеонтологического материала всегда имеется опасность принять поверхностную неполную расчлененность за полную. К тому же, если столь сильная расчлененность конечностей древнейших насекомых и имела место, то она была отброшена эволюцией из-за несовершенства механических свойств такой конечности.

5. СЕГМЕНТНЫЙ СОСТАВ ТАГМ

В основе *вторичной гетерономии* тела членистоногих лежат, по крайней мере, три процесса: 1) вторичная сегментация их

туловища; 2) процесс гетеросегментации туловища; 3) формирование тагм.

Внешняя сегментация тела членистоногих, как известно, не совпадает с сегментацией кольчатых червей. Сегментация членистоногих *вторичная* и она возникла в связи с процессом артроподизации предка, т.е. развитием мощного наружного скелета. Это, в свою очередь, вызвало необходимость развития мускулатуры в каждом сегменте, прикрепление которой к покровам осуществлялось в области первичных межсегментных сочленений. Вследствие этого эти места сильно склеротизовались и превратились в плотные межсегментные пластинки – фрагмы. А для придания подвижности сегментам сформировалось новое сочленение в задней части сегмента. При этом задняя часть впередилежащего сегмента из-за неподвижности фрагмального шва слилась с передней частью следующего за ним сегмента. Таким образом, по своему происхождению каждый сегмент туловища членистоногого является двойственным: он состоит из неравных по длине частей двух первичных сегментов. Но мы уже рассматривали такой принцип расчленения, когда речь шла о формировании у эмбрионов парасегментов под контролем *pair-rule* генов (см. раздел «Молекулярно-генетические основы сегментации»). Возможно, что формирование парасегментов в эмбриогенезе рецентных животных является рекапитуляцией процесса первичной сегментации древнейших членистых, у которых он одноэтапный, т.е. сегменты формируются сразу.

Процесс *гетеросегментации* туловища наиболее детально изучен на примере многоножек (Беккер, 1966). Он заключается в том, что из первоначально однообразных сегментов туловища одни сегменты сохраняют свое обычное строение, а другие, с ними чередующиеся, претерпевают сильные регрессивные изменения. При этом полноценный сегмент, разрастаясь, может распространиться и на редуцирующийся сегмент, что приводит к несоответствию, например, числа сегментов и числа их тергитов или стернитов. Так, у *Symphylella vulgaris* 10 туловищных сегментов обладают 14 тергитами. Примеры несоответствия числа тергитов и стернитов можно найти и среди рецентных насекомых; у прямокрылых видимых стернитов 7-8, а тергитов – 10. Процесс гетеросегментации идет в определенной последовательности: подав-

ление передним сегментом последующего сегмента начинается с области тергитов и заканчивается в стеральной области. Беккер рассматривает гетеросегментацию как способ, которым осуществляется последовательное сокращение числа туловищных сегментов, приведшее к формированию олигомеризованного туловища высших трахейнодышащих – насекомых. В пользу такого заключения Беккера могут свидетельствовать и палеонтологические данные: наличие гетеросегментации у ископаемых эвтикарциноидов, о которых речь шла выше в связи с происхождением насекомых.

В основе *тагмозиса* лежит функциональная дифференциация сегментов и формирование ими тагм (*tagmata*). В анатомии членистоногих тагмами называются функционально объединенные и в связи с этим морфологически и морфогенетически обособленные группы сегментов, составляющие членистое тело. Тагмы, формирующиеся вследствие региональной дифференцировки и объединения или даже слияния сегментов, являются высшими конструктивными единицами тела членистых животных, определяющими их план строения. Вследствие этого тагмы, как и любые другие конструктивные единицы организма, способны как к интеграции, так и к распаду или редукции. В процессе интеграции первоначально гомономное тело подвергается дифференцировке, затем происходит слияние сегментов в тагму, и при этом могут утрачиваться следы метамерности в пределах тагмы. В отличие от диплосегментов, хорошо выраженных у *Mylaroda*, тагмы не имеют серийных гомологов, т.е. они не повторяются.

Основными тагмами членистоногих являются голова (*caput*), грудь (*thorax*) и брюшко (*abdomen*), но если голова и грудь не обособлены, то формируется головогрудь (*cephalothorax*), а если не обособлены грудь и брюшко, то такая тагма называется туловищем (*corpus*). Расшифровка метамерного состава тагм ряда членистоногих, например клещей, возможна только при применении хетологического анализа. Характерно, что если сформируется только одна тагма, то остальные сегменты приобретают статус второй тагмы тела, независимо от степени их интеграции друг с другом. При формировании тагм и подвижного сочленения между ними может происходить частичная или даже

полная редукция сегментов, расположенных на границе двух тагм.

В большинстве случаев интеграция сегментов в тагмы происходит в направлении от головы к каудальному отделу. У насекомых это выражается в большем слиянии сегментов в пределах передних тагм. Кроме этого процесса наблюдается также присоединение отдельных сегментов соседней тагмы к более интегрированной и лежащей спереди тагме; например, в вычленении из переднегрудного отдела Hymenoptera части сегмента и его функциональное объединение с головой. Следствием этого процесса является приобретение большей свободы конечностями, необходимой для постройки сот или гнезд. Другим примером может служить модификация строения грудного и брюшного отделов у некоторых Hymenoptera.

Рассмотрим последовательно сегментный состав трех хорошо дифференцированных тагм насекомых.

Голова. Сегментный состав головы насекомых привлекает внимание многих авторов, поскольку она – наиболее глубоко преобразованная тагма тела членистоногих. Расшифровка сегментного состава головы может дать богатый материал для понимания хода эволюции членистоногих, а также тех процессов преобразования сегментов, которыми сопровождалось ее формирование.

Общепринято считать, что голова членистоногих, в том числе и насекомых, состоит из предротового отдела и нескольких, вошедших в ее состав туловищных сегментов, в вопросе о числе которых мнения разных авторов расходятся. Следовательно, по своему происхождению голова насекомых сегментирована, но эта сегментация давно утрачена вследствие тесного слияния сегментов, происшедшего в результате цефализации. В процессе цефализации предковых форм предротовой отдел слился с несколькими передними сегментами тела, конечности которых превратились в придатки (например, антенны), несущие сенсорные органы. Так сформировался *процефалон* – область головы, расположенная перед мандибулярным сегментом. Об ином характере формирования и эволюции этой части головы свидетельствует и тот факт, что у членистоногих первые три сегмента [*науплиаль-*

ные, по терминологии Минелли (Minelli, 2001)] развиваются под контролем головных генов *orthodenticle*, *empty spiracles* и *button-head*, которые экспрессируются перед первым парасегментом. Таким образом, допускается, что голова предков насекомых состояла только из трех «науплиальных» сегментов.

Конечности последующих туловищных сегментов приблизились к ротовому отверстию и превратились в челюстные придатки. Этот процесс происходил одновременно с формированием крепкой головной капсулы, которая служит защитой головному мозгу и служит опорой челюстному аппарату (рис. 9). Известно, что головная капсула насекомых формируется за счет тергитов тех сегментов, которые вошли в состав головы; стерниты этих сегментов вошли в состав гипофаринкса (*hypopharynx*) и частично нижней губы (*labium*). По более уточненным данным в состав гипофаринкса вошли стерниты только интеркалярного и всех трех челюстных сегментов – мандибулярного, максиллярного и лабиального.

Однако у ряда членистоногих следы сегментного состава головы все же можно обнаружить. Так, у некоторых многоножек стерниты максиллярных сегментов еще обособлены. Межсегментные швы между тергитами сегментов, составляющих головную капсулу, имеются у ископаемых и рецентных первичнобескрылых насекомых (Шаров, 1957). У *Machilis* явственно обнаруживается постмандибулярное сочленение, а у *Nesomachilis* – также и постмаксиллярное. Весьма часто у насекомых между максиллярным и нижнегубным сегментами имеется шов, называемый заднезатылочным, или постмаксиллярным. Нижнегубной сегмент наиболее отчетливо выражен у многих насекомых.

Для выяснения сегментного состава головы анализируют эмбриологические данные по наличию придатков на формирующихся сегментах, развитию мезодермальных целомических полостей и нейромеров. Но, к сожалению, и эти признаки не являются постоянными в ходе эмбриогенеза. Придатки некоторых сегментов имеются только на определенной стадии эмбриогенеза, число мезодермальных целомических мешков уменьшается у некоторых высших форм, а нейромеры часто сливаются (Matsuda, 1965). Однако и наличие целомических мешков не является точным критерием принадлежности данного отдела к сегменту, по-

сколькx мезодерма может мигрировать и за пределы сформировавшихся ее целомов, например она обнаруживается даже в области акрона – несегментного отдела головы.

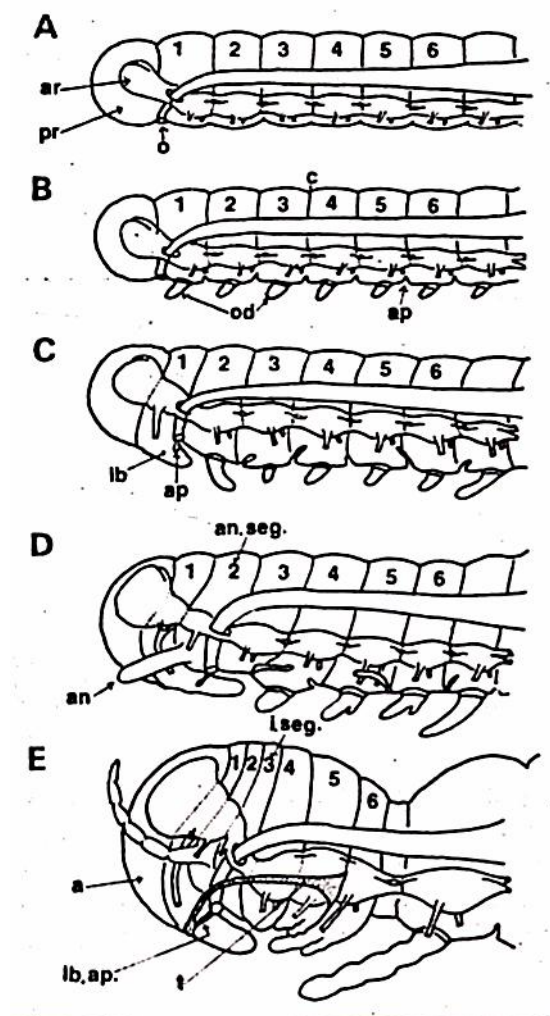


Рис. 9

Гипотетическая схема последовательных стадий (А-Е) формирования головы насекомых. Обозначения: *a* – акрон, *an* – антенна, *an. seg.* – антеннальный сегмент, *ap* – аподема, *ar* – архицеребрум, *c* – кутикула, *i. seg* – интеркалярный сегмент, *Lb* – верхняя губа, *lb. ap.* – аподема верхней губы, *o* – ротовое отверстие, *od* – конечности, *pr* – простомииум, *t* – тенториум (из: Tyszkiewicz, 1980)

У всех билатерально-симметричных животных акрон расположен на переднем конце тела. Однако трудно установить заднюю границу акрона и разграничить последний от сегментов, вошедших в состав предротовой части головы. Конечно, это обстоятельство никак не может служить предлогом для отрицания

некоторыми авторами наличия акрона у насекомых (Henry, 1948; Ferris, 1958).

Наиболее серьезные разногласия вызывает толкование природы сложных глаз, лабрума и антенн. Имеются разные мнения и по числу туловищных сегментов, вошедших в состав головы. Вследствие этого, чтобы не допустить произвольных спекулятивных толкований по сегментному составу головы, было высказано предложение в предротовой области головы выделять три элемента: простомиальную долю, парные головные доли и антеннальный сегмент (Singh, 1981). Вместе с тем нельзя понять особенности организации головного отдела членистоногих без опоры на эволюционную преемственность принципов организации этого отдела.

Выше мы отмечали, что членистоногих сближают с червеподобным предком, близким по своему общему строению к Annelida. Тело такого предка состояло из серии одинаковых сегментов, представлявших собой замкнутое кольцо. Головной отдел получил название *простомия* (prostomium), который гомологичен верхнему (переднему) полушарию трохофоры полихет, и был расположен впереди ротового (стомодеального) отверстия. Ротовое отверстие располагалось между простомием и первым туловищным сегментом. Следовательно, первичная голова предка, состоявшая только из одного переднего конца тела – простомия – представляла собой не сегмент, поскольку в простомии не было целомического мешка, и он не нес конечностей. На нем имелись лишь органы чувств. На простомии современных полихет имеется одна пара пальп, одна пара тентакул, один непарный тентакул, глаза и нухальные органы.

Не вызывает сомнения тот факт, что простомииуму предка членистоногих, равно как и современных полихет, соответствует акрон вымерших и рецентных членистоногих. Смена названия *простомий* на *акрон* связана с тем, что при формировании головы членистоногих произошло смещение ротового отверстия из положения между акроном и I-м сегментом тела в положение между III (интеркалярным) и IV (мандибулярным) сегментами (у насекомых из-за редукции интеркалярного сегмента – между антеннальным и мандибулярным). Вследствие этого, у членистоногих до ротового отверстия размещается не только простомий, но

и несколько туловищных сегментов, что и вызвало необходимость изменения названия простомий на акрон.

Таким образом, акрон представляет собой несегментный отдел, который всегда располагается на переднем конце тела билатерально-симметричных животных, состоит исключительно из эктодермы, а в расположении его структур выявляются следы радиальной симметрии. В связи с тем, что акрон не имеет сериальных гомологов среди следующих за ним участков тела, то и все структуры, принадлежащие акрону, не имеют сериальных гомологов среди других структур тела членистоногих (Melnikov, Rasnitsyn, 1984).

У современных членистоногих простомииуму, или акрону соответствует фронтотемпальная область головы. Последняя закладывается у зародыша как непарное образование и в definitivoй голове всегда лежит впереди от преантеннального сегмента.

Как и на простомиии аннелид, на акроне членистоногих также размещены органы чувств, однако, если простомий аннелид является основным сенсорно-ассоциативным центром, то сенсорные функции акрона значительно сократились. У членистоногих органами чувств, относящимися к акрону, являются разнообразные фронтальные органы. Последние представлены дорсальными (надощельными), вентральными (подощельными) и непарным вентральным органами. Морфологически фронтальные органы представляют собой группы уни- или биполярных рецепторных клеток. У членистоногих фронтальные органы акрона являются зачатками хеморецепторов. Среди первичнобескрылых насекомых «вентральный фронтальный орган» выявлен только у взрослых *Zygentoma* (=Thysanura); нерв от рецепторных клеток этого органа следует в оощельный центр *pars intercerebralis* мозга. У крылатых насекомых зачаток вентрального фронтального органа выявляется только в эмбриональном развитии, а на постэмбриональных стадиях он не обнаруживается (Melnikov, Beljaeva, 1995).

К органам чувств акрона принадлежат также органы зрения – оощели, а, по мнению некоторых авторов, и фасеточные глаза. Подтверждением принадлежности лобных глазков к структурам акрона является их иннервация не боковыми отделами мозга (как

у сложных глаз), а межцеребральным отделом. У наиболее древних насекомых, например поденок, в межцеребральном отделе мозга расположены и оптические центры глазков. Однако у большинства насекомых оптические центры глазков вынесены из состава мозга и размещены в основании глазков – оцеллярной ножке.

Имеется несколько мнений относительно природы сложных глаз членистоногих. По одному из них, как фасеточные глаза, так и оптические ганглии рассматриваются в качестве составных частей акрона (Siewing, 1963). По другому мнению, фасеточные глаза возникли из конечностей особого глазного, или окулярного сегмента (Handlirsch, 1937; Шаров, 1965; Sharov, 1966). Это мнение долгое время не получало признания. Во-первых, было установлено, что так называемая глазная мезодерма, из которой, по мнению авторов этой гипотезы, формируется глазодвигательная мускулатура у раков, возникает из мезодермы преантеннального сегмента. Во-вторых, не выявлены и целомы зрительных элементов. Таким образом, первым сегментом, граничащим с акроном, рассматривается преантеннальный (лабральный) сегмент. Однако недавно на основе изучения экспрессии генов у эмбрионов *Drosophila* вернулись к идее наличия окулярного сегмента, который размещается между лабральным и антеннальным (Schmidt-Ott, Technau, 1992).

Мельников и Расницын считают, что фасеточные глаза развиваются из преантеннального сегмента, то есть сегмента, дающего и верхнюю губу (Melnikov, Rasnitsyn, 1984). Следовательно, глаза не являются измененными конечностями, поскольку последние сформировали верхнюю губу. Такое мнение на природу фасеточных глаз базируется и на том факте, что глаза связаны с протоцеребрумом, сформировавшимся в результате слияния архицеребрума и ганглия преантеннального сегмента. В коллективной монографии «History of Insects» (2002), со ссылкой на неопубликованные данные Щербакова, указывается на принадлежность сложных глаз насекомых ко второму, т.е. антеннальному, сегменту. Такая трактовка является достаточно неожиданной, и ее анализ будет возможен только после публикации доказательной базы гипотезы.

Бесспорно, что органы чувств, относящиеся к акрону, должны иннервироваться от деривата архицеребрума, вошедшего в состав протоцеребрума надглоточного ганглия. Возникает вопрос, какие структуры надглоточного ганглия соответствуют архицеребруму? По мнению Мельникова дериватом архицеребрума является *pars intercerebralis* протоцеребрума, включая его производные – протоцеребральный мост, центральное тело и оцеллярный центр. Следовательно, архицеребрум примитивных аннелид гомологичен только *pars intercerebralis* мозга насекомых. Согласно иной трактовке архицеребрум представлен у насекомых только оптическими ганглиями и *corpora pedunculata* надглоточного ганглия, а нейросекреторные клетки, лежащие в области *pars intercerebralis*, протоцеребральный мост и центральное тело относятся к преантенальному нейромеру (Larink, 1970). Однако независимо от трактовки принадлежности тех или иных структур мозга протоцеребрум насекомых сформировался за счет слияния остатков архицеребрума и ганглия преантенального сегмента.

Кроме акрона, все остальные отделы головы членистоногих сформировались путем коренного преобразования передних туловищных сегментов предка. Все сегменты, вошедшие в состав головы, являются ларвальными и им свойственна высокая степень специализации, т. е. наблюдается явление *идиосегментации*. Наибольшие разногласия среди авторов, исследовавших или трактовавших сегментный состав головы членистоногих, вызывает вопрос о том, принадлежат ли верхняя губа и антенны акрону или они являются модифицированными придатками двух послеротовых туловищных сегментов.

Многие авторы (Heumons, 1901; Henry, 1948; Weber, 1952; Matsuda, 1965) относят клипеолабрум к акрону. Двудольчатость лабрального рудимента не рассматривается ими как доказательство его происхождения от придатков. По гистологическим данным лоб, клипеус и лабрум развиваются из внешней стенки простомиальной пластинки, а эпифаринкс, включая цибариальный насос, – из внутренней стенки той же пластинки (Singh, 1981). Как непарная структура формируется клипеолабрум также и у первичнобескрылых насекомых (Uemiyа, Ando, 1987).

По другой теории, в процессе цефализации из первой пары конечностей формируется лабрум (*labrum*), или верхняя губа –

непарный придаток, служивший для направления пищи к ротовому отверстию. Предполагается, что слияние парных придатков первого сегмента произошло у предков членистоногих. Эмбриологическими исследованиями показано, что лабрум формируется в виде сближенных эктодермальных выростов преантеннального сегмента. Впоследствии эти выросты, гомологичные конечностям других туловищных сегментов, сливаются, однако в эмбриогенезе лабрум достаточно долго сохраняет следы парной закладки (Мельников, 1970; Raminani, Cupp, 1978). На принадлежность лабрума к конечностям свидетельствует и обнаружение в лабруме надежного молекулярного маркера. В частности, в лабруме, как и в других конечностях наблюдается экспрессия гена *Distal-less*, который специфицирует только дистальные части всех сегментных придатков (Popadic et al., 1998). На принадлежность первого сегмента головы к лабральному свидетельствуют и генетические исследования (Schmidt-Ott, Technau, 1992; Schmidt-Ott et al., 1994).

Если мы придерживаемся теории сегментного происхождения верхней губы, то, следовательно, ее части должны быть гомологизированы с таковыми генерализованного придатка членистоногих. Однако в верхней губе насекомых вообще отсутствует какое-либо расчленение, а у форм с ортоптероидным ротовым аппаратом она представлена складкой гиподермы, которая соединена с клипеусом. По мнению Кукаловой-Пек (1992), клипеолабрум формируют слившиеся коксоподиты, которые, втягиваясь частично в головную капсулу, теряют свои сегментные швы. Эндиты кокс формируют эпифаренгиальные доли, а эндиты трохантера – кончик лабрума. Доказательством парной закладки лабрума является и тот факт, что в него заходят парные целомы преантеннального сегмента, которые, сливаясь, дают затем непарный лабральный целом. Мезодермальные сомиты этого сегмента формируют в ходе эмбриогенеза мускулатуру лабрума, часть стомодеальной мускулатуры и переднюю часть аорты.

Если первым сегментом, вошедшим в состав головы считать **лабральный**, то следовало бы ожидать, что лабрум должен иннервироваться от протоцеребрума. Действительно, лабрум трилобитов иннервировался от протоцеребрума. У мечехвостов *Xiphosura* лабрум (гипостом) также иннервируется от протоце-

ребрума и у них отсутствует какая-либо связь между лабрумом и тритоцеребральным ганглием, иннервирующим хелицеры. Однако уже у первичнобескрылых *Machilidae* наблюдается двойная иннервация лабрума – от прото- и тритоцеребрума (Bitsch, 1963).

Лабрум насекомых, как известно, иннервируется только тритоцеребральным ганглием, т.е. ганглием, являющимся нейромером третьего туловищного (интеркалярного) сегмента. Это связано с тем, что лабральные ганглии, формирующиеся в процессе эмбриогенеза из нейробластов преантеннального сегмента, смещаются затем вентрокаудально и сливаются с тритоцеребральными долями definitivoного тритоцеребрума. Поэтому у насекомых внешне сохраняется тритоцеребральная иннервация верхней губы (Melnikov, Beljaeva, 1995).

Проведенные молекулярно-генетические исследования также не внесли окончательной ясности в природу верхней губы. При экспрессии гена *Antennapedia* не происходит преобразования верхней губы в конечность, что наблюдается с придатками других сегментов головы. Однако в верхней губе насекомых, хелицеровых и ракообразных обнаруживается экспрессия гена *Distal-less*, специфицирующего, как известно, дистальные отделы сегментных придатков. Высказано даже предположение, что верхняя губа представляет собой слившиеся придатки интеркалярного сегмента, а ее терминальное размещение связано с резким изгибом вверх двух первых головных сегментов (Haas et al., 2001). Но

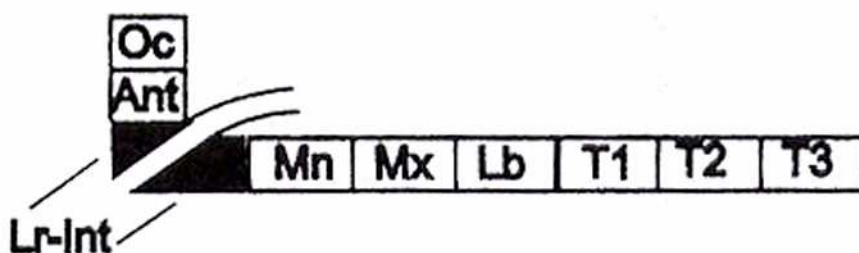


Рис. 10

Гипотетический состав сегментов головы насекомых по данным Haas et al., 2001. Обозначения сегментов: Oc – окулярный, Ant – антеннальный, Lr-Int – лабрально-интеркалярный, Mn – мандибулярный, Mx- максиллярный, Lb – лабиальный, T1-T3 – грудные (из: Шаталкин, 2003)

в таком случае надо допустить, что кроме разделения интеркалярного сегмента на две части (рис. 10), верхняя губа насекомых и ракообразных происходят из разных сегментов, поскольку у ракообразных сегмент, соответствующий интеркалярному, несет вторые антенны. Такое допущение разрушает морфогенетическую преемственность формирования анатомических структур и вряд ли может быть принято.

Второй туловищный сегмент, вошедший в состав головы – **антеннальный**, называется также антеннулярным, дейтоцеребральным. Конечности второго туловищного сегмента после их перемещения на дорсальную сторону сформировали антенны. Антенны представляют собой сегментированные придатки головы и имеются у всех членистоногих, кроме хелицерных и Protura. Гомология члеников антенн и члеников конечности следующая: скапусу антенны соответствует субкокса конечности, ножке антенны – кокса, а жгуту антенны – остальные членики конечности. У энтогнатных насекомых каждый членик антенны снабжен собственной мускулатурой, при этом движение членика осуществляется за счет мускулатуры соседнего, но только проксимального по отношению к нему членика. Такое строение антенн свойственно также хилоподам, диплоподам, пауроподам, симфилам и некоторым ракообразным, например, копеподам и остракодам (Snodgrass, 1960). Напротив, у тизанур и всех Pterygota мускулатура имеется только в базальном членике антенны (*scapus*) и связана со вторым члеником (*pedicellum*), а членики жгута (*flagellum*) лишены мускулатуры.

По мнению одних авторов (Snodgrass, 1938, 1960; Иванов, 1944; Vandel, 1949; Butt, 1960; Беклемишев, 1964) антенны трилобитов и трахейных принадлежат акрону и, следовательно, являются истинными предротовыми структурами, гомологичными антеннулам ракообразных или пальпам некоторых аннелид и, следовательно, они не гомологичны конечностям. В пользу мнения о преоральной природе антенн I является прохождение впереди рта поперечной комиссуры дейтоцеребрума, которая соединяет ганглии первых антенн, в то время как сходная комиссура антенн II членистоногих проходит позади рта. В качестве других достаточно убедительных доводов преоральной природы первых антенн Снодграсс (Snodgrass, 1938) указывает на следующие фак-

ты: 1) передний отдел тела, несущий глаза и антенны, никогда не расчленен на соответствующие отделы; 2) рот и верхняя губа иннервируются от тритоцеребрума, сформированного ганглиями сегмента вторых антенн, что было бы невозможным, если бы этот сегмент был первым посторальным сегментом; 3) антенны I отличаются от конечностей расчленением и мускулатурой, а у ракообразных они никогда не имеют двуветвистого строения; 4) мезодермальные сомиты, соответствующие верхней губе, предантеннам и антеннам обнаруживаются только у высших членистоногих и поэтому являются вторичными образованиями. Следовательно, антенны I, по мнению вышеназванных авторов, не происходят от конечностей. Разумеется, что сторонники преоральной природы первых антенн должны допускать и преоральную природу лабрума членистоногих.

По мнению других авторов (Шимкевич, 1923; Kaestner, 1956; Siewing, 1956; Федотов, 1966), антенны I являются послеротовыми структурами – конечностями второго сегмента. Придатки второго сегмента сместились вперед и заняли дорсальное предротовое положение. В пользу этого мнения говорит тот факт, что у многих членистоногих, в том числе многоножек и насекомых, антенны I закладываются позади рта и зачатки антенн очень сходны с зачатками конечностей. Выше уже отмечалось наличие в антеннах энтогнатных насекомых мускулатуры, посегментное расположение которой сходно с расположением мускулатуры в конечностях. В пользу мнения о происхождении антенн из конечностей свидетельствуют и опыты по регенерации конечностей на месте удаленных антенн. Современными генетическими исследованиями подтверждена тесная связь антенн и конечностей (ног). Так, блокирование у *Drosophila melanogaster* одного из генов-селекторов – *Antennapedia* – вызывает развитие на втором грудном сегменте не ног, а антенн. Это связано с тем, что ген *Antennapedia* является ингибитором функции гена *homothorax* этого грудного сегмента (Casares, Mann, 2001). Следовательно, имеются достаточно убедительные доказательства гомологичности антенн конечностям туловищных сегментов.

Конечности третьего сегмента, соответствующие антеннам II ракообразных и хелицерам – у *Chelicerata*, которые иннервируются от тритоцеребрального ганглия, у насекомых редуциру-

ются, однако несущий их сегмент, называемый **вставочным (= интеркалярным, тритоцеребральным, премандибулярным)**, сохраняется на эмбриональной стадии развития. Об этом свидетельствует, например, обнаружение трех сегментов между антеннальным и лабиальным зачатками у эмбрионов *Drosophila* (Struhl, 1981). На интеркалярном сегменте эмбрионов саранчи *Locusta*, клопа *Rhodnius*, бабочки *Pieris*, веснянки *Pteronarcis* обнаруживались бугорки, которые можно интерпретировать как зачатки антенн II. Исследованиями в растровом электронном микроскопе обнаружены небольшие временные рудименты в виде бугорков у эмбрионов ногохвостки *Anurida maritima* и чешуекрылого *Hyrphantria cunea* (Tamarelle, 1984).

Но имеется и прямо противоположное мнение, согласно которому интеркалярный сегмент в голове насекомых вообще не существует, а часть эмбриональной полоски, рассматриваемой в качестве интеркалярного сегмента, в действительности является стернальной частью антеннального сегмента (Singh, 1981). В целом, если насекомых сближать с многоножками, у которых, как и у насекомых, отсутствуют вторые антенны, то такое мнение имело бы право на существование в том случае, если бы давало ответ на вопрос о природе третьего нейромера надглоточного ганглия – тритоцеребрума.

По другому, прямо противоположному мнению интеркалярный сегмент сохраняется в постэмбриональном периоде и формирует эпифаринкс (*epipharynx*) (Tiegs, 1940). Последний у многих насекомых представлен плотным выступом на эпифарингальной поверхности и рассматривается как производное верхней губы и клипеуса. В предротовой полости эпифаринкс размещается против гипофаринкса, и они вместе сминают пищевой комок перед заглатыванием. Однако у блох эпифаринкс превращается в длинный колющий стилет, который при питании вводится в кровеносный сосуд.

Высказано также мнение, что придатками интеркалярного сегмента являются суперлингвы (*superlinguae*) – парные лопасти, лежащие по бокам гипофаринкса (Kukalova-Peck, 1992). Вместе со стернитом мандибулярного (по другим данным – максиллярного) сегмента они участвуют в формировании гипофаринкса у всех Pterygota, кроме поденок (Ephemeroptera). У последних су-

перлингвы сохраняются свободными. Среди членистоногих суперлингвы хорошо выражены у многих ракообразных (называются парагнатами – *paragnatha*), некоторых многоножек (*Symphyla*), имеются они также у *Diplura*, *Collembola* и *Thysanura* (Larink, 1983; Клюге, 2000). Суперлингвы обнаружены также у некоторых видов *Pterygota* из отрядов *Dermaptera*, *Orthoptera*, *Plecoptera*, *Psocoptera*, *Mallophaga*, *Neuroptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Trichoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera* (Evans, 1921). Принадлежность суперлингв к определенному сегменту пока окончательно не выяснена, поскольку имеются эмбриологические данные, трактующие их развитие из мандибулярного сегмента, а для щетинохвосток показано, что гипофаринкс вместе с суперлингвами возникает даже между мандибулами и максиллами (Larink, 1983).

Была попытка рассматривать суперлингвы в качестве придатков особого – **суперлингвального** – сегмента, который, располагаясь между интеркалярным и мандибулярным сегментами, подвергся якобы в процессе эволюции головы сильнейшей редукции (Holmgren, 1909; Chaudonneret, 1966). Это мнение, однако, не нашло поддержки, поскольку даже при весьма тщательно проведенных эмбриологических и морфологических исследованиях каких-либо следов этого сегмента выявить не удалось. Впрочем, гомологи суперлингв – парагнаты ракообразных, также не рассматриваются как производные конечностей сегмента.

Мнение о туловищной природе трех следующих сегментов (**мандибулярного**, первого **максиллярного** и второго максиллярного [=лабиального]), вошедших в состав головы насекомых, разделяется всеми авторами. Кроме того, состав придатков этих сегментов поддается гомологизации с таковыми генерализованного придатка членистоногих или парными конечностями (ногами) трилобитов и ракообразных.

Коксоподит ротовой конечности разделяется на кардо и стипес, а гнатобаза (видоизмененный эндит коксоподита) – на две лопасти: наружную (галеа) и внутреннюю (лациния). Таким образом, кардо, стипес, галеа и лациния формируются из коксоподита. Многочлениковый телоподит преобразуется в щупик. Такое строение имеют нижние челюсти насекомых, или максиллы. Однако имеется и иной взгляд на гомологию составных частей максилл. В частности, по мнению Клюге (2000), кардо, стипес и ла-

циния соответствуют коксоподиту ракообразных, а галеа является либо придатком коксоподита, либо второй ветвью (эндоподитом) телоподита. Кукалова-Пек предложила следующую гомологию частей максилл членикам конечности: кардо соответствует субкоксе, стипес – коксе + трохантеру, лациния – эндиту коксы, галеа – эндиту трохантера (Kukalova-Peck, 1992).

Значительно сложнее интерпретировать соответствие составных частей верхних челюстей, или **мандибул** насекомых в связи с сильными изменениями, вызванными их специализацией к грызению и размельчению пищи. Тем не менее, сравнительный анализ мандибул членистоногих позволяет установить гомологию их частей. В литературе можно встретить указания на расчлененность мандибул многоножек. Действительно, в мандибулах *Myriapoda* коксоподит разделен на премандибулу – переднюю часть, напоминающую кардо максиллы, и заднюю часть, сходную со стипес максиллы, в то время как телоподит полностью редуцировался. Таким образом, премандибула и стипес мандибулы многоножек являются не члениками конечности, а возникли в результате расчленения одного – базального членика. В пользу этого говорит и характер прикрепления мускулатуры; каждая часть мандибулы имеет непосредственное сочленение с головой, а также мышцы, которые прямо соединяют каждую из частей с головой (Клюге, 2000). Мнение о том, что мандибулы насекомых, многоножек и ракообразных представляют собой преобразованную гнатобазу конечности, подтверждается и данными по экспрессии гена *Distal-less* (Popadic et al., 1998).

Имеется мнение, что мандибула насекомых представляет собой видоизмененный коксоподит с пятью его элементами: субкокса + кокса + вертлуг + эндит коксы + эндит вертлуга (о спорности принадлежности вертлуга к коксоподиту говорилось выше). Три первых элемента формируют основную часть мандибулы, а эндиты образуют ее жевательный край: эндит коксы преобразован в коренной, или молярный край, а эндит вертлуга – в резцовый край. Границы между этими пятью элементами выявляются на просветленных в КОН мандибулах *Archeognatha*, а также обнаруживаются при анализе палеозойских *Diaphanopteroidea* (Kukalova-Peck, 1992). Что касается судьбы другого элемента конечности – телоподита, который обычно в

придатках головных сегментов дает щупик, то он в мандибулах многоножек и насекомых полностью утрачен. Однако в мандибулах ракообразных телоподит сохранился и представлен хорошо выраженным мандибулярным щупиком, состоящим из трех членников.

Нижняя губа (*labium*) насекомых соответствует максиллам II ракообразных и состоит из непарных прементума (*praementum*) и постментума (*postmentum*) (= субментум (*submentum*) + ментум (*mentum*)), парных придатков – глосс (*glossae*) и параглосс (*paraglossae*), а также парного лабиального щупика (*palpi labiali*).

Нижняя губа в эмбриогенезе закладывается в виде парных зачатков, которые впоследствии сливаются по средней линии в единое образование. Слияние максилл II в непарную нижнюю губу наблюдается и у многоножек *Symphyla*. Парная нижняя губа сохранилась только у *Protura*. Однако и у *Pterygota* слиянию подверглись только постментум и прементум, т.е. части, соответствующие коксоподитам конечностей, а дистальные части остаются парными. Необходимо отметить, однако, что нижняя губа сформировалась не только за счет конечностей лабиального сегмента, но в нее вошел и лабиальный стернит. Стерральная пластинка сформировала субментум, а точнее его срединную часть. Вместе с тем, при изучении эмбрионального развития первичнообескрылых насекомых *Pedetontus unimaculatus* (*Machilidae*) и *Tomocerus ishibashii* (*Collembola*) показано, что стерниты не входят в состав постментума этих насекомых (Machida, 1981; Uemiyu, Ando, 1987). Итак, можно проследить следующую гомологию частей нижней губы насекомых: подбородок (постментум = субментум + ментум) нижней губы соответствует кардо максиллы, прементум – стипесу, глоссы – лациниям, параглоссы – галеа, нижнегубной щупик соответствует максиллярному щупику (табл. 1).

Таким образом, в зависимости от того, рассматривают ли авторы лабрум и первые антенны производными акрона или туловищных сегментов, число туловищных сегментов, вошедших в состав головы членистоногих, варьирует от 3 до 7. Так, по одной из теорий (Holmgren, 1916; Hanstrom, 1928; Беклемишев, 1964) в состав головы членистоногих кроме акрона входят четыре сегмента (интеркалярный, мандибулярный, максиллярный, лабиальный), а лабрум и антенны являются производными акрона.

Таблица 1. Гомология частей ротовых придатков насекомых с конечностью трилобита

Конечность Трилобита	Мандибула Насекомого	Максилла насекомого	Нижняя губа Насекомого
Коксоподит	Основной отдел	Кардо Стипес	Постментум (Субментум + ментум) Прементум
Эндит (=гнатобаза)	Молярный и резцовый край	Лациния Галеа	Глосса Параглосса
Телоподит	[редуцирован]	Максиллярный щупик	Лабиальный щупик

Вследствие этого основная часть надглоточного ганглия относится к архицеребруму. По мнению Шванвича (1949) и Федотова (1966) в состав головы насекомых входят пять сегментов (антеннальный, интеркалярный, мандибулярный, максиллярный, лабиальный), а, по мнению Вебера (Weber, 1966), Мельникова (1970) и других авторов (Бирштейн, 1948; Legendre, 1959; Siewing, 1963) – шесть сегментов (преантеннальный, антеннальный, интеркалярный, мандибулярный, максиллярный, лабиальный). Последнее воззрение первоначально опиралось на эмбриологическое исследование сколопендры, проведенные Геймонсом (Heumons, 1891), в котором было установлено наличие в голове последней шести метамеров, один из которых трактуется как преантеннальный. Шесть сегментов выявлено в голове трилобитов (Raw, 1957; Störmer, 1959). Преантеннальный метамер обнаружен и в головном отделе эмбрионов насекомых – палочника *Carausius*, жука *Lytta viridana* и др. Все эти факты дают основание считать, что *голова всех членистоногих состоит из акрона и шести туловищных сегментов* и это совпадает с числом передних ларвальных сегментов, которое у всех членистоногих также равно шести.

Хотя данные разных авторов по количественному составу сегментов могут совпадать, но трактовка их состава в ряде случаев различается, что побуждает нас привести ключевые точки зрения по сегментному составу головы насекомых (табл. 2). Конеч-

Таблица 2. Сегментный состав головы насекомых
по данным разных авторов

<p>Акрон + 3 сегмента: 1. мандибулярный 2. максиллярный 3. лабиальный. Интеркалярный – отсутствует</p> <p align="center">[DuPorte, 1963]</p>	<p>Акрон + 4 сегмента: 1. интеркалярный 2. мандибулярный 3. максиллярный 4. лабиальный. Лабрум и антенна - части акрона</p> <p align="center">[Snodgrass, 1960; Беклемишев, 1964; Kaestner, 1972; Singh, 1981]</p>	<p>Акрон + 4 сегмента: 1. интеркалярный 2. мандибулярный 3. максиллярный 4. лабиальный. Антенна – часть акрона; Лабрум – часть интеркалярного сегмента</p> <p align="center">[Butt, 1960]</p>
<p>Акрон + 5 сегментов: 1. антеннальный 2. интеркалярный 3. мандибулярный 4. максиллярный 5. лабиальный</p> <p align="center">[Шванвич, 1949; Matsuda, 1965; Федотов, 1966]</p>	<p>Акрон + 6 сегментов: 1. преантеннальный 2. антеннальный 3. интеркалярный 4. мандибулярный 5. максиллярный 6. лабиальный</p> <p align="center">[Бирштейн, 1948; Imms, 1957; Manton, 1960; Siewing, 1963]</p>	<p>Акрон + 6 сегментов: 1. преантеннальный 2. антеннальный 3. интеркалярный 4. мандибулярный 5. максиллярный 6. лабиальный Лабрум не является придатком</p> <p align="center">[Tiegs, 1940; Weber, 1952]</p>
<p>Акрон + 6 сегментов: 1. лабральный 2. антеннальный 3. интеркалярный 4. мандибулярный 5. максиллярный 6. лабиальный</p> <p align="center">[Scholl, 1969; Мельников, 1970; Rempel, Church, 1971]</p>	<p>Акрон + 7 сегментов: 1. преантеннальный 2. антеннальный 3. интеркалярный 4. суперлингвальный 5. мандибулярный 6. максиллярный 7. лабиальный</p> <p align="center">[Chaudonneret, 1966]</p>	<p>Акрон отсутствует, 6 сегментов: 1. лабральный 2. клипеальный 3. окуляро-антеннальный 4. мандибулярный 5. максиллярный 6. лабиальный</p> <p align="center">[Ferris, 1950]</p>
<p>Акрон отсутствует, 6 сегментов: 1. лабральный 2. антеннальный 3. интеркалярный 4. мандибулярный 5. максиллярный 6. лабиальный</p> <p align="center">[Eastham, 1930]</p>	<p>Акрон отсутствует, 7 сегментов: 1. лабральный 2. преантеннальный 3. антеннальный 4. интеркалярный 5. мандибулярный 6. максиллярный 7. лабиальный</p> <p align="center">[Roonwal, 1938]</p>	<p>Акрон отсутствует, 7 сегментов: 1. лабральный 2. окулярный 3. антеннальный 4. (премандибулярный) 5. мандибулярный 6. максиллярный 7. лабиальный</p> <p align="center">[Sharov, 1966]</p>

но, данные многих авторов, отраженные в этой таблице, во многом устарели, но они приведены с целью демонстрации этапов, пройденных при изучении этой сложной проблемы.

Большое значение для интерпретации сегментного состава головы насекомых может иметь и анализ головного мозга, т.е. набор его нейромеров. Известно, что в простомииуме аннелид, т.е. преорально, размещается примитивный мозг, или архицеребрум, а все другие ганглии занимают посторальное положение. В ходе дальнейшей эволюции аннелидообразного предка происходит перемещение в преоральное положение трех следующих ганглиев: лабрального, антеннального и тритоцеребрального. Мандибулярный, максиллярный и лабиальный ганглии также передвигаются вперед, но сохраняют свое посторальное положение (Rempel, 1975).

Итак, допуская наличие в составе головы акрона и шести сегментов, можно дать следующее толкование принадлежности нейромеров: архицеребрум акрона и ганглий преантеннального сегмента объединяются в протоцеребрум, нейромер антеннального сегмента соответствует дейтоцеребруму, а нейромером интеркалярного сегмента является тритоцеребрум. Все эти нейромеры формируют надглоточный ганглий головного мозга. Нейромеры трех остальных сегментов (мандибулярного, максиллярного и лабиального) объединяются в подглоточный ганглий головного мозга (табл. 3). Однако нейробласты акрона, наряду с нейробластами преантеннального сегмента участвуют в формировании еще одного ганглия – фронтального ганглия стоматогастрической нервной системы (Melnikov, Beljaeva, 1995).

Детально процесс формирования вентрального ганглия изучен у термитов. Группа нейробластов зачатка вентрального фронтального органа покидает эктодерму медиофронтальной области и входит в контакт с нейробластами дорсальной эктодермальной стенки стомодеума, относящимися к преантеннальному сегменту, формируя, таким образом, фронтальный ганглий.

Установлено, что специализация сегментов головы осуществляется под контролем гомеозисных генов комплекса *Antennapedia – labial, proboscipedia* и *Deformed* (Abzhanov, Kaufman, 1999). Паттерн экспрессии этих генов у насекомых обычно небольшой и охватывает один-два сегмента, в то время как у хели-

церовых наблюдается широкое перекрывание доменов. У *Drosophila* при отсутствии активности генов *Proboscipedia* и *Sex combs reduced* формируются антенны, экспрессия гена *Proboscipedia* приводит к формированию максиллярных щупиков, экспрессия гена *Sex combs reduced* вызывает формирование лапки, а при экспрессии обоих генов формируется хоботок (Percial-Smith et al., 1997).

Таблица 3. Сегменты головы, их нейромеры и придатки
(по: Richards, Davies, 1977; дополнено)

Сегменты И отделы	Нейромеры	Нервные ганглии	Придатки
Акрон (отдел тела)	Протоцеребрум	Надглоточный Ганглий	
1. Преантенналь- ный	Протоцеребрум	Надглоточный Ганглий	Верхняя губа (вторичная иннервация от тритоце- ребрума)
2. Антеннальный	Дейтоцеребрум	Надглоточный Ганглий	Антенны
3. Интеркалярный (= Премандибу- лярный, = вставочный)	Тритоцеребрум	Надглоточный Ганглий	(Эмбриональ- ное состояние)
4. Мандибулярный	Ганглий мандибулярного сегмента	Подглоточный Ганглий	Мандибулы
5. Максиллярный	Ганглий максиллярного сегмента	Подглоточный Ганглий	Максиллы
6. Лабиальный	Ганглий лабиального сегмента	Подглоточный Ганглий	Нижняя губа

В связи с широкой пищевой специализацией насекомых их ротовые органы подверглись значительным преобразованиям. В последнее время получены интересные данные относительно генетических механизмов, обеспечивающих развития определенно-

го типа ротового аппарата. При изучении экспрессии гомеозисных генов *Deformed*, *proboscipedia* и *Sex combs reduced* у клопа *Oncopeltus fasciatus* установлено, что придатки мандибулярного сегмента детерминируются активностью гена *Deformed*, а максиллярного – генов *Deformed* и *Sex combs reduced* (Hughes, Kaufman, 2000).

Известно, что нижняя губа высших двукрылых достигла наибольшей сложности строения в связи с тем, что является основным компонентом хоботка. Гомологичность хоботка конечностям не вызывает сомнений, поскольку у мутантов *proboscipedia* на месте хоботка развивается нога или антенна. Установлено, что развитие придатков насекомых контролируется генами *extradenticle*, *homothorax*, *dachshund*, *Distal-less*, *spalt*. Регуляция экспрессии этих генов в лабиальном диске осуществляется продуктами двух гомеозисных генов – *Proboscipedia* и *Sex combs reduced* (Abzhanov et al., 2001). Именно эти гены подавляют экспрессию генов ног или антенн в челюстных сегментах.

Возникает вопрос, имеются ли какие-либо принципиальные различия в сегментном составе головы, если сравнивать разные филетические ветви членистоногих? Детальный морфологический анализ, проведенный Беклемишевым (1964), показал, что у неполноусых (*Atelocerata*), по крайней мере, у *Symphyla*, *Chilopoda* и *Insecta* обнаруживается сходный набор головных сегментов и почти сходный набор конечностей, расположенных в той же последовательности, как и у ракообразных. На этом основании ракообразные, многоножки и насекомые даже объединяются в группу жвалоносных – **Mandibulata** (Snodgrass, 1935). На основе генетических исследований высказана гипотеза, что голова *Mandibulata* эволюционировала до установления дефинитивной экспрессии *HOX* генов. Об этом свидетельствуют данные по экспрессии некоторых гомеозисных генов. В частности, у ракообразного *Porcello scaber* ген *labial* контролирует развитие сегмента антенн II (гомолог интеркалярного сегмента насекомых), ген *proboscipedia* – заднюю область второго антеннального сегмента, а ген *Deformed* – мандибулярного сегмента и парагнат, в то время как у насекомых этот ген экспрессируется в мандибулярном и максиллярном сегментах. На основе этих данных была высказана гипотеза о существовании промежуточного гипотетического

предка Mandibulata, у которого не была выражена сегментная специфичность, а паттерн экспрессии гомеозисных генов был близок к таковому современных хелицерат (Abzhanov, Kaufman, 1999).

Грудь. Голову с грудью насекомого связывает шейный отдел, который не является сегментом тела и не несет каких-либо придатков. Шея (*cervix*) представляет собой гиподермальную перепонку с несколькими склеритами, обеспечивающими подвижность головы относительно груди. Формирование шейного отдела осуществляется за счет небольших участков лабиального и переднегрудного сегментов. Поскольку у имаго многих насекомых вентролатеральная часть лабиального сегмента полностью интегрирована в головной отдел, следовательно, можно допустить, что дорсальная часть шейного отдела формируется за счет лабиального сегмента, а вентральная – за счет переднегрудного сегмента.

Грудной отдел насекомых состоит из трех сегментов: переднегрудного (*prothorax*), среднегрудного (*mesothorax*) и заднегрудного (*metathorax*) (Matsuda, 1970). Имеется гипотеза, что в состав груди всех Hexapoda могли войти не три, а шесть сегментов, объединенных в три диплосегмента. Морфологическим обоснованием этой гипотезы является наличие на средне- и заднегруди *Diplura* по две пары дыхалец, а также наличие акротергита перед каждым тергитом и престернита перед каждым стернитом грудного отдела. Акротергит и престернит представляют собой небольшие участки, отделенных поперечным швом от соответствующих склеритов (см.: Ключе, 2000). Эта гипотеза, однако, не находит никакого подтверждения ни в характере эмбриональной дифференцировки, ни в строении грудных ганглиев, максимальное число которых никогда не превышает трех. Если допустить их слияние, то вряд ли оно было более интенсивным, чем в головном мозге, в котором, тем не менее, легко различимы нейромеры сегментов.

Относительно природы грудных сегментов, т.е. являются ли они ларвальными или постларвальными мнения авторов расходятся. Хотя большинство авторов рассматривает грудные сегменты как посларвальные, у саранчи, например, они имеются до на-

чала формирования сегментов из зоны роста, т.е. они являются ларвальными, наряду с сегментами головы (Davis et al., 2001).

Все грудные сегменты несут по паре ног, а средне- и заднегрудной сегменты, объединяемые в птероторакс, несут у большинства насекомых по паре крыльев. Относительно происхождения последних имеется несколько взаимоисключающих гипотез. Наиболее разработанными являются две – паранотальная теория Мюллера (Müller, 1873) и теория происхождения крыльев от эпиподитов конечности ракообразного предка (Gegenbaur, 1878; Averov, Cohen, 1997). Здесь мы не рассматриваем положительные и отрицательные стороны каждой из теорий, однако, не исключаем и возможность их конвергенции. Особенно, если допустить, что эпиподиты конечностей груди проптеригот могли слиться с *notum*, т.е. тергитами грудного отдела [по крайней мере, у Thysanura и нимф Pterygota (Shcherbakov, 1999)].

У стебельчатобрюхих перепончатокрылых грудь соединена с брюшком с помощью более или менее выраженного сужения – стебелька. Последний образуется между I и II брюшными сегментами, однако I-й сегмент брюшка сливается с грудью и носит название проподеума (*propodeum*). Именно за счет стебелька обеспечивается подвижность брюшка, на конце которого размещаются ядовитая железа и жало. Другой модификацией грудного отдела перепончатокрылых является вычленение из переднегрудного отдела части сегмента и его функциональное объединение с головой.

Контроль над развитием и специализацией грудных сегментов осуществляется с помощью гомеозисных генов комплекса *Antennapedia* и *Bithorax*. В частности, при подавлении функции генов *Antennapedia* грудные сегменты приобретают свойства головных сегментов. Основным геном комплекса *Bithorax*, определяющим развитие грудных сегментов, является *Ultrabithorax*.

Брюшко. Расшифровка сегментного состава брюшка оказалась не менее сложной задачей, чем анализ сегментного состава головы. Позиционная специфичность брюшных сегментов обеспечивается гомеозисными генами *Ultrabithorax*, *abdominal-A*, *Abdominal-B*. При этом передний отдел брюшка специфицируют гены *Ultrabithorax* и *abdominal-A*, а развитие задних сегментов

брюшка и гениталий контролируется геном *Abdominal-B*. При подавлении активности гена *Abdominal-B* в генитальном диске *Drosophila* наблюдается трансформация гениталий самок и самцов в ноги, реже – в антенны. Эти преобразования сопровождаются экспрессией генов *Distal-less* или *dachshund*, которые обычно и определяют развитие этих придатков. Отсутствие ног на брюшке взрослых насекомых определяется подавлением в процессе эмбрионального развития экспрессии гена *Distal-less*.

Считается, что исходно, а также у примитивных насекомых в состав брюшка входит 11 сегментов и концевой членик несегментного происхождения – тельсон (*telson*). Последний гомологичен пигидию аннелид и выявляется преимущественно только у эмбрионов многих групп насекомых. В ряде руководств тельсон рассматривается как двенадцатый сегмент, хотя это морфологически неверно, поскольку даже у эмбрионов он лишен конечностей и целомических мешков. Тельсон, если он имеется, как, например, у имаго Protura или личинок поденок и стрекоз Anisoptera, несет анальное отверстие.

Вместе с тем еще в конце позапрошлого века стали появляться работы, в которых дано описание настоящего XII сегмента брюшка (Heymons, 1895; Burger, 1898). Кроме того, в эмбриологических работах тех лет отмечалось наличие позади XI брюшного сегмента трех мезодермальных групп. Однако принадлежность этих групп к отдельным мезодермальным сомитам, следовательно, к отдельным сегментам брюшка была установлена только в 70-е годы прошлого века (Мельников, 1974б).

Известно, что сегменты, входящие в состав брюшка, морфологически и функционально неравноценны. Семь первых сегментов (I-VII) брюшка служат вместилищем внутренних органов и называются прегенитальными. У взрослых Pterygota эти сегменты брюшка не несут конечностей. Два следующих сегмента (VIII и IX) несут половые придатки и называются генитальными, или половыми. Половые придатки этих двух сегментов, или гонапофизы у самок формируют яйцеклад (жало – у жалоносных перепончатокрылых), а у самцов они формируют копулятивные придатки. При этом если у Thysanura половые придатки имеются на двух сегментах, то у Pterygota половым является только девятый

сегмент брюшка. Последующие сегменты брюшка и концевой членик – тельсон относятся к постгенитальным структурам.

У имаго насекомых брюшко лишено ходных конечностей и соответствующей локомоторной мускулатуры. Большое разнообразие брюшных конечностей наблюдается у личинок и нимф насекомых, из которых следует упомянуть брюшные ноги гусениц чешуекрылых (Lepidoptera) и личинок пилильщиков (Hymenoptera), а также трахейные жабры нимф поденок (Ephemeroptera) и личинок вислокрылок (Megaloptera).

У большинства насекомых наблюдается значительная редукция сегментов брюшка, связанная преимущественно с дегенерацией его концевых сегментов. У Collembola имеется только шесть брюшных сегментов. Однако у Coleoptera, Hemiptera и Diptera редукции подвержен первый сегмент брюшка. Выше уже отмечались модификации брюшка у перепончатокрылых.

У ряда групп, например мускоидных двукрылых, последние сегменты брюшка преобразованы в копулятивный орган или телескопический яйцеклад, который в покое втянут внутрь предшествующих брюшных сегментов. Модификацией одиннадцатого сегмента брюшка является наличие на нем церков, или хвостовых нитей. Следует указать и на более глубокое морфологическое преобразование одиннадцатого брюшного сегмента, выражающееся в формировании двух лопастей – *парапроктов*, прикрывающих анальное отверстие с вентральной стороны и *эпипроктов*, прикрывающих анальное отверстие с дорсальной стороны. У личинок стрекоз на парапрокте и эпипрокте растут три листовидные трахейные жабры. Эпипрокты и парапрокты имеются у сверчков, саранчовых, цикад. У уховерток имеется эпипрокт, а у тараканов, поденок, веснянок, эмбий он сильно редуцирован (Шванвич, 1949).

Брюшко насекомых имеет смешанный состав сегментов, т.е. состоит из ларвальных и постларвальных сегментов (табл. 4). Постларвальными являются I-VII сегменты брюшка, остальные сегменты – ларвальные. У примитивных насекомых *Japyx*, *Machilis* во всех первых семи сегментах брюшка имеются половые железы, что является еще одним подтверждением теории, согласно которой половые продукты могут производиться только постларвальными сегментами. При отсутствии непарного яйцевода каж-

дый из имеющихся яйцеводов открывается наружу при помощи отдельного отверстия (Ephemeroptera). При наличии непарного яйцевода формируется одно половое отверстие – гонопор, исходным местом размещения которого является седьмой сегмент брюшка (как, например, у ухверток), но у большинства насекомых отверстие непарного яйцевода смещается на последующий, восьмой – уже ларвальный сегмент.

Начиная с восьмого, остальные сегменты брюшка – ларвальные. Относительно количества ларвальных сегментов в брюшке мнения разных авторов расходятся. В большинстве руководств указывается на наличие в брюшке насекомых четырех ларвальных сегментов, что соответствует общему числу (11) абдоминальных сегментов (7 постларвальных + 4 ларвальных).

Более сложный состав брюшка насекомых вытекает из эмбриологической работы О.А. Мельникова (1974б), пока мало оцененной, но которой, возможно, суждено стать крупнейшей работой XX века в области морфологии насекомых, конечно, в том случае, если результаты будут подтверждены и другими исследователями. Мельников, изучив эмбриогенез термита *Anacanthotermes ahngerianus*, показал, что проктодеум (задняя кишка) термита представляет собой не простое впячивание стенки терминального (XI) сегмента брюшка, а имеет сегментные признаки. Проктодеум развивается за счет трех ранее неизвестных сегментов тела, которые находятся позади XI брюшного сегмента и в некоторых работах рассматривались в качестве XII абдоминального сегмента. Эти сегменты получили название **проктодеальных** (рис. 11).

По своему происхождению проктодеальные сегменты относятся к ларвальным сегментам. Первый и второй проктодеальные сегменты в процессе эмбриогенеза образуют собственно проктодеум, а из третьего проктодеального сегмента (последнего сегмента тела) образуются пилорус и мальпигиевы сосуды (рис. 11).

В отличие от сегментов других тагм, в процессе эмбриогенеза проктодеальные сегменты не формируют тергитов и размещаются внутри брюшка. Вследствие развития проктодеума морфологический анус насекомых открывается не наружу, а в полость проктодеума, который и сообщается с внешней средой. Такая трактовка в целом не противоречит каким-либо морфологи-

ческим принципам формирования организации членистоногих, поскольку имеются и другие примеры сходных процессов. Укажу, например, на то, что «погружение» ануса внутрь тела напоминает другое преобразование пищеварительного тракта: у высших двукрылых, как известно, оральное отверстие, располагающееся между сильно развитыми лабеллулами, не является морфологическим ртом, поскольку последний расположен на конце рострума, который заканчивается глубоко внутри хоботка.

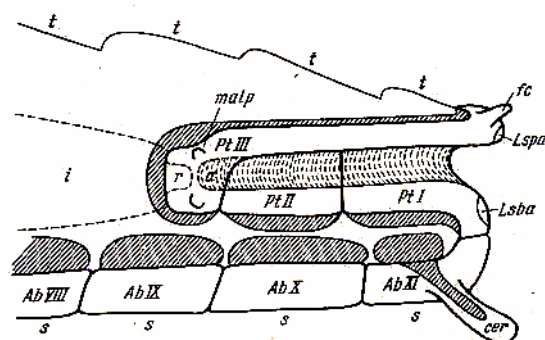


Рис. 11

Схема размещения частей проктодеума и других структур терминальной области тела насекомого. Обозначения: *a* – анус, *AbVIII-AbXI* – сегменты брюшка, *cer* – церки, *fc* – хвостовая нить, *Lsba* – lamina subanalis, *Lspa* – lamina supraanalis, *PtI-PtIII* – проктодеальные сегменты, *s* – стернит, *t* – тергит, *i* – средняя кишка, *malp* – мальпигиевы сосуды, *r* – ректум (из: Мельников, 1974б)

С открытием трех проктодеальных сегментов у насекомых число сегментов, расположенных позади зоны роста, т.е. задних ларвальных, стало одинаковым у ракообразных, скорпионов и насекомых – 7.

Мельников рассматривает проктодеум насекомых в качестве особой – четвертой – тагмы тела на том основании, что сегменты проктодеума образуют новый уникальный отдел пищеварительной системы, в то время как сегменты собственно брюшка являются лишьместищем для пищеварительной, половой, выделительной и других систем. Развитие проктодеума у насекомых и других Неполноусых в ходе филогенеза автор связывает с переходом предков этих членистоногих к наземному образу жизни при остром водном дефиците. Вследствие этого три последних

ларвальных сегмента сформировали проктодеальную полость, служащую для сохранения воды в организме, поскольку обратное всасывание воды у наземных членистоногих осуществляется именно в этом отделе кишечника.

Не возражая против уникальности и значимости проктодеума насекомых, а также своеобразия его формирования в эмбриогенезе, вряд ли целесообразно рассматривать проктодеум в качестве отдельной тагмы. Ведь в итоге «проктодеальная» тагма (пока мы рассматриваем ее как гипотетическую) оказалась в морфологическом отношении «поглощенной» другой тагмой – брюшком. Примеры присоединения сегментов одной тагмы к другой можно найти и при анализе иных тагм насекомых. Беклемишев (1964), обсуждая проблему региональной дифференцировки сегментов, отмечал, что «за формальный критерий разделения тела на тагмы мы будем принимать не характер специализации сегментов, а их слияние между собой» (стр. 308, Т. 1).

Таблица 4. Сегментный состав тагм тела насекомых

Голова	Грудь	Брюшко
Акрон + 6 сегментов	3 сегмента	до 11 + (?) 3 сегмента проктодеума + тельсон (=пигидий)
Сегменты все ларвальные	Сегменты Постларвальные и ларвальные	Сегменты 1-7 – постларвальные Сегменты 8-11 + (?) 3 сегмента проктодеума (12-14) – ларвальные

Таким образом, исходя из исследований Мельникова и с учетом трех проктодеальных сегментов, общее число ларвальных сегментов насекомых составит 13: 6 головных сегментов, 4 сегмента хвостовой лопасти и 3 проктодеальных (табл. 4). В целом это совпадает с формированием в раннем эмбриогенезе насекомых 14 парасегментов, каждый из которых, как отмечалось выше, охватывает заднюю часть одного будущего сегмента и переднюю часть следующего за ним сегмента. Однако пока остается неяс-

ным, представлены ли в этих парасегментах будущие грудные сегменты, которые, как уже отмечалось, у большинства насекомых имеют постларвальную природу.

6. ОСНОВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ТЕЛА НАСЕКОМЫХ

После анализа сегментного состава тела насекомых возникает вопрос, какие стадии онтогенеза более примитивных групп животных репрезентируют те или иные компоненты их тела? Правомочность постановки такого вопроса базируется на одном из постулатов сравнительной эмбриологии, который заключается в том, что пройденные в филогенезе стадии развития предков представлены в эмбриогенезе потомков (*биогенетический закон Мюллера-Геккеля*). По Геккелю онтогенез есть быстрая и краткая рекапитуляция филогенеза. Биогенетический закон, рассматривающий взаимоотношения онтогенеза и филогенеза, подвергался в разное время, как многим поправкам, так и жесткой критике (О. Гертвиг, А. Сэдживик, А.Н. Северцов и др.), поскольку не дает ответа на вопрос, какими механизмами обеспечивается сохранение в онтогенезе филогенетически пройденных стадий (см.: Ключе, 2000).

Были и попытки разработки новых законов, объясняющих сохранение в онтогенезе потомков морфологической эволюции предков (*теория исторического гетерогенезиса, закон консервативных предшествующих стадий, теория протерогенеза* и др.). В настоящее время зарубежные авторы практически игнорируют биогенетический закон, а отношение к нему отечественных авторов все же более сдержанное (см.: Шмальгаузен, 1982; Северцов, 1987; Исаев, 2001). По мнению Л.И. Корочкина (2002), не вызывает сомнений наличие некоего единства индивидуального и исторического развития организмов, а имеющиеся различия морфогенезов разных таксонов обеспечиваются разнообразием временного развертывания сходных молекулярно-генетических процессов. Такая трактовка в целом соответствует *теории филэмбриогенеза*, разработанной А.Н. Северцовым, согласно которой изменения в строении организмов определяются не только степе-

нию перестройки морфогенеза, но и той стадией онтогенеза, на которой она происходит. По мнению Дондуа (1993) в основе зародышевого сходства лежит консерватизм систем генных взаимодействий, контролирующих процесс сегментации.

При сравнительном анализе эмбриогенезов и жизненных циклов обнаруживаются многие примеры рекапитуляции свободных стадий предков в эмбриогенезе более высокоорганизованных групп (например, гастрюла, метатрохофора). Применительно к членистоногим это выражается в том, что эмбриогенез аннелидообразного предка в результате эмбрионизации дополняется последующими постэмбриональными стадиями. Вследствие этого эмбриональный период развития значительно увеличивается за счет постэмбрионального.

Известно, что в эволюции онтогенеза членистоногих, в том числе и насекомых, большое значение имеют два процесса – эмбрионизация и дезэмбрионизация. **Эмбрионизация** представляет собой процесс ухода постэмбриональных формообразующих стадий под защиту яйцевых оболочек, а **дезэмбрионизация**, напротив, характеризуется превращением эмбриональных стадий в постэмбриональные (Захваткин, 1953). Вследствие эмбрионизации онтогенез сокращается, из яйца выходит организм на более поздних стадиях развития, а при дезэмбрионизации – на более ранней стадии. По мнению Шмальгаузена (1982) об эмбрионизации (эмбрионализации индивидуального развития) можно говорить только в том случае, если она охватывает и стадию личинки.

Процесс эмбрионизации всегда сопровождается обогащением яиц желтком, что приводит к увеличению их клейдоичности (обеспеченности всем необходимым для развития зародыша), завершением перехода от полного дробления к поверхностному. При эмбрионизации процесс гастрюляции (обособление зародышевых листков) усложняется, и формируются специальные структуры для усвоения зародышем питательного материала желтка. Происходит также разделение клеточного материала на зародышевую и внезародышевую части, а процесс образования сегментов происходит в яйце (Иванова-Казас, 1981).

Процесс эмбрионизации наиболее наглядно прослеживается при анализе эмбриогенезов *Annelida*. Так, у примитивной полихеты *Podarke* из яйца вылупляется личинка, представленная моди-

фицированной бластулой, поскольку гастрюляция (для большинства животных это типично эмбриональный процесс) осуществляется уже вне яйца на стадии свободноживущего организма. Дальнейшее развитие процесса эмбрионизации заключается в том, что вылупление из яйца личинки переносится на более поздние стадии: трохофоры (*Arenicola*), метатрохофоры (*Neanthes*) или молодого кольчатого червя (*Capitella*). При этом превращение свободноплавающей личинки в стадию эмбриогенеза сопровождается редукцией органов, обеспечивавших свободное существование личинки, но не затрагивает соматобластов, дающих зачатки туловища (Захваткин, 1975).

Особенно интенсивно процесс эмбрионизации осуществляется у групп, перешедших к жизни на суше. Среди членистоногих явление эмбрионизации в наибольшей степени свойственно ракообразным, паукам, клещам, а также насекомым с неполным превращением.

Морфологическим подтверждением эмбрионизации могут, по-видимому, служить и эмбриональные линьки, в результате которых на определенных этапах развития эмбриона сбрасывается тончайшая кутикула. Обычно смену кутикулярного покрова на стадии эмбриона связывают с ростом последнего. По Шатрову (2000), смена кутикулярного покрова свидетельствует о реальном прохождении последовательных онтогенетических ступеней. Интересно, что эмбриональные линьки характерны как для насекомых с неполным превращением, так и для насекомых с полным превращением (Поливанова, 1982), что вносит трудности в трактовку происхождения полного превращения на основе дезэмбрионизации (теория Берлезе-Ежикова).

Процесс эмбрионизации еще недостаточно изучен и осмыслен, что вызывает дискуссии даже по определению самого понятия. Имеется мнение, что истинно эмбрионизованными могут рассматриваться лишь те стадии онтогенеза, которые морфологически и функционально всегда отождествляются с эмбрионом и не отделимы от него, т.е. когда весь морфогенетический потенциал эмбрионизованной стадии перенесен в эмбрион (Шатров, 2000). Но имеются случаи, когда под оболочкой яйца скрывается стадия, имеющая собственную кутикулу. Например, у клещей и других групп паукообразных эмбриональной стала стадия пред-

личинки (*praelarva*), функцией которой является утилизация желтка. Предличинка развивается скрытно, под защитой яйцевых оболочек. Ее можно рассматривать в качестве фартатного организма, а не эмбриона. Переход предличинки в эмбриогенез связан с обогащением яйца питательным материалом. В частности, у клещей *Ascariformes* выявлены все ступени превращения активной постэмбриональной стадии развития в стадию эмбриональную. Такую форму эмбрионизации называют *желточной*, или *лецитальной*. Постэмбриональные стадии переходят в яйцо через лецитотрофию, а яйца откладываются до начала эмбриогенеза (Ланге, 1960). Именно эта форма эмбрионизации играет ведущую роль в развитии членистоногих, в отличие от спорадически встречающейся среди членистоногих другой – *утробной* (*утеральной*) формы эмбрионизации. В последнем случае происходит задержка яиц в половых путях самки. Это приводит либо к яйцеживорождению, т.е. откладки яиц с развивающимся зародышем, либо к рождению молоди на разных стадиях развития.

Биологический смысл эмбрионизации заключается в повышении уровня организации молодых вылупившихся особей, а это является основой для освоения самых разнообразных сред обитания и приводит к повышению жизнестойкости организмов. Вследствие эмбрионизации весь процесс образования сегментов происходит в яйце, за исключением многоножек и *Protura*, которым свойствен анаморфоз – прирост у личинок нескольких последних (с 9 до 12) сегментов брюшка. Таким образом, постэмбриональное развитие подавляющего большинства насекомых можно охарактеризовать как эпиморфоз (= протометаболия), а анаморфоз поглощен эмбриогенезом.

Однако в некоторых случаях эмбрион членистоногого может дать более полное представление о сегментном составе, чем последующая стадия постэмбрионального развития. Так, по данным А.Б. Ланге у клещей отряда *Parasitiformes* эмбрион имеет 13-14 сегментов, но при образовании личинки сегменты на границе про-опистосомы и ног IV временно редуцируются; их восстановление происходит только на стадии протонимфы.

Итак, вполне очевидно, что при расшифровке происхождения сегментов тела следует учитывать эмбрионизацию. Но вернемся к поставленному вопросу о составе тела членистоногих.

Интересное мнение по расшифровке состава основных компонентов тела животных высказал Старобогатов (2000). Согласно сформулированному им *принципу основных компонентов тела* формирование различных частей тела у разных групп животных идет путем поэтапного переноса развития этих частей на эмбриональную и личиночную стадии онтогенеза. Кроме того, анализ основных компонентов тела дает возможность выяснить соотношение основных частей тела личинки и тела взрослого животного. По Старобогатову, основными компонентами тела являются гастркулярное, постгастркулярное, ларвальное и постларвальное тела.

Личинка и взрослая особь – протрохула – низших многоклеточных является как бы усложненным и дифференцированным телом гастреры, т.е. *гастральным телом*, хотя она состоит не из двух, а из трех зародышевых листков, из которых развились личиночные органы. Однако эти усложнения в развитии произошли исключительно в рамках тела гастреры. У животных, сформированных только за счет гастрального тела, целым всегда отсутствует.

Формирование принципиально нового отдела тела происходит у трохефор (некоторые моллюски, полихеты), гипосфера которых надстраивается новым отделом, названным Старобогатовым *постгастральным телом*. Последнее может быть лишено целомов, либо, напротив, их иметь. В постгастральном теле многих животных формируется пара целомических мешков, которые могут давать выросты и в гастральное тело.

У некоторых нектохет многощетинковых червей, у пиявок, неотенических полихет постгастральное тело уменьшается и напоминает собой ларвальный сегмент, за который зачастую и принимается. Однако тело дополняется новым отделом – *ларвальным телом*, которое уже способно распадаться на ряд сегментов с целомическими мешками (метатрохофора, ранние личинки ракообразных).

И, наконец, четвертым отделом тела является *постларвальное тело*, формирующееся за счет зоны роста. Оно имеется уannelid и членистоногих.

Таким образом, тело членистоногих, по мнению Старобогатова, состоит из гастрюлярного тела (акрон), постгастрюлярного тела, или первого сегмента ларвального тела (верхняя губа), ларвального тела (все сегменты головы, задние сегменты брюшка и тельсон) и постларвального тела (сегменты груди и передние сегменты брюшка).

В заключение отмечу, что обе рассмотренные проблемы – происхождение насекомых и сегментация их тела, – несмотря на почти двухвековую историю их изучения, и в настоящее время окончательно не решены. Однако определенный оптимизм внушают успехи, достигнутые в последнее десятилетие по генетической расшифровке морфотипа, а также попытки синтеза в области филогении данных морфологии, палеонтологии и молекулярных реконструкций. Хотя, как мы уже могли неоднократно убедиться, зачастую выводы, сделанные на основе разных методологий, сильно разнятся. Дальнейшее изучение этих сложнейших проблем внесет много нового в познание своеобразия морфологического и функционального становления насекомых – этой наиболее многочисленной и чрезвычайно разнообразной группы животного мира.

ИЗБРАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Беккер Э. Г. Теория морфологической эволюции насекомых. М.: Изд-во Московского университета, 1966. 328 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных / Изд. третье, в двух томах. М.: Наука, 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с.; Т. 2. Органология. 446 с.

Бирштейн Я. А. Новые взгляды на филогению членистоногих // Успехи современной биологии. 1948. Т. 25. № 1. С. 143-149.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л. Изд. АН СССР, 1949. 279 с.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.

Дондуа А. К. Закон зародышевого сходства и современные проблемы биологии // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. 1993. Вып. 3. № 17. С. 3-12.

Зарайский А. Г. НОХ-гены в эмбрио- и филогенезе // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 1. С. 3-13.

Захваткин А. А. Конспект курса «Эмбриология членистоногих» // Сборник научных работ. М.: Изд-во Московского университета, 1953. С. 335-378.

Захваткин Ю. А. Эмбриология насекомых (курс лекций). Учебное пособие для университетов. М.: Высшая школа, 1975. 328 с.

Знойко И. Ю., Зиновьева Р. Д., Знойко С. Л. Гомеобоксные гены: структура и экспрессия в ходе развития и регенерации // Известия АН. Серия биологическая. 1999. № 2. С. 133-144.

Иванов П. П. Первичная и вторичная метамерия тела // Журнал общей биологии. 1944. Т. 5, вып. 1. С. 61-94.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука, 1981. 207 с.

Иванова-Казас О. М. Неотения как особый модус эволюции. 2. Неотения у членистоногих и хордовых // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 11. С. 1256-1265.

Исаев В. А. Теории эволюции. Иваново: Ивановский государственный университет, 2001. 118 с.

Историческое развитие класса насекомых / Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 178. М.: Наука, 1980. 256 с.

Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань, 2000. 336 с.

Корочкин Л. И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.

Корочкин Л. И. Биология индивидуального развития (генетический аспект). М.: Изд-во МГУ, 2002. 264 с.

Криволицкий Д. А. Филогения и таксономический ранг клещей // VII Акарологическое совещание. Тез. докл. СПб., 1999. С. 36-37.

Ланге А. Б. Предличинка клещей отряда Acariformes и ее особенности у палеокарид (Palaeacariformes) // Зоологический журнал. 1960. Т. 39, вып. 12. С. 1810-1834.

Мамаев Б. М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомологическое обозрение. 1975. Т. 54, вып. 3. С. 499-506.

Мельников О. А. Эмбриогенез *Anacanthotermes ahngerianus* (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, вып. 6. С. 838-854.

Мельников О. А. О первичной гетерономии сегментов тела Articulata // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32, вып. 5. С. 697-612.

Мельников О. А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных // Журнал общей биологии. 1974а. Т. 35, вып. 6. С. 858-873.

Мельников О. А. О морфогенезе проктодеума насекомых в связи с тагмозисом их тела // Зоологический журнал. 1974б. Т. 53, вып. 12. С. 1786-1797.

Павлов В. Я. Периодическая система членистых. М.: ВНИРО, 2000. 186 с. + 1 вкл.

Поливанова Е. Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М.: Наука, 1982. 188 с.

Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37, вып. 4. С. 543-555.

Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. 2002. Т. 73. СПб. 108 с.

Северцов А. С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.

Старобогатов Я. И. Филогения и система членистоногих (Arthropoda) // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111, вып.6. С. 828-839.

Старобогатов Я. И. Принцип основных компонентов тела и филогенетические отношения типов целомических животных. 2. Уровни целомической организации и филогения первичноротых // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 2. С. 131-140.

Татаринов Л. П. Филогенетические исследования: классический дарвинизм, кладистический анализ, молекулярная генетика // Палеонтологический журнал. 2003. № 3. С. 3-12.

Тихомирова А. Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции. М.: Наука, 1991. 168 с.

Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.

Чайка С. Ю. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. М.: КМК Scientific Press, 1997. 426 с.

Чернышев В. Б. Происхождение насекомых и их ранняя эволюция с экологической точки зрения // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 3. С. 5-16.

Шаров А. Г. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих (Arthropoda). 1. От аннелид к членистоногим // Зоологический журнал. 1965. Т. 44, вып. 6. С. 803-817.

Шаров А. Г. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих (Arthropoda). 2. Происхождение и филогенетические взаимоотношения основных групп членистоногих // Зоологический журнал. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 963-979.

Шаров А. Г. О двойственном характере метамерии Articulata // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26. С. 619-622.

Шаров А. Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Доклады на двадцать четвертом ежегодном чтении памяти

Н.А. Холодковского. Вопросы палеонтологии насекомых. М.: Наука, 1973. С. 49-63.

Шарова И. Х. Зоология беспозвоночных. М.: Владос, 1999. 592 с.

Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных / Труды Зоологического института РАН. Т. 285. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2000. 280 с. + 24 с. вклейка.

Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. М.-Л.: Советская наука, 1949. 900 с.

Шванвич Б. Н. Введение в энтомологию. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1959. 342 с.

Шаталкин А. И. Проблема архетипа и современная биология // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 4. С. 275-291.

Шаталкин А. И. Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 56 (2). СПб., 2003. 109 с.

Abzhanov A., Holtzman S., Kaufman T. C. The *Drosophila* proboscis is specified by two Hox genes, *proboscipedia* and *Sex combs reduced*, via repression of leg and antennal appendage genes // Development. 2001. Vol. 128. P. 2804-2814.

Abzhanov A., Kaufman T. C. Homeotic genes and the arthropod head: Expression patterns of the *labial*, *proboscipedia*, and *Deformed* genes in crustaceans and insects // Proceedings of National Academy of science. 1999. Vol. 96. Issue 18. P. 10224-10229.

Abzhanov A., Kaufman T. C. Crustacean (malacostracan) Hox genes and the evolution of the arthropod trunk // Development. 2000. Vol. 127. Issue 11. P. 2239-2249.

Akam M. The molecular basis for metameric pattern in the *Drosophila* embryo // . 1987. Vol. 101. N 1. P. 1-22.

Akam M. Insect development: is pairing the rule? // Nature. 1994. Vol. 367. N 6462. P. 410-411.

Akam M. Hox genes in arthropod development and evolution // Biological Bulletin. 1998. Vol. 195. N 3. P. 373-374.

Anderson D. T. Embryology and phylogeny in annelids and arthropods. Oxford: Pergamon Press, 1973. 495 p.

Averof M., Akam M. Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans // Nature. 1995. Vol. 376. N 6539. P. 420-423.

Averov M., Cohen S. M. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills // Nature. 1997. Vol. 385. P. 627-630.

Ballard J. W. O., Olsen G. J., Faith D. P., Odgers W. A., Rowell D. M., Atkinson P. W. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods // Science. 1992. Vol. 258. P. 1345-1348.

Beer G. de. Embryos and ancestors. Oxford. 1958. 197 p.

Boore J. L., Collins T. M., Stanton D., Daehler L. L., Brown W. M. Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA rearrangements // *Nature*. 1995. Vol. 376. N 6536. P. 163-165.

Carroll S. B., Weatherbee S. D., Langeland J. A. Homeotic genes and the regulation and evolution of insect wing number // *Nature*. 1995. Vol. 375. P. 58-61.

Casares F., Mann R. S. The ground state of the ventral appendage in *Drosophila* // *Science*. 2001. Vol. 293. N 5534. P. 1477-1480.

Cohen S. M. Specification of limb development in the *Drosophila* embryo by positional cues from segmentation genes // *Nature*. 1990. Vol. 343. P. 173-177.

Dallai R. Considerations on Apterygota phylogeny // *Bollettino di Zoologia*. 1980. Vol. 77, suppl. P. 35-48.

Damen W.G. Parasegmental organization of the spider embryo implies that the parasegment is an evolutionary conserved entity in arthropod embryogenesis // *Development*. 2002. Vol. 129. P. 1239-1250.

Davis G. K., Patel N. H. Short, long, and beyond: Molecular and embryological approaches to insect segmentation // *Annual Review of Entomology*. Vol. 47. Palo Alto, Calif., 2002. P. 669-699.

Dohle W. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name «Tetraconata» for the monophyletic unit Crustacea plus Hexapoda // *Annales de la Societe Entomologique de France*. 2001. T. 37. N 1-2. P. 85-103.

Dong P.D.S., Chu J., Panganiban G. Proximodistal domain specification and interaction in developing *Drosophila* appendages // *Development*. 2001. Vol. 128. P. 965-972.

Garca-Machado E., Pempera M., Dennebouy N., Oliva-Suarez M., Mounolou J.-C., Monnerot M. Mitochondrial genes collectively suggest the paraphyly of Crustacea with respect to Insecta // *Journal Mol. Evol.* 1999. Vol. 49. P. 142-149.

Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1908. 1430 S.

Handlirsch A. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. 1 Teil. Wien. 1937. 140 S.

History of Insects. Ed. by Alexandr P. Rasnitsyn a. Donald L. J. Quicke. Dordrecht / Boston / London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. 517 p.

Hughes C. L., Kaufman T. C. RNAi analysis of *Deformed*, *proboscipedia* and *Sex comb reduced* in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*: novel roles for the genes in the hemipteran head // *Development*. 2000. Vol. 127. Issue 17. P. 3683-3694.

Hughes C. L., Kaufman T. C. Exploring the myriapod body plan: expression patterns of the ten Hox genes in a centipede // *Development*. 2002. Vol. 129. Issue 5. P. 1225-1238.

Kristensen N. P. The phylogeny of hexapod «orders»: A critical review of recent accounts // *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. 1975. Bd 13, H. 7. S. 1-44.

Kristensen N. P. Phylogeny of insect orders // *Annual Review of Entomology*. Vol. 26. Palo Alto, Calif., 1981. P. 135-157.

Kukalova-Peck J. Origin of the insect wing and wing articulation from arthropodan leg // *Canadian Journal of Zoology*. 1983. Vol. 61. P. 1618-1669.

Kukalova-Peck J. The «Uniramia» do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea) // *Canadian Journal of Zoology*. 1992. Vol. 70. N 2. P. 236-255.

Larink O. Embryonic and postembryonic development of Machilidae and Lepismatidae (Insecta: Archaeognatha et Zygentoma) // *Entomologia Generalis*. 1983. Vol. 8. N 2/3. P. 119-133.

Lawrence P. A. The cellular basis of segmentation in insects // *Cell*. 1981. Vol. 26. Part 1. P. 3-10.

Little C. The colonization of land – origins and adaptations of terrestrial animals. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 290 p.

Manton S. M. Arthropod phylogeny – a modern synthesis // *Journal of Zoology* (London). 1973. Vol. 171. P. 111-130.

Manton S. M., Anderson D. T. Polyphyly and the evolution of Arthropods // *The origin of major invertebrate groups* / Edited by M.R.House. London e.a., 1979. P. 269-321.

Matsuda R. Morphology and evolution of the insect head. Michigan. 1965. 334 p. (Memoirs of the American Entomological Institute. N 4).

Matsuda R. Morphology and evolution of the insect thorax. Ottawa. 1970. 431 p. (Memoirs of the Entomological Society of Canada. N 78).

McNamara K. J., Trewin N. H. A euthycarcinoid arthropod from the silurian of western Australia // *Palaeontology*. 1993. Vol. 39. Part 2. P. 319-335.

Melnikov O. A., Beljaeva N. V. (Мельников О. А., Беляева Н. В.) Zur Embryonalentwicklung einiger cephaler Sinnesorgane und ihrer Innervierung bei Insekten // *Russian Entomological Journal*. 1995. Vol. 4. N 1-4. P. 167-178.

Melnikov O. A., Rasnitsyn A. P. (Мельников О. А., Расницын А. П.) Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: das Acron // *Beiträge zur Entomologie*. 1984. Bd 34, N 1. S. 3-90.

Minelli A. A three-phase model of arthropod segmentation // *Dev. Genes Evol.*, 2001. Vol. 211. P. 509-521.

Omodeo P., Minelli A., Baccetti B. On the phylogeny of pterygote insects // *Bollettino di zoologia*. 1980. T. 47, suppl. P. 49-63.

Osborn H. The habits of insect as a factor in classification // *Annals of the Entomological Society of America*. 1908. Vol. 1. P. 70-84.

Patel N. H. The evolution of arthropod segmentation: insights from comparisons of gene expression patterns // *Development*. 1994. Suppl. P. 201-207.

Percial-Smith A., Weber J., Gilfoyle E., Wilson P. Genetic characterization of the role of the two HOX proteins, Proboscipedia and Sex Combs Reduced, in determination of adult antennal, tarsal, maxillary palp and proboscis identities in *Drosophila melanogaster* // *Development*. 1997. Vol. 124. Issue 24. P. 5049-5062.

Popadic A., Panganiban G., Rusch D., Shear W. A., Kaufman T. C. Molecular evidence for the gnathobasic derivation of arthropod mandibles and for the appendicular origin of the labrum and other structures // *Development Genes and Evolution*. 1998. Vol. 208. N 3. P. 142-150.

Rasnitsyn A. P. (Расницын А. П.) Class Insecta Linné, 1758. The Insects (=Scarabaeoda Laicharting, 1781) // *History of Insects*. Ed. by Alexandr P. Rasnitsyn and Donald L.J. Quicke. Dordrecht / Boston / London: Kluwer Acad. Publishers, 2002. P. 65-69.

Rauskolb C. The establishment of segmentation in the *Drosophila* leg // *Development*. 2001. Vol. 128. P. 4511-4521.

Rempel J. G. The evolution of the insect head: the endless dispute // *Quaestiones entomologicae*. 1975. Vol. 11. N 1. P. 7-24.

Schram F. R., Jenner R. A. The origin of Hexapoda: A crustacean perspective // *Annales de la Societe entomologique de France (N.S.)*. 2001. T.37. N 1-2. P. 243-264.

Schram F. R., Rolfe W. D. I. New euthycarcinoid arthropods from the Upper Pennsylvanian of France and Illinois // *Journal of Paleontology*. 1982. Vol. 56. P. 1434-1450.

Sharov A. G. (Шаров А. Г.) Basic arthropodan stock with special reference to insects. Oxford et al.: Pergamon Press, 1966. 271 p.

Shcherbakov D. E. (Щербakov Д. Е.) Controversies over the Insect origin revisited // *Proceedings of the First International Palaeoentomological Conference, Moscow, 1998: AMBA projects AM/PFICM98/1/99*. Bratislava, 1999. P. 141-148.

Shear W. A. Insect fossils: end of the Uniramia taxon? // *Nature*. 1992. Vol. 359. N 6395. P. 474-478.

Siewing R. Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung // *Zoologischer Anzeiger*. 1963. Bd 170. № 11-12. S. 429-468.

Singh S. The myth of intercalary segment in insect head // *Journal of Morphology*. 1981. Vol. 168. N 1. P. 17-42.

Schmidt-Ott U., Gonzales-Gaitan M., Jackle H., Technau G.M. Number, identity, and sequence of the *Drosophila* head segments as revealed by neural elements and their deletion patterns in mutants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1994. Vol. 91. P. 8363-8367.

Schmidt-Ott U., Technau G.M. Expression of *en* and *wg* in the embryonic head and brain of *Drosophila* indicates a refolded band of seven segment remnants // *Development*. 1992. Vol. 116. P. 111-125.

Snodgrass R. E. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda // Smithsonian miscellaneous collections. 1938. Vol. 97. N 6. P1-159.

Snodgrass R. E. Fact and theories concerning the insect head // Smithsonian miscellaneous collections. 1960. Vol. 142. N 1. 61 p.

Struhl G. Blastoderm fate map of compartments and segments of the *Drosophila* head // Developmental Biology. 1981. Vol. 84. P. 386-396.

Tamarelle M. Transient rudiments of second antennae on the «intercalary» segment of embryos of *Anurida maritima* Guer. (Collembola: Arthropleona) and *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1984. Vol. 13. N 5-6. P. 331-336.

Tillyard R. J. A new theory of the evolution of the insects // Nature. 1930. Vol. 126. N 3191. P. 996-998.

Tyszkiewicz K. Ewolucja głowi owadów – nie kończąca się dyskusja // Przegląd zoologiczny. 1980. T. 24. N 4. S. 419-430.

Vachon G., Cohen B., Pfeifle C., McGuffin M. E., Botas J., Cohen S. M. Homeotic genes of the *Bithorax* complex repress limb development in the abdomen of the *Drosophila* embryo though the target gene *Distal-less* // Cell. 1992. Vol. 71. P. 437-450.

Williams T. A., Nagy L. M. Developmental modularity and the evolutionary diversification of arthropod limbs // Journal of Experimental Zoology. 2001. Vol. 291. N 3. P. 241-257.

* * * * *