

УДК

## МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ТАХИНОИДНЫХ ДВУКРЫЛЫХ В ИХ ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2001 г. Л.Н. Хицова

Воронежский государственный университет

Дифференциация степени инкубации репродуктивного материала, его реализация, ценогенетические гетерохронии преобразуют отдельные стадии онтогенеза тахиноидных двукрылых. Но сохранение общих принципов реализации генетической программы онтогенеза позволяет оценивать эти преобразования как диверсификации (разнообразие на одном уровне) или специализации, которые способствуют освоению соответствующих экологических ниш.

Тахиноидные двукрылые – комплекс высших круглошовных двукрылых насекомых (*Brachycera*, *Cyclogtharpha*), который в понимании ряда диетологов, в частности, Кросски (*Crosskey*, 1977), Родендорфа (1977) включает 4 семейства: *Tachinidae*, *Robineau-Desvoidy*, 1830; *Calliphoridae* Brauer, 1889; *Sarcophagidae* Macquart, 1835; *Rinophoridae* Robineau-Desvoidy, 1863. Положение его видов в трофических цепях экосистем неоднозначно: тахины и ринофориды – паразитические мухи, т.е. консументы, саркофагиды и калифориды – частью консументы, а частью редуценты, минерализаторы органических остатков. Но та и другая их функциональная роль свидетельствует о большой значимости комплекса в природных условиях, что инициирует его разностороннее изучение, в частности онтогенеза, его начального этапа – эмбриогенеза.

Тахиноидные двукрылые размножаются половым путем. Партеногенез, отмеченный (по Рихтер, 1988) у одного из видов тахин р. *Gaedia*, и предполагаемый нами у компсилюры (в форме телитокии, Хицова, 2000), вероятно, следует считать исключением. Для тахин характерны разные варианты достижения репродуктивного успеха: виды, размножающихся лишь один раз в течение сезона, реализуют по терминологии Э.Пианки (1981) тактику “концентрированного удара” – откладывают тысячи мельчайших яиц в местах присутствия хозяев (гусениц) или их следов; виды с несколькими генерациями используют тактику повторяющегося размножения, производя, как правило, более крупных, но в меньшем количестве потомков. Второй вариант “тактики размножения свойственен

также калифоридам и саркофагидам (для последних характерно кроме того “живорождение”).

Яйца насекомых богаты желтком, занимающим центральное положение (полилецитальный тип). Им свойственен поверхностный или эндолецитальный тип дробления. Деление ядра не сопровождается цитокинезом цитоплазмы, а образовавшиеся нуклеусы передвигаются к поверхности яйца, где вокруг них формируются мембраны.

Оогенез – процесс, в ходе которого в развивающемся яйце откладываются запасы питательных веществ. Различают солитарный, фолликулярный и нутриментарный типы оогенеза (Барнс и др., 1992). Фолликулярный тип свойственен насекомым, но у некоторых из них, как будет показано далее, названный тип протекает с элементами нутриментарного оогенеза (наличие синцитиального комплекса, в котором ооциты и питающие клетки соединены цитоплазматическими мостиками, рис. 1). На это обращал внимание и Х. Вебер (*Weber*, 1966), который отмечал, что фолликул овариолы со стороны гермария не изолирован полностью. Яйцеклетка изученных нами высших двукрылых включает от 9 до 11-12 питающих клеток (трофоцитов), которые на примере формирующегося яйца дрозофил рассматриваются (Барнс и др., 1992) как система генной амплификации, которая способствует поступлению образующейся в их ядрах матричной РНК в цитоплазму ооцита. Весь формирующийся комплекс (яйцеклетка и питающие клетки) окружается фолликулярным эпителием мезодермального происхождения.

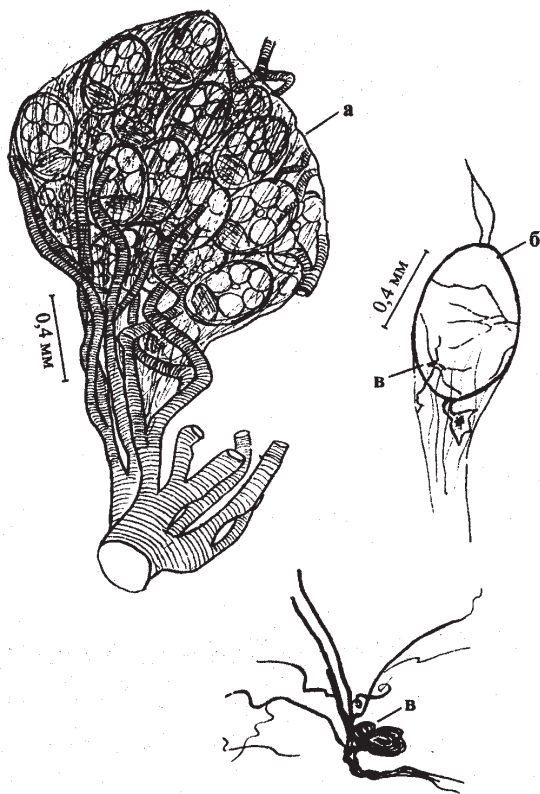


Рис. 1. Яичник (а) и овариолы (б) с трахеолями (б, в) саркофагид

Питательные вещества частично используются на создание ооплазмы, частично образуют “запас”. Внешний слой ооплазмы образует вителиновую оболочку, в то время как фолликулярный эпителий дает начало хориону, внешний плотный слой которого – экдохорион – строится из липопротеинов. Тонкий эндохорион химически и по морфоструктуре близок к эпикутикуле и несет ростовые функции. Ю.А. Захваткин (1975) сообщает, что клетки фолликулярного эпителия не только выделяют хорион, но и утилизируют недоразвившиеся или погибшие ооциты.

Хорион сформировавшегося яйца извне гладкий или скульптурирован, несет структуры, служащие для регуляции газового и водного обменов и (или) укрепления яйца.

Яичник отродившихся самок тахин и саркофагид имеет компактную форму, различен по объему и достаточно быстро приобретает форму, сопряженную с объемом формирующейся продукции. В первые часы, как показали наши исследования, яичник оплетен и “пронизан” трахеями разного диаметра (рис. 2).

Рис. 2. Яйцевая трубочка тахин с «мостиками» (М)



Клозеном (Clausen, 1962) обращено внимание на способность некоторых групп видов тахин формировать большое число потомков благодаря морфологическому приобретению – утеруса или “матки” (расширение медиального яйцевода) трех типов (мешковидный, ремневидный, ремневидный спирально-закрученный). Названное морфологическое образование способствует не только продуцированию большого объема репродуктивного материала, но и его “инкубации”, возник-

новению у тахин особой яйцеличиночной (оволарви- пария) формы реализации половой продукции.

И.А. Порчинский (1885), (1910, по Грунину, 1953) одним из первых энтомологов связал процесс живорождения, обнаруженный у мух-копробионтов, с развитием отродившей особи в быстроизменяющейся среде, что и потребовало формирования механизма, адекватного ее сукцессии. Предполагают (Захарова, 1966), что начальный этап становления живорождения личинок, которому предшествовало овалар- виария тахин, характерен для саркофагид. Это позволяет эволюцию живорождения представить в виде ряда: тахины – саркофагиды – ряд родов куцло- родных двукрылых, в частности *Glossina*.

Живорождение у саркофагид сопровождается снижением плодовитости как по сравнению с большинством тахин, так и каллифорид.

Предполагаем, что в процессе эволюции тахино- идных двукрылых исходным было формирование раз- ного количества неинкубированных яиц. Дальнейшая диверсификация формирования и реализации репро- дуктивного материала двукрылыми разных семейств тахиноидного комплекса обусловлена экологически- ми и биологическими факторами (переход к парази- тированию, становление и трансформация круга хо- зяев, субстрата для развития личинок, изменение фи- зических и химических свойств среды жизни и т.д.).

Эмбриогенез (начальная стадия онтогенеза) дву- крылых изученных нами семейств включает митоти- ческие циклы, пролиферацию и миграцию клеток, их дифференциацию и т.д. Для него характерны необра- тимые морфогенетические процессы и эквивиаль- ность (при всех изменениях, как правило, результат типичен для эмбрионального развития конкретного

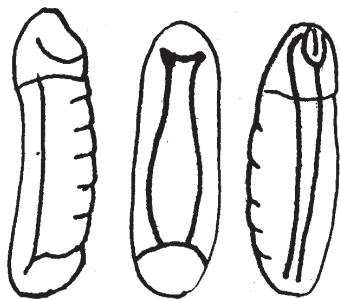


Рис. 3. Зародыш каллифорид (в трех позициях)

вида, что представляет особый интерес в свете почти полной деструкции и следующего затем упорядочения системы в куколке).

Ооплазматическая сегрегация и последующий аллометрический рост сопряжены с последующим возрастанием возможных различий, не приводящих однако к прекращению развития или хаотичности, что определяется существованием порядка симметрии – т.е. числом различных симметричных преобразований – поворотов, отражений, переносов (Белоусов, 1980). Дисимметризация (нарушение порядка симметрии) приводит к энантиоморфности яйцеклетки, что может происходить на разных этапах морфогенеза. При дисимметризации не только изменяется количественный и качественный набор элементов симметрии развивающегося эмбриона, но и нарушается метамерность (трансляционная симметрия) – примером может служить развитие яйцевых трубочек, сегментация зародыша: например, четкая гетерономность характеризует зародышей каллифорид (рис. 3). Однако, утрата симметричности – импульс к потере устойчивости процесса развития. Дисимметризация, выявленная эмбриологами и нам (на примере тахиноидных двукрылых) позволяет понять финальные изменения эмбриогенеза, так как вид симметрии (ее утрата) определяют не только форму, геометрию расположения развивающихся структур, но и влияет на процесс развития. Л.В. Белоусов связывает указанные процессы с геномными корреляциями. Изучение эмбриогенеза двукрылых тахиноидных двукрылых (собственный материал и сведения из литературы) позволяет согласиться с Л.В. Белоусовым в том, что порядок фенотипа эмбрионального зачатка ниже порядка симметрии ее генотипа. Изменение в процессе эмбриогенеза понижают уровень симметрии фенотипа.

Фундаментальным свойством живого является способность к созданию нового (Белоусов, 1990), иногда не предсказуемого (примером может служить понижение порядка дисимметризация). Обзор литературы последних свидетельствует о том, что биоси-

стемам свойственно приобретать новые признаки при смене устойчивых и неустойчивых параметров, при приближении к зоне “критического состояния” или в области “критической зоны”. Новый признак в биосистеме может возникнуть в результате плавного перехода от старого “состояния” к “новому”

Исследователи отмечают, что в процессе эволюции живой и неживой природы развитие той или иной сложной системы всегда сопровождается потерей устойчивости некоторыми режимами ее функционирования и рождением новых, устойчивых (Анищенко, 2000). Гибель одних структур или их модификация сопряжена с возникновением других и т.д. Изменения могут накапливаться плавно или интенсивно и проявляться скачкообразно. В любом случае формирование новых структур всегда сопровождается потерей устойчивости системы, при переходе ее из одного режима функционирования в другой она выбирает новый устойчивый режим, мало или резко по своим свойствам отличающийся от прежнего. В таких случаях говорят о бифуркациях динамических систем, каковой является и биосистема на разных уровнях организации, включая клеточный, эмбриональный. Бифуркации могут быть “мягкими” и “жесткими”. Согласно работам Л.В. Белоусова и В.С. Анищенко, бифуркацию следует считать “мягкой”, если она инициирует такую потерю устойчивости биосистемой, которая приводит к возникновению двух новых устойчивых состояний, “расположенных в непосредственной близости от исходного состояния, потерявшего устойчивость” (Анищенко, 2000). Если биосистема вынуждена выбрать новый режим, существенно отличающегося от исходного, это может служить примером жестких бифуркаций. Л.В. Белоусов считает, что процесс генерации биологической новизны (эволюционные преобразования, онтогенез) может быть представлен как последовательность мягких или жестких бифуркаций. Переход в неустойчивое состояние приводит по Уоддингтону (по Белоусову) к фенокритическому положению-эпигенетическим кризам.

Но один из важнейших принципов функционирования биосистем – способность к возвращению устойчивого состояния (следствие динамического неравновесия). Неустойчивость в эмбриогенезе (морфогенетическом процессе) по некоторым параметрам компенсируется несколькими путями. Например, показатели клеточной пролиферации (темп размножения, пространственное распределение, ориентация митозов) могут быть неустойчивыми. Но иерархия “выравнивающих” закономерностей (факторы созревания, антифакторы и т.д.) обеспечивают этапы запрограммированной последовательности событий дробления (первого этапа эмбриогенеза).



Устойчивость к факторам среды в эмбриогенезе достигается за счет эмбриональной регуляции, способствующей устранению “помех” и канализации генотипически определенных процессов. Устойчивые периоды названы как “креоды” или устойчивые отрезки пути.

Один из путей эволюции онтогенезов - изменение длительности онтогенеза (укорочение не по времени, а по стадийности). Известно, что ранние этапы развития осуществляются по типу гетерохроний: аксельраций (сдвиг формирования гомологичных структур на более ранние стадии) или ретардаций (замедление хода развития), что является одним из проявлений различия во времени появления органов или признаков или темпах индивидуального развития). Термины “аксельрация” и “ретардации” принадлежат американским палеонтологам Гайетту и Копу (по Емельянову, 1968), которые толковали их факторы прогрессивной и регрессивной эволюции. Гетерохронии определяют: 1) темпы онтогенеза; 2) темпы формирования адаптаций.

Представители традиционного эволюционизма высказывали мнение, что ускоренное развитие (аксельрация) – перенесение изменения (приобретение нового) на более ранние этапы развития – служит признаком прогрессивной эволюции, и, следовательно, ретардации – является признаком противоположным. Н.А. Северцов (1912), разделяя позиции Ч. Дарвина, рассматривал гетерохронии – изменение темпов развития в онтогенезе – как фактор, с которым связано выживание наиболее приспособленных (адаптированных) в борьбе за жизнь.

Формирование адаптаций у животных всегда имеет одновременный характер, что отражает разные темпы эволюционных преобразований, приводящих к появлению эволюционно более и менее “продвинутых” форм. Одним из основных положений Н.А. Северцова является его признание связи эволюционных преобразований с изменением хода онтогенеза, его разных темпов.

Де Беер (Beer, 1930) явление гетерохроний считал основным фактором возникновения новых изменений. По Б.С. Матвееву (1968) можно говорить о регулируемых гетерохрониях (ускорение морфогенеза органов), играющих роль временных адаптаций к условиям существования в личиночных адаптациях, и нерегулируемых гетерохрониях – ускорение или замедление в развитии органов, которые отражаются на строении взрослых форм, входят в систему его признаков. Анализ онтогенезов исследованных нами модельных групп свидетельствует о наличии здесь того и другого приведенных типов гетерохроний, но с преобладанием первого.

Важнейшей характеристикой эмбриогенеза является разная степень эмбрионизации. Применительно к тахиноидному комплексу процесс эмбрионизации можно проиллюстрировать примерами разного уровня инкубации: развитие яйца в выводных путях самки проходит а) с короткой инкубацией (часть видов семейств экзористин и фазиин, самки которых откладывают неинкубированное яйцо, с плотными оболочками на хозяина); б) с более длительной инкубацией, приводящей к появлению зародышей с тонкой оболочкой и едва заметными внутренними структурами (также часть видов указанных семейств, но репродуктивный материал таковых размещается непосредственно в хозяина); в) с длительной инкубацией (самка откладывает яйцеличинок; личинки быстро освобождаются из-под оболочек, виды семейств экзористин и тахинин). Пребывание во внешней среде неинкубированных яиц – один из критических периодов развития, вследствие высокой вероятности гибели в про-

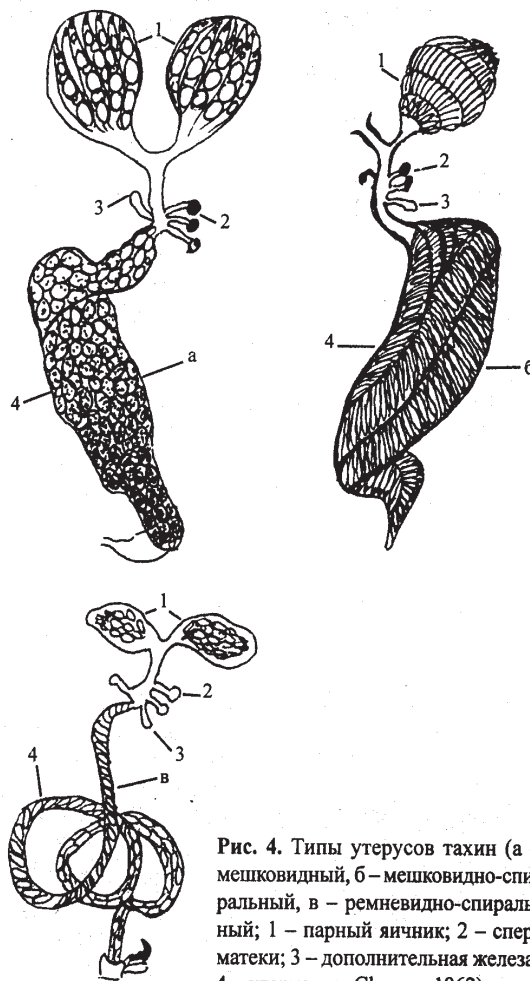


Рис. 4. Типы утерусов тахин (а – мешковидный, б – мешковидно-спиральный, в – ремневидно-спиральный; 1 – парный яичник; 2 – сперматеки; 3 – дополнительная железа; 4 – утерус, по: Clausen, 1962)

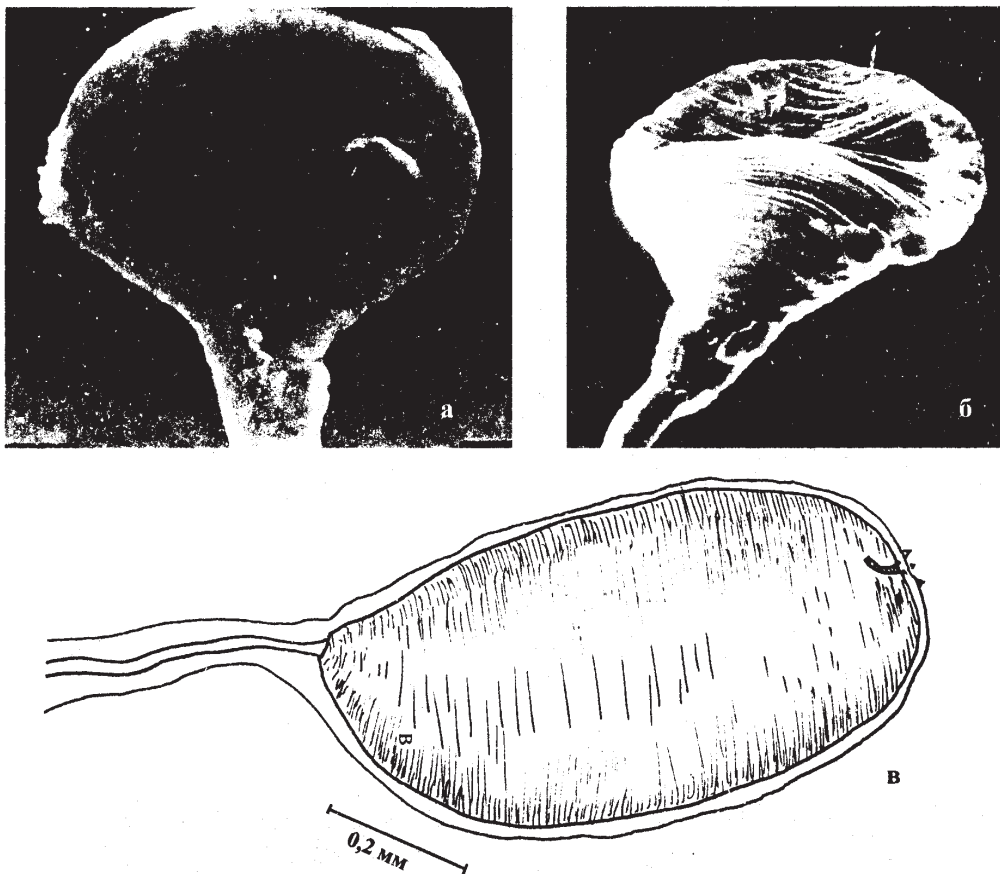


Рис. 5. Сперматеки тахин (а, б, в)

цессе линек, под действием физических и химических факторов и т.д. “Выравнивающим” механизмом служит в данном случае защищенность неинкубированного яйца плотной оболочкой и наличием свойств, обеспечивающих плотное прикрепление к поверхности тела хозяина. “Продленно” инкубированные яйца, но откладываемые почти “наугад”, получают возможность развития благодаря плотным оболочкам и огромной численности, создающей предпосылки для выживания и попадания (хотя и пассивно) в хозяина.

Формирование тахинами “утеруса” – матки (рис. 4) – позволило этой группе насекомых формировать разное количество репродуктивного материала с разной степенью инкубации. Такое морфологическое приобретение может рассматриваться как алломорфоз, адекватный необходимости размещать потомство на хозяина или в него в соответствии с образом жизни хозяина, его морфологическими особенностями и трофическим потребностями. Репродуктивную систему характеризует многообразие морфотипов семеприемников (сперматек, рис. 5), позволяющих самкам многих

видов тахин спариваться лишь один раз, используя половые клетки самцов для оплодотворения большого числа яиц. Это дает основание предполагать, что в процессе становления паразито-хозяинных отношений у тахин возникли тактические и стратегические формы отбора, обеспечивающие наиболее оптимальный репродуктивный успех.

Закон большого числа яиц, обоснованный В.А. Догелем, раскрывает одну из широко распространенных адаптивных черт паразитических организмов – формирование родительской особью огромного потомства, что является неизбежной данью жесткой элиминации в среде второго порядка, куда попадают пропативные стадии. Классическими являются сведения о числе яиц, производимых плоскими и круглыми червями, в меньшей степени известно, что способностью формировать большое число обладают паразитические насекомые, в частности, тахины (Diptera, Tachinidae), ларвальные эндопаразиты, хозяевами которых являются преимущественно личинки чешуекрылых и перепончатокрылых. Становле-

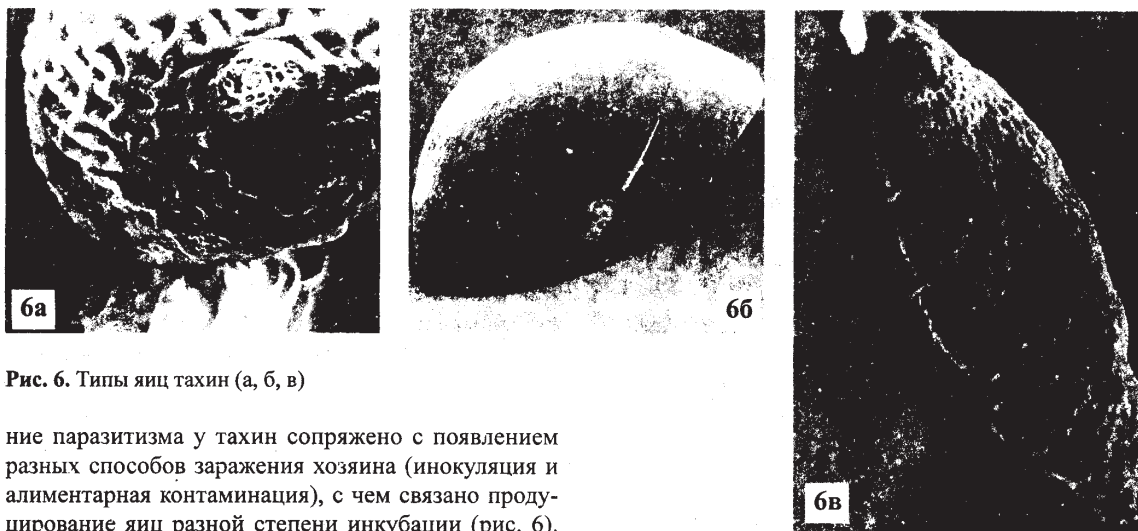


Рис. 6. Типы яиц тахин (а, б, в)

ние паразитизма у тахин сопряжено с появлением разных способов заражения хозяина (инокуляция и алиментарная контаминация), с чем связано продуцирование яиц разной степени инкубации (рис. 6). Несомненно, что на одном из этапов эволюции тахин произошла диверсификация унитарного способа, обеспечившая появление неоднозначных путей реализации половой продукции. Это повлекло за собой возникновение новых морфологических признаков яиц и личинок и становление новых или расширение имевшегося круга хозяев (возможно, в ходе “жестких бифуркаций”).

Гетерохронии несомненно сыграли важную роль в эволюции системы, начинающей функционировать с момента становления онтогенеза, а именно - сенсорной системы. Я.А.Винников (1979), рассматривая сенсорный аппарат, выделил первичночувствующие (фоторецепторы сетчатки, обонятельные элементы органы обоняния) и вторичночувствующие клетки (рецепторы равновесия и осязания). Полагают, что первичночувствующие клетки возникли на заре эволюции многоклеточных, когда их энергетика осуществлялась на уровне анаэробного гликолиза. При приобретении организмами окислительного дыхания (нового, более совершенного типа энергетики) первичночувствующие клетки усложняются за счет формирования структур, связанных с локализацией ферментов и субстратов окислительного дыхания.

Анализ морфотипов и модальности сенсилл тахин показал, что тахиноидные двукрылые обладают чувствительным аппаратом, в целом типичным для насекомых вообще. Но необходимость создания собственных векторов тестирования среды и поиска хозяев привела к возникновению специфического комплекса сенсориев на разных частях тела личинок и взрослых форм. Аналогичное отмечено Г.С.Медведевым (1977) на чернотелках (их антеннальном аппарате). Следует заметить, что изучение сенсорного аппарата разных групп животных организмов (чувствующего волоска

разных модификаций) позволило установить консерватизм рецепторных клеток. Но, как отмечает С.Ю.-Чайка (1997), “в противоположность стабильности ультраструктурной организации рецепторов определенной модальности их функциональным характеристикам присуща высокая лабильность”.

Нами выявлено, что по степени развития, качественным и количественным параметрам сенсорной системы выделяются фазины (наличие своеобразных хеморецепторов на третьем членике антенн, отсутствие суперцервикальных волосков, достаточно резкое межвидовое различие по организации и развитию абдоминальных сенсилл).

По обеспеченности сенсорными волосками разной модальности в тахиноидном комплексе выделяются каллифориды, близко к ним стоят саркофагиды, которая выделяются среди изученного комплекса иным строением абдоминального органа. Судя по особенностям организации сенсорной системы плезиоморфное состояние периферической нервной системы характерно для каллифорид. Историческое развитие в рамках тахиноидного комплекса вероятно шло в направлении олигомеризации сенсилл и преобразовании сенсорных групп (результат специализации), что более всего проявляется у семейства тахин.

Специфические сенсорные органы (мы считаем – ценогенетического уровня) свойственны уже личинкам первого возраста тахин и особенно сильно развитые у тех из них, которые активно отыскивают хозяина (рис. 7). Темпы развития этих сенсорных личиночных органов, что отмечено нами и другими авторами проявляют две тенденции – замедленный или ускоренный тип (ретардационный и акселеративный).





Рис. 7. Личинка тахин с сенсиллами

Известно, что регуляция раннего эмбриогенеза и смена систем адаптации связаны с рядом факторов. Приобретение гомойотермности у позвоночных потребовало перестройки адаптационных механизмов, например, у млекопитающих в основе нового механизма адаптивности лежит сочетание и взаимосвязь процессов торможения в ЦНС материнского организма и процессов эмбриогенеза.

Характерным для эмбриогенеза животных организмов разных систематических групп является прохождение так называемой эмбриональной паузы (у насекомых она может быть ларвальной, имагинальной, или в виде овопаузы; у позвоночных – млекопитающих – нередкой является задержка овуляции, которая служит, судя по всему, защитной адаптацией и возникновение которой связано с экзо- и эндофакторами (фотопериодизм, температура среды обитания, нейро-гуморальная регуляция). Диапауза у представителей тахиноидного комплекса осуществляется преимущественно на преимагинальных стадиях (личинка, куколка). Многие виды каллифорид зимуют в стадии имаго.

Система “паразит-хозяин” имеет прерывистый и возобновляющийся характер, осуществляющийся в пространственно-временном отношении поэтапно, где важную роль играют коэволюционные тенденции, специфика составляющих систему элементов (т.е. паразитов), прямое и опосредованное воздействие экологических факторов. Долго сосуществующие системы “паразит-хозяин” менее патогенны, чем вновь или недавно

возникшие (следствие уменьшения обоюдного летального воздействия, пролонгирование его во времени). С точки зрения Общей Теории систем уменьшение столкновений между элементами системы снижает уровень энтропии и повышает ее стабильность и надежность. Становление паразитарной системы “тахины-хозяева” сопряжено с острым противоборством элементов, ее формирующих, что определяется 1) защитными силами хозяина; 2) низкой обоюдно коадаптивностью и толерантностью. Уровень энтропии в таких неупорядоченных системах высок, что инициирует их деструкцию (не только гибель хозяина, но и паразитов).

По частоте размножения (в течение всего периода жизни) паразитические тахины умеренных широт как правило являются мнооциклическими организмами (размножение один раз в жизни, но при этом самки тахин могут воспроизводить: одно поколение в год – унивольтинный тип; два поколения – бивольтинный тип; более двух – поливольтинный тип). Жизненный цикл тахин и других семейств комплекса включает различные типы активности преимущественно в стадии имаго. Вместе с тем эти двукрылые выполняет в каждой стадии определенные функции: развитие и дифференцировка (яйцо, личинка, куколка); накопление пищи и других ресурсов (личинка, имаго); расселение и поиск ресурсов, поиск, выбор партнера, спаривание, обеспечение ресурсами потомства (репродуктивный вклад), выбор места для развития потомства (имаго).

При всем разнообразии биологических циклов у тахин по нашим представлениям можно выделить два главных типа: синхронные и несинхронные. Синхронность нами понимается как состояние, когда паразит поддерживает плотность своей популяции на определенном уровне всего периода экспозиции (доступности) хозяина; система “паразит-хозяин” длительный период находится в равновесии, позволяющем личинке паразита достичь конечного результата развития, 3) совпадает диапауза хозяина и паразита (гармония гормональных перестроек).

Синхронные циклы тахин могут быть подразделены на более дробные категории, определяемые числом хозяев, количеством прodelьваемых генераций способностью к возобновлению системы;

Асинхронность (десинхронизация жизненных циклов хозяина и паразита) предполагает спонтанное использование хозяина с высокой степенью риска для выживания паразита. Значимую роль играет в этом случае разное отношение паразитов к абиотическим факторам (например, ксерофилия одного и гигрофильность другого). Асинхронизация жизненных циклов паразита и хозяина нередко связана с разновременным появлением в природе соответствующих стадий того и другого (Biliotti, Demier, 1971).

Облигатный паразитизм свойственен также онтогенезу многих видов саркофагид, ринофорид и некоторым каллифоридам (отдельные виды последних стали гематофагами птиц), в чем важную роль сыграли элементы среды абиотической и биотической значимости, особенность биотопической связи хозяев и паразитов (в случае ринофорид). Появление новых признаков в данном случае имело многовекторный характер, принимая во внимание гетерогенность субстратов откладки яиц (личинок) и последующее их развитие. Однако все выявленное многообразие онтогенетических преобразований двукрылых названных семейств может быть определено как многообразие одного уровня (диверсификация).

#### ВЫВОДЫ:

1. Для индивидуального развития тахиноидных двукрылых (онтогенеза) характерно прохождение его на эмбриональном этапе по типу гетерохроний, что привело в эволюционном аспекте к приобретению новых признаков, определяющих разную степень эмбрионизации (отсутствие инкубированности репродуктивного материала с одной стороны, появление состояния, близкого к живорождению, появление сенсорной системы, формирование разных типов жизненных циклов, с другой стороны).

2. Исходя из данных литературы по общему эмбриогенезу, мы предполагаем, что диверсификация образования репродуктивной системы и проапативных стадий двукрылых тахиноидного комплекса могло осуществляться многовекторно, в том числе путем бифуркаций, как мягких, так и жестких.

3. Становление облигатного (обязательного) паразитизма в онтогенезе тахиноидных двукрылых имеет, вероятнее всего, независимый характер в каждом из семейств этого комплекса. Мы считаем, что механизмы диверсификации репродуктивной системы и сенсорная система самок тахин обеспечили им полный переход к паразитированию по сравнению с другими тахиноидными двукрылыми, кроме специализированного семейства ринофорид (паразитов мокриц), для которых решающей, очевидно, была биотопическая близость к хозяевам.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анищенко В.С. Устойчивость, бифуркации, катастрофы // Соросовский образовательный журнал. 2000. Т. 6.

2. Барнс Р., П. Кейлоу, П. Олив, Д. Голдинг. Бесполоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир. 1952. 581 с.

3. Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию. М. 1980. 209 с.

4. Белоусов Л.В. О возникновении новизны в эволюции и онтогенезе // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. вып. 1. С. 107-115.

5. Винников Я.А. Эволюция рецепторов. Цитологические и молекулярные основы рецепции. Л. Наука. 1979. 140 с.

6. Грунин К.Я. Живорождение у копробионтов в отряде двукрылых (Diptera) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 13. С. 387-389.

7. Емельянов С.В. Современное состояние и задачи проблемы эволюции темпов индивидуального развития животных // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. 1968. С. 1-21.

8. Захарова Н.Ф. Биология размножения серых мясных мух (Diptera, Sarcophagidae) // Энтомол. Обзорение. 1966. Т. 41. вып. 2. С. 294-301.

9. Захваткин Ю.А. Эмбриология насекомых (курс лекций). М. Изд-во Высшая школа. 1975. 326 с.

10. Матвеев Б.С. Сравнительный метод исследования в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. 1968. С. 22-37.

11. Медведев Г.С. Таксономическое значение антеннальных сенсилл жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Морфологические основы систематики насекомых. Л. Наука. 1977. Тр.ВЭО. Т. 58. С. 61-86.

12. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 399 с.

13. Порчинский И.А. О различных формах размножения и о сокращенном способе развития у некоторых видов мух // Тр. Русск. Энтомол. Общ. 1885 Т. 19. С. 210-244.

14. Рихтер В.А. Морфологические и биологические особенности эволюции тахин палеарктики и система семейства. Авт... Док. Дисс. Л. 1988. 45 с.

15. Родендорф Б.Б. Система и филогенез двукрылых // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л. 1977. С. 81-88.

16. Хицова Л.Н. О возможности телитокического размножения у тахин // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях. Материалы второй региональной конференции 26-28 октября 2000 г. г.Липецк. С. 103-104.

17. Чайка С.Ю. Морофонфункциональная специализация насекомых-гематофагов. М. КМК. Scientific Press. 1997. 426 с.

18. Biliotti E., D. Shenon Demier. Le parasitisme de Pales pavidia (Diptera, Tachinidae) sur Galleria melonella (Lep., Galleriidae). Mise au point d un elevage permanent et laboratoire // Ann. Zool. Econ. Animal. V. 3. № 3. P. 361-371.



Л.Н. ХИЦОВА

19. *Clausen C.P.* Entomophagous insects. N. Y. London. 1962. 688 p.

20. *Crosskey R.W.* A review of Rinophoridae (Diptera) and a revision of the afrotropical species // Bull. of the British Mus. of Nat. Hist. Entomology. 1977. V. 36. P. 1-66.

21. *Beer G.* De Embryos and ancestors. Oxford. 1958. 320 p.

22. *Weber H.* Grundriss der Insectenkunde. Veb. Gustav Fischer Verlag. Jena. 1966. 428 p.