

Д. М. Штейнберг

**ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЖЕНСКОЙ
ПОЛОВОЙ ЖЕЛЕЗЫ НАСЕКОМЫХ**(D. M. STEINBERG. ADAPTATION MORPHOLOGY OF FEMALE OVARIES
IN INSECTS)

Хорошо известно, что женская половая железа насекомых состоит из отдельных яйцевых трубочек (овариол), число которых как у разных систематических групп, так и в ряде случаев у одного и того же вида может варьировать в широких пределах. Известно также, что и число яйцевых камер, входящих в состав каждой овариолы, у разных видов насекомых очень различно. Вопрос о числе яйцевых трубочек, количестве яйцевых камер и факторах, определяющих закономерности их развития, неоднократно исследовался в разных семействах и отрядах насекомых и обсуждался в литературе. Однако мне не известны исследования, в которых вопрос о количестве овариол и числе яйцевых камер рассматривался бы сравнительно в целом для всего класса. Имеется лишь попытка В. А. Догеля использовать количественные различия в числе яйцевых трубочек у насекомых как один из примеров олигомеризации гомологичных органов (Догель, 1954 : 206). Между тем рассмотрение вопроса в целом позволяет, как мне кажется, подметить некоторые общие особенности приспособительной эволюции в строении женской половой железы насекомых. Настоящая статья построена главным образом на анализе литературных источников, в том числе ранее опубликованных работ автора, и лишь в небольшой степени на ранее неизвестных новых исследованиях.

Половые железы насекомых формируются как самостоятельный зачаток в процессе индивидуального развития на ранних стадиях эмбриогенеза. В образовании их участвуют клеточные элементы двоякого происхождения: сами половые клетки — овогонии и овоциты, а также питающие их клетки дифференцируются из полового зачатка, который у многих видов обособляется еще в период дробления. Фолликулярный эпителий, соединительнотканые оболочки желез развиваются из внутреннего листка мезодермы и приходят в соприкосновение с первичнополовыми клетками во время сегментации мезодермы. Ранняя дифференциация полового зачатка особенно часто имеет место у различных двукрылых (Мечников, 1865; Ковалевский, 1886; Ritter, 1890; Kahle, 1908). При облучении полярной плазмы в яйце дрозофилы в начале дробления развивались яйцевые трубочки, лишенные половых и питающих клеток (Geigy, 1931; Geigy u. Aboim, 1944).¹

Среди других отрядов обособление полового зачатка в период дробления отмечено у жуков-листоедов (Negner, 1908; Haget, 1953, и др.) и не-

¹ Вместе с тем представление о полярных клетках как только о половом зачатке должно быть в настоящее время пересмотрено, так как у дрозофилы часть из них входит в состав средней кишки зародыша (Poulson, 1947).

которых паразитических перепончатокрылых (Hegner, 1915; Silvestri, 1915; Иванова-Казас, 1952). Чаще же столь ранняя дифференциация полового зачатка не наблюдается; первичнополовые клетки удается вычлениить из общей массы клеток в период образования зародышевой полоски или при ее сегментации (Mija, 1952; Mukerji a. Banerjee, 1952).

Зейдель (Seidel, 1924) описал у *Pyrrhocoris apterus* L. метамерное вхождение первичнополовых клеток в целомические мешочки семи пар брюшных сегментов, а после распада целомических мешков концентрацию половых зачатков во II—III сегментах брюшка. Посегментное расположение первичнополовых клеток на стадии зародышевого пятна наблюдается и при развитии чешуйницы *Lepisma saccharinum* L.; при смыкании тергитов это посегментное расположение отчетливо видно у этого вида во II—VI брюшных целомических мешочках (Heymons, 1897; Шаров, 1953). У чешуйницы это первичное расположение в пяти сегментах сохраняется в течение почти всего периода постэмбрионального развития, и только после девятой линьки, вследствие сокращения парных выводных протоков, метамерность в строении яичников утрачивается. Каждый зачаток дает начало одной овариоле; пять овариол сохраняется в каждом яичнике. Это число овариол характерно и для других родов сем. *Lepismatidae* — *Lepisma*, *Ctenolepisma*, *Lepismina*, *Nicolettia*, *Petrobius* (Denis, 1949). В другом семействе Thysanura, у рода *Machilis*, строгое соответствие овариол отдельным сегментам утрачивается, но число их (7) в каждом яичнике соответствует числу возникающих метамерных зачатков (Heymons, 1906). В отряде Diplura у рода *Japyx* во взрослом состоянии в каждом из I—VII сегментах брюшка имеется по одной паре овариол. В то же время у другого рода, *Campodea*, сегментарность в строении яичников полностью утрачивается, что характерно и для различных Myriapoda. Среди Thysanura первичная сегментарность в строении сохраняется и в семенниках. У взрослого *Machilis* имеется 3 пары семенников, у *Lepisma* 3 пары, у *Ctenolepisma* 7 пар, у *Lepismina* 2 пары. При развитии самцов *Lepisma*, по-видимому, с самого начала закладывается только 3 пары семенников на границах III—IV, IV—V и V—VI сегментов (Шаров, 1953).

Строение половой железы в виде 7 пар посегментно расположенных яйцевых трубочек или семенников следует считать, по-видимому, первичным. Среди крылатых насекомых это число наиболее часто сохраняется в отряде Heteroptera. В большинстве семейств настоящих полужесткокрылых (*Cydnidae*, *Pentatomidae*, *Coreidae*, *Lygaeidae*, *Pyrrhocoridae*, *Reduviidae*, *Triatomidae*, *Nabidae*, *Miridae*, *Notonectidae*, *Corixidae*) преобладают виды с семью овариолами в каждом яичнике или с семью парами семенников. У других видов полужесткокрылых это число сокращается, причем это уменьшение затрагивает чаще семенники, чем яичники (Woodward, 1950). Догель (1954) считал возможным допустить наличие в первичном состоянии (у прототипа яичника) 8 овариол, соответствующих первым 8 сегментам брюшка, основываясь на допущении, что они могли развиваться во всех сегментах, лежащих впереди полового отверстия. Однако ни при эмбриональном развитии, ни у сохранивших наиболее примитивное строение половых желез *Japygidae* и Thysanura 8 пар половых зачатков не развивается, а закладывается всегда не более 7 пар. Кроме того, половое отверстие (овипор) расположено на IX сегменте только у чешуекрылых и жесткокрылых, а у всех других отрядов оно лежит на VIII сегменте, причем и у чешуекрылых на VIII сегменте имеется второе половое отверстие — копулятивное. Соответственно в семи, впереди от полового отверстия лежащих сегментах могут развиваться зачатки 7 пар половых желез.

В большинстве отрядов крылатых насекомых число овариол в яичнике, а также число долек в семеннике вторично изменяются; число их может сокращаться, причем с самого начала закладывается уменьшенное число половых зачатков с утратой посегментного их расположения (процесс олигомеризации) или же, наоборот, число овариол возрастает, иногда очень значительно (процесс полимеризации). Яичник с вторично увеличенным числом яйцевых трубочек может в процессе онто- или филогенеза снова подвергнуться процессу олигомеризации.

В пределах целого отряда наиболее стойко одно и то же число овариол удерживается у *Lepidoptera* — 4 в каждом яичнике. Исключение составляет только сем. *Incurvariidae*, у разных видов которого число овариол значительно возрастает: у *Nemotois scabiosella* Scop. 12—20 овариол, у *Tegeticula alba* L. (симбионт *Yucca*) 30—36 овариол (Bourgogne, 1951). Среди жесткокрылых часто наблюдается значительная олигомеризация; многие исследованные виды имеют только 2 овариолы в каждом яичнике: *Ips typographus* L. (Merker u. Wild, 1954), *Ernobius mollis* L. (Gardiner, 1953), *Chrysomela varians* L. (Rethfeld, 1924), *Polydrosus mollis* Ström. (Lénkowa, 1949) и др. В то же время в семействах *Lampyridae* и *Meloidae* овариолы многочисленны. У видов сем. *Staphylinidae* также число овариол достигает 12 в каждом яичнике (Jeannel, 1949).

Среди *Hymenoptera* *Aculeata* только 3 овариолы развиваются у разных видов семейств *Scoliidae*, *Mutillidae*, *Vespidae*, *Pompilidae*, *Sphegidae*; 3—4 овариолы у *Apoidea*. Исключение составляют только общественные перепончатокрылые (муравьи, медоносная пчела), у которых число овариол варьирует у разных каст, а также некоторые паразиты.

У *Diptera* в каждом яичнике развивается множество овариол, число которых варьирует от условий питания. Однако у некоторых паразитов — *Melophagus ovinus* L. (*Hippoboscidae*), *Nycteribiidae* — число их снова вторично сокращается.

Полимеризация числа овариол существует и у многих *Polyneoptera*. Среди саранчевых имеются как виды с небольшим числом овариол — 4—5 в каждом яичнике (виды родов *Stenobothrus*, *Euthystira*, *Chorthippus*), так и виды с увеличенным их числом до 10—13 (виды родов *Chrysochraon*, *Psophus*, *Mecostethus*, *Omocestus*, Рубцов, 1934; Waloff, 1954). Повышенное число овариол характерно также для *Phasmatodea* — *Carausius morosus* L. 23—26, *Sipyloidea sipyilus* W. 12—14 и для *Blattoidea* — виды родов *Blatta*, *Periplaneta*, *Epilampra*, *Panchlora*, *Blabera* 16—23 овариолы (Hagan, 1941).

Таким образом, число овариол у разных видов насекомых варьирует в больших пределах. Вряд ли можно сомневаться в том, что при уменьшении числа яйцевых трубочек (олигомеризации) каждая из них гомологична таковым прототипа с семью овариолами. Образование половых зачатков в отдельных сегментах выпадает и число овариол соответственно сокращается. Труднее обосновать гомологию яйцевых трубочек таковым прототипа, когда число их увеличивается в несколько раз (полимеризация) и утрачиваются всякие следы первичного соответствия каждой пары овариол одному из брюшных сегментов. Надежным критерием явился бы тщательный анализ процесса закладки подобных яичников в эмбриогенезе, пока, однако, недостаточно исследованный.

Действительно, на основании старых исследований по развитию таракана (Neumons, 1892) можно предполагать, что образование первичнополовых клеток происходит не одновременно: они начинают дифференцироваться из мезодермы вскоре после ее закладки и их образование продолжается вплоть до развития целомических мешков. В то же время у *Melanoplus differentialis* Th. (Nelsen, 1934) все первичнополовые клетки возникают, по-видимому, одновременно с образованием мезо-

дермы. Эти данные позволяют только считать, что с момента начала деления первичнополовых клеток и образования первичных овогоний яичник сразу начинает развиваться как множественное образование с большим числом будущих овариол.

Учитывая также, что морфологические процессы, развертывающиеся в процессе индивидуального развития в каждой отдельной овариоле, подобны у разных видов с разным строением яичников и различным числом овариол, можно, очевидно, гомологизировать овариолы разных типов яичников между собою и подходить с одинаковыми критериями к анализу их развития.

Процессы уменьшения и увеличения числа яйцевых трубочек происходили в филогенезе, несомненно, независимо и параллельно в разных отрядах и семействах насекомых. Число яйцевых камер развивалось при этом в известной степени в обратной зависимости к числу яйцевых трубочек: чем меньше овариол, тем, как правило, больше в каждой из них число камер. Это хорошо видно при сравнении яичников чешуекрылых и жесткокрылых *Polyphaga* с яичниками насекомых ортоптероидного комплекса или мух. Ясно выступает эта закономерность только у тех групп, у которых образование новых яйцевых камер заканчивается еще на постэмбриональных стадиях развития, в связи с прекращением овогональных делений (Штейнберг, 1938). У насекомых с телотрофным яичником, как например у *Heteroptera* или жесткокрылых *Adephaga*, выявить эту корреляцию затруднительно. Однако и в политрофном яичнике при небольшом числе овариол число камер может быть невелико, как это известно, например, для многих *Hymenoptera Aculeata*. Снижение плодовитости в этих случаях компенсируется заботой о потомстве — об обеспечении каждой выходящей из яйца личинки необходимой пищей (*Sphegidae*, *Mutillidae*, *Scoliidae*, *Apoidea* и др.).

Уменьшение числа яйцевых трубочек и соответственно плодовитости наблюдается конвергентно в разных отрядах и при переходе к яйцеживорождению или живорождению (Hagan, 1951). У *Glossina tachinoides*, как и у других видов сем. *Glossinidae*, во взрослом состоянии с каждой стороны имеется лишь одна овариола, причем яйца созревают в правой и левой трубочке по очереди и поступают в выводковую камеру. У *Melophagus ovinus* L. (*Hippoboscidae*) в каждом яичнике сохраняется лишь по две овариолы с небольшим числом овоцитов. У *Nycteribiidae* яичник асимметричен, поскольку созревание овоцитов происходит одновременно, но одиночно (Scott, 1917). У живородящего *Hemimerus* (*Dermaptera*), паразита африканских грызунов, в каждом яичнике 10—12 овариол, из которых большинство не функционирует; у другого живородящего вида того же отряда *Arixenia* sp., паразита летучих мышей на Зондских островах, в яичнике остается только 3 овариолы. В то же время у яйцекладущих свободно живущих ухверток рода *Forficula* овариолы многочисленны. Уменьшение числа овариол по сравнению с яйцекладущими видами до 6 в каждом яичнике имеет место и у живородящего гавайского таракана *Diploptera dytiscoides* Serk. Среди *Heteroptera* у паразитического живородящего *Hesperoctenes fumarius* Westw. остается только 2 пары овариол (Hagan, 1951).

Все эти случаи перехода отдельных видов разных отрядов к яйцеживорождению или живорождению отчетливо свидетельствуют о тесной связи, существующей между развитием яиц в выводковых путях матери и уменьшением числа овариол. С другой стороны, ясно, что это уменьшение в ходе исторического развития относительно быстро закреплялось в наследственности, так как отмечается у видов, сравнительно недалеко дивергировавших от исконных типичных предков того или другого отряда.

Не менее легко и быстро происходил в процессе филогенеза и обратный процесс — увеличение числа овариол в связи с изменениями условий существования. Вряд ли можно сомневаться в том, что шмели-кукушки рода *Psithyrus* произошли от настоящих шмелей *Bombus*, обнаруживая ряд морфологических особенностей, связанных с переходом к паразитированию (Попов, 1945).

При вскрытии значительного числа самок и рабочих разных видов шмелей, пойманных в Ленинградской и Белгородской областях (*Bombus derhamellus* Kby., *B. agrorum* F., *B. hortorum* L., *B. hypnorum* L., *B. silvarum* L., *B. lapidarius* L., *B. lucorum* L., *B. equestris* F.), мною было установлено, что число овариол у них всегда постоянно, одинаково у всех видов и равно 4 в каждом яичнике, независимо от того, рабочие это или самки. Между тем вскрытие самок трех видов рода *Psithyrus* (как известно, рабочие у этого паразитического рода отсутствуют), добытых в тех же местностях, показало, что число овариол у них в 2—3 раза больше, чем у *Bombus*, варьирует у разных особей и даже в пределах правого и левого яичника одной и той же особи. Так, у 6 особей *Psithyrus bohemicus* Seidl. было установлено 12+11, 10+11, 10+10, 10+9, 9+9, 9+8 овариол; у *P. rupestris* F. 11+10, 10+9, 10+9, 8+5; у *P. barbutellus* Kby. 11+11, 10+9. Это увеличенное число овариол, возможно ведущее к повышению по сравнению с самками шмелей плодовитости и связанное, очевидно, с паразитическим образом жизни, несомненно развилось в исторически короткие сроки, поскольку оба рода, *Psithyrus* и *Bombus*, очень близки, и обособление шмелей-кукушек от настоящих шмелей произошло в недалеком прошлом.

Предварительное исследование ряда одиночных пчелиных, добытых в Акмолинской области, показало, что в то время как у свободно живущих видов родов *Megachile*, *Dasypoda*, *Melitturga*, *Halictus* число овариол постоянно и всегда равно 3 в каждом яичнике, у части паразитических видов оно увеличено и варьирует у разных видов и особей одного и того же вида и даже у отдельных особей между правым и левым яичником. Так, у *Nomada* sp. число овариол оказалось равным 5+5, 5+3; у *Epeolus* sp. 7+6, 4+4; у *Pasites* sp. 4+4, 3+3, 3+3; у *Sphecodes* sp. 3+3, 3+3.

Переход к паразитированию у разных групп и в разных родах пчелиных происходил независимо и параллельно (Попов, 1945). Тем более интересно, что конвергентно он привел у паразитов к увеличению числа овариол, как вероятно, одной из главных предпосылок повышения плодовитости.

Обращает на себя внимание установленный этими вскрытиями факт индивидуальных вариаций в числе овариол в полимеризованном яичнике паразитов. Хотя у исследованных пчелиных причины этих вариаций остаются невыясненными, но само это явление оказывается широко распространенным в других исследованных отрядах. Действительно у видов с исходным числом овариол (7 пар), равно как и у видов с олигомеризованным их числом, количество яйцевых трубочек, характерное для данного вида, не подвергается индивидуальным вариациям в связи, например, с условиями существования. Так, у чешуекрылых, независимо от условий, в которых питаются гусеницы, от количества и качества поглощаемой ими пищи, число овариол остается неизменным — 4 пары. Если гусеницы заведомо недопитываются, то бабочка может отродиться с недоразвитым яичником, на более ювенильной его стадии развития и с уменьшенным числом яйцевых камер (Штейнберг, 1935, 1938), но с нормальным количеством овариол. У тщательно исследованного *Eurygaster integriceps* Put. также не происходит изменения числа яйцевых трубочек при ухудшении условий питания.

В то же время у группы насекомых с полимеризованным числом овариол ухудшение условий питания на личиночной фазе ведет к уменьшению числа яйцевых трубочек. Так, у *Calliphora erythrocephala* Meig. (Ежи-ков, 1922) наблюдается хорошая корреляция между длиной куколок (в свою очередь зависящей от количества усвоенного личинкой корма) и числом яйцевых трубочек (см. таблицу).

Как видно, у этого вида число овариол может варьировать в широких пределах (в 5 раз при сравнении крайних вариантов). У другой мухи *Sarcophaga coerulescens* Zett. число яйцевых трубочек при полном питании личинок равно 33—38. Если снять личинок с питания на сутки раньше, то вылетающие из таких недопитанных личинок взрослые мухи имеют 22—27 овариол; если же снять личинок с питания на двое суток

Число яйцевых трубочек *Calliphora erythrocephala* Meig. (составлено по данным И. И. Ежикова)

Число овариол	Длина куколок			
	6.1—7.0 мм	7.1—8.0 мм	8.1—9.0 мм	9.1—10.0 мм
31—70	4	8	—	—
71—110	—	10	20	4
111—150	—	—	3	8
151—190	—	—	—	2
191—230	—	—	—	1

раньше, то число овариол уменьшается до 13—16 (Ежи-ков, 1922).

В широких пределах варьирует число овариол у саранчевых. Так, у африканского *Phymateus* sp. число их около 200 в каждом яйчнике (Waloff, 1954), в то время как у *Euthystira brachyptera* Ocsk. их только по 3 (Рубцов, 1934), у *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. также по 3 или даже у отдельных экземпляров этого вида по 2 (Waloff, 1954). Обращает на себя внимание, что у саранчевых наблюдаются индивидуальные вари-

ации в числе овариол как у видов с большим, так и у видов с ограниченным их числом, например: у *Stenobothrus lineatus* Panz. цифровые соотношения для обоих личинок могут быть 4+4, 4+3, 3+3, 2+2; у *Chorthippus brunneus* Thunb. 9+9, 8+8, 8+7, 7+7, 8+6, 7+6, 6+6, 6+5, 5+5; у *Oedipoda coerulescens* L. и *Oe. germanica* Latr. 10+10, 10+12, 12+12; у *Anacridium aegyptium* L. 75+75, 68+66, 56+56. Если сравнить среднее число яйцевых трубочек у двух подсемейств саранчевых (Waloff, 1954), то оказывается, что у тропических видов *Catantopinae* оно равно 27, а у тропических *Acridinae* 11. Аналогичные числовые отношения для тех же подсемейств существуют как у видов умеренного пояса, так и у средиземноморских. При пересчете этих цифр на относительные (по отношению к размерам особей того или другого вида) — и эта относительная величина между *Catantopinae* и *Acridinae* остается статистически достоверной.

Так как *Catantopinae* с их большим числом овариол следует, по-видимому, рассматривать как более примитивное подсемейство, чем *Acridinae* (*Truxalinae*, Dirsh, 1956), то можно сделать вывод, что более древним и примитивным типом строения яйчников саранчевых следует считать полимеризованное число овариол, а их уменьшение у более специализованного подсем. *Acridinae* (*Truxalinae*) — вторичным процессом. Таким образом, у саранчевых в типичном случае происходил первоначально такой же процесс полимеризации овариол, как и у всех других отрядов ортоптероидного комплекса, и лишь вторично у наиболее специализованного подсем. *Acridinae* произошло обратное их уменьшение, вплоть до крайне ограниченного их числа (2+2). Именно потому, что это уменьшение числа носило характер не первичного процесса (как, например, у чешуекрылых), в строении яйчника сохранились черты полимеризованного органа. В то время как при первичной олигомеризации (чешуекрылые, жесткокрылые и др.) число овариол для данного

вида строго константно, у саранчевых даже при ограниченном числе овариол наблюдаются индивидуальные вариации как в пределах одной и той же местности (например, *Chorthippus brunneus* Thunb.), так и в географическом разрезе (например, *Ch. buguttulus* L.; Waloff, 1954). Следовательно, саранчевым, как и мухам, свойственно варьирование в числе овариол, зависящее от условий существования. Удалось показать (Albrecht, 1957), что при одиночном воспитании *Locusta migratorioides migratorioides* R. et F. число овариол у следующего поколения, константное с момента отрождения личинок, несколько выше, чем при групповом содержании родительских особей. Физиологические причины этого интересного явления пока не выяснены.

Хорошо известно, что при развитии медоносной пчелы у всех развившихся из оплодотворенных яиц личинок закладываются яичники с большим числом зачатков овариол (Кожевников, 1905). В дальнейшем, однако, лишь у будущей матки, в связи с особенностями получаемой ею пищи, овариолы развиваются полностью до 180—190 штук; яичники успешно функционируют в течение нескольких лет, и ежедневно из каждой овариолы в яйцевод поступает по несколько созревших яиц. У рабочих же пчел, недополучающих, начиная с третьего дня развития личинки, маточного молочка, большинство яйцевых трубочек перед окукливанием дегенерирует, что стоит в связи с пониженной деятельностью *corpora allata* (Lukoschus, 1956). Число овариол у вылетающих рабочих пчел колеблется от 1 до 12 и варьирует в правом и левом яичнике (Кожевников, 1905), сохраняя способность у части особей («трутовки») к образованию зрелых, неоплодотворенных яиц. Во всяком случае, и у медоносной пчелы число развивающихся яйцевых трубочек зависит, как и у мух, от условий личиночного питания.

Таким образом, как у отдельных видов или родов (*Psithyrus*, *Apis*), так и у крупных систематических групп (*Muscidae*, *Acridoidea*) полимезизованный яичник с большим или даже вторично уменьшенным (*Acridinidae*) числом овариол реагирует на ухудшение условий питания недоразвитием части овариол. В этой реакции нельзя не видеть ее адаптивных особенностей, так как при равномерном распределении недостающих веществ между всеми закладывающимися овариолами их не хватило бы на созревание даже отдельных овоцитов. При недоразвитии отдельных трубочек ограниченно присутствующие в гемолимфе питательные вещества распределяются только между остающимися овариолами и обеспечивают некоторую, хотя и уменьшенную плодовитость.

Весьма интересно, что у насекомых с олигомеризованным яичником подобная же адаптивная реакция достигается совершенно иным физиологическим процессом — уменьшением числа овоцитов, созревающих в каждой овариоле. Так, у чешуекрылых это происходит, с одной стороны, за счет ограничения овогональных делений (Штейнберг, 1938), что влечет за собой уменьшение числа созревающих овоцитов и образующихся вокруг них камер фолликулярного эпителия. У видов бабочек, вылетающих уже с зрелыми или почти зрелыми яичниками и не питающихся на имгинальной фазе, этот процесс является, по-видимому, основным, так как при недопитывании гусениц и уменьшении поэтому (по весу) куколок плодовитость коррелятивно снижается (Скобло, 1935; Кожанчиков, 1947, и др.). С другой стороны, при оптимальных условиях питания гусениц, но при неблагоприятных условиях развития куколок плодовитость также уменьшается, так как неблагоприятный энергетический обмен отражается на развитии яичников (Кожанчиков, 1935). Изменения в яичниках, ведущие при этом к снижению плодовитости, вскрыты с достаточной ясностью: они сводятся к дегенерации овоцитов в начале их желткообразования с последующей атрезией до тех пор, пока допол-

нительное имагинальное питание не восстановит необходимого притока питательных веществ. При этом у лугового мотылька, например, если имагинальное питание остается недостаточным, может наступить полное бесплодие самок (Штейнберг, 1935).

Комары являются, по-видимому, единственной группой насекомых, у которых дегенерация входит в нормальный половой цикл, несмотря на то, что их яичник состоит из многочисленных овариол. У *Anopheles maculipennis messeae* Fall. часть яйцевых камер подвергается дегенерации и абортируется даже при нормальном питании. С каждым последующим гонотрофическим циклом число созревающих овоцитов уменьшается: 88% при первом цикле, 65% при пятом, 26.7% при десятом (Детинова, 1949). При недостаточной порции выпитой крови во всех яйцевых камерах очередного цикла начинается дегенерация и ни один овоцит не созревает, что, по Детиновой (1953), рефлексорно связано с недостаточным растяжением кишечника и отсутствием, вследствие этого, необходимых импульсов на *corpora allata*. У *Culex pipiens pallens* Coq. при переваривании человеческой крови также наблюдается массовая дегенерация овоцитов (Носои, 1954). Вместе с тем яичнику комаров свойственна, как и всякому полимеризованному яичнику, значительная изменчивость в числе овариол; она носит прежде всего сезонный характер: у весенне-летних самок развивается больше овариол, чем у осенних.¹ При недопитывании личинок *Anopheles maculipennis* Mg. в каждом яичнике развивалось в среднем 70 овариол, при неограниченном питании — 200; для *Aedes (Stegomyia) fasciata* соответственно 46 и 72 (Weidling, 1929).

Таким образом, строение и функция половой железы, а следовательно, и плодовитость, регулируются у комаров как на личиночной, так и на имагинальной фазах, что стоит, вероятно, в связи с общей, в значительной степени самостоятельной адаптивной эволюцией комаров в обеих фазах. (Мончадский, 1937).

Созревание овоцитов в яйцевых камерах происходит одновременно. Для чешуекрылых с имагинальным питанием было показано (Штейнберг, 1938), что это зависит не только от разницы в сроках начала их дифференциации из концевой камеры, но и от различий абсолютных скоростей их роста, убывающей от проксимального конца овариолы к дистальному. Эта особенность роста половой железы носит, несомненно, адаптивный характер, так как при ограниченном имагинальном питании питательные вещества преимущественно накапливаются в более зрелых овоцитах и обеспечивают их дозревание. Еще в более отчетливой форме такая же адаптивная физиологическая особенность существует и у многих кровососущих двукрылых: порция крови, поглощаемой за одно кровососание, расходуется на рост только одного проксимально лежащего в каждой овариоле созревающего овоцита; кровь поглощается в количестве, строго необходимом для созревания только этих яйцевых клеток. Эта специализированная адаптивная реакция, описанная для комаров, мокрецов (Глухова, 1958), слепней (Олсуфьев, 1940) и других кровососов (так называемая «гонотрофическая гармония»), несомненно развилась из более общих закономерностей роста половой железы, изученной для чешуекрылых (Штейнберг, 1938). Возникающие при этом последовательности гонотрофических циклов и, соответственно, порционность яйцекладок известны и для других групп насекомых (Михайлова, 1955). Обращает на себя внимание, что, в то время как у *Anopheles* недостаточная порция выпитой крови влечет за собою невозможность развития овоцитов во всех овариолах, у москитов, например, часть овоцитов при этом все же

¹ Сезонные различия в числе овариол существуют, по моим наблюдениям, и у разных генераций растительноядных орехотворок.

дозревает (Долматова, 1942); происходит как бы дополнительное перераспределение поступающей в организм крови, что справедливо оценивается Дединовой (1953) как более совершенная регуляция.

Таким образом, регулятивные особенности в строении и функции женской половой железы насекомых могут иметь различный характер:

1. Число овариол с самого начала закладывается в различном количестве, что зависит от условий развития предшествующей генерации, — стадные саранчевые (Albrecht, 1957).

2. Число овариол закладывается в более или менее константной численности, но при неблагоприятных условиях развития личиночной фазы (недопитываний) часть их недоразвивается, — насекомые с полимеризованным яичником (медоносная пчела, мухи, комары, саранчевые), а также, по-видимому, с вторично олигомеризованным яичником (*Acridinae*).

3. Число овариол закладывается в константной численности 7 пар или менее; число их не подвергается изменению в течение постэмбрионального развития, но количество закладывающихся и созревающих овоцитов в каждой овариоле варьирует в зависимости от условий развития личиночной, куколочной и имагинальной фаз, — чешуекрылые, жесткокрылые *Aculeata*. Недоразвитие овоцитов связано с их дегенерацией. *Culicinae* совмещают особенности как второй, так и третьей группы.

4. Дополнительной регулятивной особенностью является неодинаковая скорость роста овоцитов, расположенных продольно в каждой овариоле, что связано с неравномерным распределением поступающих в организм питательных веществ, — чешуекрылые, «гонотрофическая гармония» кровососущих двукрылых, в наиболее адаптивной форме выраженная у мокрецов и москитов.

Все эти адаптивные особенности в строении и функции половой железы направлены на обеспечение оптимальной плодовитости в слагающихся так или иначе неблагоприятных конкретных условиях существования: плодовитость снижается, но сохраняется до предельно возможной. С другой стороны, половой железе насекомых свойственна и способность легко увеличивать потенциальную плодовитость за счет увеличения числа овариол, что отчетливо видно при переходе разных групп пчелиных к паразитическому образу жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Глухова В. М. 1958. О гонотрофическом цикле у мокрецов рода *Culicoides* (Diptera, Heleidae) в Карельской АССР. Паразитол. сб., 18 : 239—254.
- Дединова Т. С. 1949. Физиологические изменения яичников у самок *Anopheles maculipennis*. Мед. паразитол. и паразит. бол., XVIII : 410—420.
- Дединова Т. С. 1953. Механизм гонотрофической гармонии у обыкновенного малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). Зоол. журн., XXXII : 1178—1188.
- Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Изд. Лен. гос. ун-в.: 1—368.
- Долматова А. В. 1942. Жизненный цикл *Phlebotomus papatasi* Scop. Мед. паразитол. и паразит. бол., XI : 52—70.
- Ежиков И. И. 1922. Об анатомической изменчивости под прямым влиянием внешней среды. Опыты над мясными мухами. Русск. зоол. журн., III : 124—137.
- Иванова-Казас О. М. 1952. Постэмбриональное развитие *Prestwichia aquatica* Lubb. (Hymenoptera). Тр. Общ. естеств., 71, 4 : 165—213.
- [Ковалевский А. О.] Kowalevsky A. 1886. Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Ztbl., VI, 2 : 49—54.
- Кожанчиков И. В. 1935. Экспериментальные исследования по влиянию температуры на развитие лугового мотылька. Защ. раст., 7 : 44—63.
- Кожанчиков И. В. 1947. Изменчивость и плодовитость зимней пяденицы и условия среды. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 513—537.
- Кожевников Г. А. 1905. О полиморфизме у пчел и других насекомых. Изв. Общ. люб. естеств., антроп. и этногр., XCIX, Тр. Зоол. отд., XIV, 2 : 1—178.

- [Мечников И. И.] *Metschnikov J.* 1865. Über die Entwicklung der Cecidomyenlarven aus Pseudoovum. Arch. f. Naturg., I : 304—310.
- Михайлова Т. К. 1955. О гонотрофических циклах азиатской саранчи и мухи *Protophormia terrae-novae* R. D. Сб. работ Инст. прикл. зоол. и фитопатол., 3 : 86—93.
- Мончадский А. С. 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах семейства Culicidae. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1329—1351.
- Олсуфьев Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней (Diptera, Tabanidae). Зоол. журн., XIX : 455—465.
- Попов В. В. 1945. Паразитизм пчелиных, его особенности и эволюция. Журн. общ. биол., VI : 157—203.
- [Рубцов И. А.] *Rubtsov I. A.* 1934. Fertility and climate adaptations in siberian grasshoppers. Bull. entom. Res., XXV : 339—348.
- Скобलो И. С. 1935. Питание и плодовитость лугового мотылька. Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, XIX : 163—210.
- Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura) в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Инст. морфол. жив., 8 : 63—127.
- Штейнберг Д. М. 1935. Возможности размножения лугового мотылька в целинных степях Калмыцкой АССР. Тр. заш. раст., I сер., 13 : 1—66.
- Штейнберг Д. М. 1938. Рост и дифференцировка женской половой железы у Lepidoptera. Арх. анат. и гист., XVIII : 178—199.
- Albrecht F. O. 1957. Densité et fécondité chez *Locusta migratoria migratorioides*. III Congrès de l'Union intern. des insectes sociaux, Paris, Résumés.
- Bourgoigne J. 1951. Ordre des Lépidoptères. Traité de Zoologie, X, 1 : 175—450.
- Denis R. 1949. Ordre des Thysanoures. Traité de Zool., IX : 209—275.
- Dirsh V. M. 1956. The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. Trans. Roy. Entom. Soc. Lond., 108 : 223—356.
- Gardiner Ph. 1953. The morphology and biology of *Ernobius mollis* L. (Coleoptera Anobiidae). Trans. Roy. Soc. Lond., 104 : 1—24.
- Geigy R. 1931. Erzeugung rein imaginaldefecte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Roux Arch., 125 : 406—447.
- Geigy R. u. A. N. Aboim. 1944. Gonadenentwicklung nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Rev. Suisse Zool., 51 : 410—417.
- Hagan H. R. 1941. The general morphology of the female reproductive system of a viviparous roach *Diploptera dytiscoides*. Psyche, XLVIII : 1—9.
- Hagan H. R. 1951. Embryology of viviparous Insects. N. Y. : 1—472.
- Haget A. 1953. Analyse experimentale des conditions d'edivication d'une gonade embryonnaire chez le Coleoptere Leptinotarsa. Bull. Biol. Fr. et Belg., 87 : 123—217.
- Hegner R. W. 1908. Effects of removing the germ cell determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles. Biol. Bull., 16 : 19—26.
- Hegner R. W. 1915. Studies on germ cells. 4. Protoplasmic differentiation in the oocytes of certain Hymenoptera. Journ. Morph., 26 : 495—536.
- Heymons R. 1892. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia germanica* L. Zeitschr. wiss. Zool., 53 : 434—536.
- Heymons R. 1897. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Zeitschr. wiss. Zool., 62 : 583—631.
- Heymons R. 1906. Über die ersten Jugendformen von *Machilis alternata* Silv. Sitzber. Gesell. Nat. Freunde Berlin, 10 : 253—259.
- Hosoi G. 1954. Egg production in *Culex pipiens pallens* Conquillet. III. Growth and degeneration of ovarian follicles. Jap. Journ. medic. Sc. Biol., 7 : 111—135.
- Jeannel R. 1949. Ordre des Coleoptères. Partie générale. Traité de Zool., IX : 771—891.
- Kahle W. 1908. Die Pedogenesis der Cecydomyiden. Zoologica, 55 : 1—80.
- Lénkova A. 1949. The structure of the female reproductive organs in some gonohoristic and parthenogenetic species of the genus *Polydrosus* (Coleoptera, Curculionidae). Bull. int. Acad. polonaise, 7—10, B 11 : 447—484.
- Lukoschus F. 1956. Untersuchungen zur Entwicklung der Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Zeitschr. Morph. u. Oekol., 45 : 157—197.
- Merker E. u. M. Wild. 1954. Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluß auf das Verhalten der Tiere. Beitr. Entom., 4 : 451—468.
- Miyak K. 1952. Studies on the development of the gonad of the silkworm. IV. The gonad formation in the cauterized eggs of the silkworm *Bombyx mori* L. (на японск. яз. с англ. резюме). Dobutsugaku Zasshi (Zool. Magaz.), 61 : 13—17.
- Mukerji D. a. S. N. Banerjee. 1952. The early embryonic stages of the silkworm *Bombyx mori* L., nisted yellow variety. Proc. Zool. Soc. Bengal, 5 : 19—26.

- Nel sen O. E. 1934. The segregation of the germ cells in the grasshopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae). Journ. Morph., 55 : 545—565.
- Poul son D. F. 1947. The pole cells of Diptera, their fate and significance. Proc. Nation. Acad. Sc. USA, 33 : 449—469.
- Rethfeld C. 1924. Die Viviparität bei *Chrysomela varians*. Zool. Jahrbüch., Anat., 46 : 245—302.
- Ritter E. 1890. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. wiss. Zool., 50 : 408—427.
- Scott H. 1917. Notes of Nycteribiidae, with descriptions of two new genera. Parasitology, 9 : 593—610.
- Seidel F. 1924. Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrhocoris apterus* L. Zeitschr. Morph. u. Ökol., I : 429—506.
- Silvestri F. 1915. Struttura dell'ova e prime fasi sviluppo di alcuni Imenotteri parassiti. Boll. Lab. Zool. Agr. Portici, 10 : 66—88.
- Waloff N. 1954. The number and development of ovarioles of some Acridoidea (Orthoptera) in relation to climate. Physiol. compar. et oecolog., III : 370—390.
- Weidling K. 1929. Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und Größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvenstadium. Zeitschr. angew. Entom., 14 : 69—85.
- Woodward T. E. 1950. Ovariole and testis follicle numbers in the Heteroptera. Entom. Month. Magaz., LXXXVI, № 123 : 82—84.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

It is well known that the number of ovarioles varies within wide ranges in insects.

7 ovarioles are considered to be the most primitive structure; this conclusion results from the analysis of ovary structure in Thysanura, Japigidae and from the data on their ontogenesis as well. Such primitive condition among contemporary insects is the most characteristic of Heteroptera. In the majority of insects this number either is reduced (oligomerized ovary) or increased, sometimes quite considerably (polymerized ovary). The first one is characterized by the constant number of ovarioles, the second — by great individual variability in the number of ovarioles, depending on the conditions of existence, as well as by inborn one, in particular, between the right and left ovary. Under unfavourable conditions of development, especially under insufficient nutrition in a polymerized ovary, some ovarioles do not develop and correspondingly the fecundity decreases. In an oligomerized ovary when the nutrition grows worse the number of ovarioles does not decrease but the number of follicles under-develops with the subsequent generation of ovocytes; sometimes it leads to complete sterility. Culicinae is the single example in which the regulation of fecundity is completed during larval stage on account of the number of developing ovarioles and during imaginal one on account of degeneration when some ovocytes do not receive sufficient nutrition. The ability of differently situated ovocytes for uneven growth is an additional peculiarity regulating the function of genital glands; the rate of growth of ovocytes proximally situated is greater than those situated distally. In the most specialized form this peculiarity is expressed in bloodsucking Diptera in which the maturity of one ovocyte in every ovariole (gonotrophic harmony) corresponds to every portion of blood being sucked. It is shown in this paper that in insects not only the decrease of the number of ovarioles carries out but the reverse process — their increase takes place. This phenomenon is observed in allied species of Apoidea from which one is a free living species and the other is its parasite. For instance in the pairs: *Bombus-Psithyrus*, *Andrena-Nomada* and others. In spite of all this on all insects starting parasitizing of Apoidea polyphyletically the number of ovarioles increases convergently in comparison with their hosts.