

КУЛИЕВА Х.Ф.

ЭНТОМОЛОГИЯ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ



БАКУ - 2017

**БАКИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ**

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

КУЛИЕВА Х.Ф.

ЭНТОМОЛОГИЯ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

для обучения по программам подготовки студентов очной и
заочной формы бакалавриата – 05.05.05 Биологические науки

Б А К У - 2017

УДК 632.7 (078.8)

Рецензенты: Институт зоологии НАН Азербайджана
Экспертная комиссия Издательского совета БФ БГУ

Кулиева Хокума Фарман кызы

Энтомология: конспект лекций.- Баку, Изд-во “Zərdabi LTD”
MMC , 2017.- 232 с.

Настоящие лекции содержат темы: введение в энтомологию; морфология насекомых, анатомия, физиология и биология насекомых; систематика насекомых и экология насекомых. Особое внимание уделено вопросам динамики численности популяций, стратегии их воспроизводства и ограничения вредности в агроценозах.

Предназначено для студентов направления 050505- Биология очной и заочной формы обучения бакалавриата.

Рекомендовано к изданию Учебно-методическим советом и Научным советом Биологического факультета БГУ .

ISBN 978 9952 504 29 3

© Х.Ф. Кулиева
© «Zərdabi LTD» MMC , 2017

О Г Л А В Л Е Н И Е

Лекция 1. Введение в энтомологию.....	6
1.1. Предмет и задачи энтомологии....	6
1.2. Место насекомых в царстве животных, и численность насекомых.....	7
1.3. Краткая история развития энтомологию....	9
Лекция 2. Морфология насекомых.....	16
2.1. Общий план строения. Сегментация тела.	16
2.2. Голова и ее придатки.....	16
Лекция 3. Строение грудного и брюшного отделов....	26
3.1. Грудь и ее придатки.....	26
3.2. Брюшко и его придатки.....	35
Лекция 4. Анатомия и физиология насекомых(I).....	41
4.1. Покровы тела и их производные.....	41
4.2. Мышечная система и движение.....	46
4.3. Полость тела насекомых.....	48
4.4. Органы пищеварения. Жировое тело.....	49
4.5. Кровеносная система.....	53
Лекция 5. Анатомия и физиология насекомых (II).....	63
5.1. Дыхательная система.....	63
5.2. Выделительная система.....	72
5.3. Эндокринная система.....	79
Лекция 6. Анатомия и физиология насекомых (III).....	84
6.1. Нервная система насекомых.....	84
6.2. Возбуждение и торможение.....	91
6.3. Органы чувств насекомых.....	92
Лекция 7. Размножение и развитие насекомых.....	107
7.1. Строение половой системы.....	107
7.2. Способы размножение.....	115
7.3. Метаморфоз насекомых.....	120
7.4. Развитие насекомых.....	124
7.5. Жизненный цикл насекомых.....	136
Лекция 8. Систематика насекомых.....	157
8.1. Положение насекомых в системе беспоз- воночных животных и их происхождение.....	157
8.2. Принципы классификации насекомых и ее трансформация.....	158

8.3. Отряды энтогнатные (<i>Entognatha</i>).....	159
8.4. Характеристика подкласс высшие, или крылатые насекомые (<i>Pterygota</i>). Древнекрылые...	165
8.5. Новокрылые насекомые (<i>Neoptera</i>).....	169
Лекция 9. Экология насекомых.....	171
9.1. Содержание экологии насекомых и ее значение.....	171
9.2. Понятие о биосфере.....	173
9.3. Среда обитания насекомых.....	177
9.4. Совместное действие факторов среды.....	179
9.5. Температура как фактор среды.....	180
9.6. Явление переохладения, холодостойкость насекомых.....	185
9.7. Влажность как фактор среды.....	186
9.8. Почва как среда и влияние ее на насекомых.....	188
9.9. Пища как фактор среды и влияние ее на насекомых.....	190
9.10. Экологические связи насекомых с растениями.....	193
9.11. Экологические связи насекомых между собой и с другими животными.....	208
9.12. Антропогенные факторы среды и их влияние на насекомых.....	213
9.13. Местообитание как экологическое явление.....	215
9.14. Основы биоценологии насекомых.....	219
9.15. Понятие о фауне.....	223
Рекомендуемая литература.....	232

ЛЕКЦИЯ 1. ВВЕДЕНИЕ В ЭНТОМОЛОГИЮ

План

- 1.1. Предмет и задачи энтомологии
- 1.2. Место насекомых в царстве животных, видовое разнообразие и численность насекомых
- 1.3. Краткая история развития энтомологии

1.1. Предмет и задачи энтомологии

Наука о насекомых -энтомология (от греческих слов «entomon» – насекомое и «logos» – наука) обрела статус самостоятельной дисциплины благодаря исключительно важной роли своих объектов в природе и хозяйственной деятельности человека. Современная энтомология подразделяется на ряд самостоятельных научных дисциплин – общую энтомологию, сельскохозяйственную энтомологию, а также лесную, медицинскую и ветеринарную энтомологию. Общая энтомология является теоретической научной дисциплиной, но она также служит научным фундаментом для названных выше прикладных энтомологических дисциплин, которые имеют своей задачей научную разработку методов борьбы с насекомыми – вредителями растений, человека и домашних животных. К энтомологии примыкают такие прикладные дисциплины, как пчеловодство и шелководство.

Общая энтомология изучает основные особенности насекомых — строение их тела, деятельность органов, образ жизни, разнообразие форм и взаимоотношение со средой. В соответствии с этим общая энтомология может быть подразделена на морфологию (с разделением ее на наружную морфологию, или эйдономию, и внутреннюю, или анатомию), физиологию, биологию в узком смысле слова, систематику и классификацию, экологию.

Сельскохозяйственная энтомология – агрономическая дисциплина, изучающая насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам, реакцию растений на повреждения и меры борьбы с вредителями. Основная производственная задача сельскохозяйственной энтомологии – снижение потерь урожая от вредных насекомых, пока еще довольно значительных. Во всем мире ежегодно при выращивании сельскохозяйственных культур теряется от вредителей, болезней и сорняков до 35% урожая, в том числе только от вредителей около 14%. К этому следует добавить еще потери около 20% урожая при хранении. Таким образом, потенциальные потери урожая от вредных организмов в мире составляют около 48%. Для защиты урожая применяются системы (комплексы) мероприятий, относящихся к различным методам борьбы.

1.2. Место насекомых в царстве животных, видовое разнообразие и численность насекомых

Насекомые - особый класс (латинское название *Insecta*; прежде применялось также название *Hexapoda*, т. е. шестиногие) в типе членистоногих животных (*Arthropoda*). Филогенетически насекомые ближе всего примыкают к классам многоножек (*Myriapoda*) и ракообразных (*Crustacea*) и совместно с ними образуют естественную группу, выделяемую в отдельный подтип челюстных (*Mandibulata*). Насекомых, многоножек и ракообразных объединяют такие признаки, как присутствие одной или двух пар усиков и превращение трех следующих за усиками пар конечностей в ротовые органы, из которых особенно сильно развиты верхние челюсти, или мандибулы. Современные исследователи выделяют среди челюстных надкласс шестиногих, включающий 2 самостоятельных класса: энтогнат, или скрытночелюстных, и собственно насекомых. Энтогна-

ты по ряду признаков занимают промежуточное положение между многоножками и настоящими насекомыми.

Положение насекомых в системе органического мира:

Империя	ЯДЕРНЫЕ (<i>Eukaryota</i>)
Царство	ЖИВОТНЫЕ (<i>Zoa</i>)
Подцарство	МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (<i>Metazoa</i>)
Раздел	ДВУСТОРОННЕ-СИММЕТРИЧНЫЕ (<i>Bilateria</i>)
Подраздел	ПЕРВИЧНОРОТЫЕ (<i>Protostomia</i>)
Тип	ЧЛЕНИСТЫЕ (<i>Articulate</i>)
Подтип	ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (<i>Arthropoda</i>)
Надкласс	НЕПОЛНОУСЫЕ (<i>Atelocerata</i>)
Класс	НАСЕКОМЫЕ (<i>Insecta</i>)

Поразительной особенностью насекомых является необычайно разнообразие их форм. В настоящее время установлено более 1 млн. видов насекомых (70–75% всех животных), но отдельные ученые предполагают, что их намного больше – от 5 до 30 млн.; ежегодно открывают до 7–7,5 тыс. новых видов, особенно в мало обследованных областях, тропиках и т.д., что подтверждает это предположение. В целом число видов насекомых превышает число видов всех остальных животных и всех растений, взятых вместе. Численность насекомых на Земле оценивается в миллиард миллиардов.

Насекомые появились на нашей планете в Девоне, 400 млн. лет назад. Ископаемая фауна насекомых чрезвычайно богата, хотя сохраняются они плохо. Для эволюции насекомых свойственны разнообразные пути адаптации и специализации, в результате чего они достигли поистине бесконечного разнообразия морфологических и биологических черт, приспособительных особенностей, связей с другими организмами. В целом органическая природа воплотила в мир насекомых самое большое число форм жизни

и самое большое число форм участия в круговороте веществ. Одной из важнейших черт эволюции насекомых — коэволюция с цветковыми растениями.

1.3. Краткая история развития энтомологии

Развитие энтомологии имеет давние истоки и с самого начала, оно было связано с решением прикладных проблем. Интерес к насекомым зародился в глубокой древности. Первые сведения, свидетельствующие о внимании человека к насекомым, отмечено в ассирийской клинописи и египетских папирусах, содержащих драматические описания нашествий саранчи. Насекомые привлекали внимание человека как повседневное явление в природе, как поставщики пищи, как его докучливые враги, как враги домашних животных и растений. В отдаленные времена возникли практические отрасли — пчеловодство и шелководство.

Но началом научного изучения насекомых следует считать лишь XVII в. В этом веке были выполнены исследования итальянского ученого М. Мальпиги (1628–1694) по анатомии шелкопряда и голландца Я. Сваммердама (1637–1680) по анатомии и метаморфозу насекомых. XVIII в. ознаменовался трудами выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея (1707–1778), который создал свою знаменитую «Систему природы» (*Systema naturae*), где видное место заняли и насекомые. Другой крупный естествоиспытатель этого века Р.А. Реомюр (1683–1757) изучал биологию и морфологию насекомых и оставил 6 томов «Мемуаров по истории насекомых» (*Memoirs pour servir a l'histoire des insectes*, 1734–1742).

В частности, в России во второй половине XVIII в. много сделал для изучения фауны насекомых видный натуралист и путешественник академик П.С. Паллас (1741–

1811) – первый европейский исследователь, посетивший Кубань.

Однако лишь в XIX в. в связи с общим развитием науки и культуры создались необходимые условия для оформления энтомологии как особой отрасли знаний, как науки. Тогда в ряде стран стали возникать научные энтомологические общества, среди которых старейшими являются Энтомологическое общество Франции (основано в 1832 г.) и Лондонское энтомологическое общество в Англии (основано в 1833г.). В 1859 г. было основано Русское энтомологическое общество, сыгравшее выдающуюся роль в развитии отечественной энтомологии.

XIX в. ознаменовался бурным развитием энтомологических исследований, опубликованием большого числа работ по изучению морфологии, биологии, систематики насекомых, а также работ по прикладной энтомологии, особенно сельскохозяйственной. В России профессор Военно-медицинской академии Э. К. Брандт (1839–1891) провел исследования по строению нервной системы насекомых, доставившие ему мировую известность.

Другой крупный ученый Ф. П. Кеппен (1833–1908) опубликовал капитальный сводный трехтомный труд «Вредные насекомые» (1881–1883). Интерес к изучению насекомых проявляли выдающиеся естествоиспытатели А. О. Ковалевский (1840–1901) и И. И. Мечников (1845–1916). Тогда же всеобщее внимание привлекли исследования биологии и поведения насекомых, проводившиеся французским натуралистом Ж. А. Фабром (1823–1915).

На рубеже XIX и XX вв. зарождаются прикладные энтомологические дисциплины, в первую очередь сельскохозяйственная и лесная энтомология. В России в 1894 г. учреждается Бюро по энтомологии, возглавлявшееся виднейшим ученым-энтомологом И.А. Порчинским(1848-1916) и ставившее себе задачу изучения вредных насекомых и

разработку мер борьбы с ними. Сам И.А. Порчинский оставил также большой след в энтомологии изучением биологии, систематики, а также покровительственной окраски насекомых. Выдающийся вклад в развитие энтомологии, в том числе и прикладной, внес профессор-Н.А. Холодковский (1858–1921) преемник Э. К. Брандта по Военно-медицинской академии. Он создал свою школу научной энтомологии, им опубликован капитальный труд «Курс энтомологии, теоретической и прикладной» (III издание вышло в 1912 г., IV издание – в 1927–1931 гг.).

XX в. характеризуется все возрастающим объемом энтомологических исследований, бурным развитием всех отраслей энтомологии и окончательной их дифференциацией на ряд самостоятельных научных дисциплин. Закладываются основы современной классификации, интенсивно начинают разрабатываться вопросы физиологии насекомых, широко входят в энтомологию принципы экологического изучения, успешно разрабатываются химические методы борьбы с вредителями, большое внимание уделяется разработке биологической борьбы, давшей ряд успешных результатов.

Еще в начале нашего века, именно в 1904 г., В. П. Поспелов (1872–1949) организует в Киеве первую в стране Энтомологическую станцию, поставившую перед собой задачу изучения и разработки мер борьбы с вредными насекомыми, особенно с вредителями сахарной свеклы. В последующие годы такого рода станции стали возникать и во многих других центрах страны. Особо следует отметить организованную В. И. Плотниковым (1877–1959) в 1911 г. в Ташкенте Туркестанскую энтомологическую станцию, сыгравшую значительную роль в развитии защиты растений в Средней Азии и в южном Казахстане и в советское время давшую начало другим учреждениям по защите рас-

тений, в том числе и Узбекскому институту защиты растений.

В 1910 г. выдающийся русский энтомолог-Н. В. Курдюмов (1885–1917) организует при Полтавской сельскохозяйственной опытной станции первый в стране Отдел энтомологии.

Среди энтомологов-систематиков в первую очередь следует назвать профессора А. П. Семенова-Тян-Шанского (1866–1942), который, помимо того, оставил большой след в науке своими классическими работами – по теории вида (Таксономические границы вида и его подразделений, 1910) и по зоогеографии (Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области, 1936).

Другой выдающийся исследователь профессор Г. Г. Якобсон (1871–1926), который известен своими капитальными трудами «Прямкрылые и ложно-сетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран» (1905, совместно с В. Л. Бианки) и «Жуки России и Западной Европы» (1905–1915). Примерно в те же годы работали А. К. Мордвилко (1867–1938) и Н. Я. Кузнецов (1873–1948). Первый приобрел мировую известность исследованиями по систематике и биологии тлей; второй был крупнейшим знатоком чешуекрылых насекомых» и оставил два тома «Основ физиологии насекомых» (1948, 1953).

Основы современной классификации высших групп насекомых были заложены австрийским ученым А. Гандлиршем (1865–1935), А. В. Мартыновым (1878–1938), Б. Н. Шванвичем (1889–1957) и другими учеными.

Гандлирш показал гетерогенность прежних отрядов насекомых, ввел более подробное понимание отряда и довел число их в классе насекомых до 30 с лишним; он и А.В. Мартынов являются основоположниками современной палеонтологии насекомых. Помимо того, Мартынов известен своим принципом подразделения крылатых насекомых на

два инфракласса – древнекрылых и новокрылых, получившим широкое признание.

Б. Н. Шванвич на основе преобладания у насекомых в полете передней или задней пары крыльев и их мышечного аппарата. Он создал свою систему класса насекомых; часть его подразделений не была принята, но сама идея использования в классификации крылового мышечного мотора оказалась новой и позволяет обосновать объединение родственных отрядов в более крупные подразделения — надотряды. Б. Н. Шванвич также оставил капитальный «Курс общей энтомологии» (1949) и известен своими исследованиями рисунка крыла чешуекрылых.

Из зарубежных ученых в области морфологии насекомых крупный вклад внесли немецкий ученый профессор Г. Вебер (1899–1956) и североамериканский исследователь доктор Р. Э. Снодграсс (1875–1962). Первый из них – автор капитальных руководств по общей энтомологии, составленных преимущественно на морфологической основе; второй – автор многих трудов по морфологии, обобщенных в известной книге «Основы морфологии насекомых» (*Principles of insect morphology*, 1935).

В физиологии насекомых много сделано известным английским ученым проф. В. Б. Уигглсуортс (*V. B. Wigglesworth*) и французским исследователем проф. Р.Шовеном (*R. Chauvin*); ими опубликованы капитальные руководства по физиологии насекомых.

Видный английский исследователь доктор А. Д. Иммс (1880–1949) – автор одного из лучших руководств по общей энтомологии (*A general textbook of entomology*, 1925–1957), выдержавшего 9 изданий и получившего международную известность.

Другой крупный ученый, который долгое время работал в Англии, доктор Б. П. Уваров (*B. P. Uvarov*, род. в 1888 г.), внес большой вклад в изучение саранчовых насе-

комых, организовал в Лондоне Противосаранчиковый исследовательский центр (Anti-Locust Research Centre) и мобилизовал большие научные силы на разработку мер борьбы с этими вредителями..

Наконец, крупный итальянский исследователь профессор Ф. Сильвестри (1873–1949) также был весьма разносторонним ученым, особенно много сделал в области проблем сельскохозяйственной энтомологии и биологической борьбы с вредителями, также открыл два новых отряда насекомых – бессяжковых (*Protura*) из первичнобескрылых (*Apterygota*) и зораптер (*Zoraptera*) из ортоптероидных (*Orthopteroidea*).

В Азербайджане с созданием сектора зоологии развернулись и исследования по энтомологии. Основные усилия в 1932-1941 гг. были направлены на создание фундаментального коллекционного фонда из мира насекомых Азербайджана. В этом деле большую роль сыграл один из первых исследователей и организаторов работ по энтомологии А.В.Богачев (работал с 1932 по 1950 гг.). После его ухода в 1956 г. этим отделом заведовала В.Н. Русанова (изучались области общей и частной энтомологии, включая систематику, биологию, зоогеографию тлей), а с 1957 года лабораторией энтомологии стал руководить Н.Г. Самедов.

До начала Великой Отечественной войны были опубликованы работы по стрекозам, термитам, уховерткам, жесткокрылым (Богачев), поденкам (Чернова), полужесткокрылым (Кириченко), богомолам (Мирам), равнокрылым-хоботным (Сидорская), двукрылым (Ахундов, Гаузер), ценная монография С.П.Тарбинского «Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР» – это была первая работа по фауне Азербайджана.

Впервые в Азербайджане в 1968 г. стали проводиться исследования по экологии и физиологии, а также биохимии насекомых. Главное внимание сотрудников этой лаборато-

рии было направлено на выяснение основных черт фотопериодических реакций у видов полезных и вредных в связи с их особенностями жизненного цикла (Р. Ахмедов, О. Гасанов), была изучена климатическая специализация пищедобывания внутри вида медоносной пчелы (М. Рагимзаде, А. Абдинбекова), проведены исследования по биохимическим особенностям вредных насекомых с целью разработки эффективных мер борьбы с ними (Х. Кулиева).

В настоящее время энтомология во всем мире составляет важный раздел научной и практической деятельности многих учреждений. Число энтомологов в мире исчисляется многими тысячами, и чем выше развитие страны, тем больше в ней работает энтомологов, тем больший вносят они вклад в изучение насекомых, в повышение продуктивности сельского и лесного хозяйства, в обеспечение здоровья человека. Достаточно сказать, что только в области систематики насекомых работает около 3,5 тыс. энтомологов мира.

ЛЕКЦИЯ 2. МОРФОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

План

2.1. Общий план строения. Сегментация тела.

2.2. Голова и ее придатки

2.1. Общий план строения. Сегментация тела

Признаки насекомых:

- одна пара усиков, которая соответствует первым антеннам (антеннулам ракообразных),
- дыхание трахейное,
- тело разделено на 3 отдела (тагмы) – голову, грудь и брюшко,
- ноги имеют только грудные сегменты = 3 пары,
- кутикула трехслойная (снаружи с эпикутикулой),
- вторая пара максилл преобразована в нижнюю губу,
- развитие с метаморфозом, редко прямое.

Деление тела насекомого разделено на 3 тагмы: – голова (рецепторный отдел), грудь (локомоторный отдел), брюшко (висцеральный отдел).

Предки насекомых имели равномерно сегментированное тело, близкое по строению к кольчатым червям и многоножкам. В дальнейшем произошла олигомеризация первичного туловища и дифференциация отделов (рис.1).

Сегменты тела связаны между собой эластичными мембранами - вторичные сочленения вблизи заднего края сегментов.

2.2. Голова и ее придатки

Голова (*caput*) представляет собой сильно уплотненную черепную коробку, образованную из слившихся пяти, а по мнению некоторых морфологов, даже шести-восьми сегментов. Она несет пару сложных глаз, часто до трех

простых глаз, или глазков, и подвижные придатки – усики и ротовые органы.

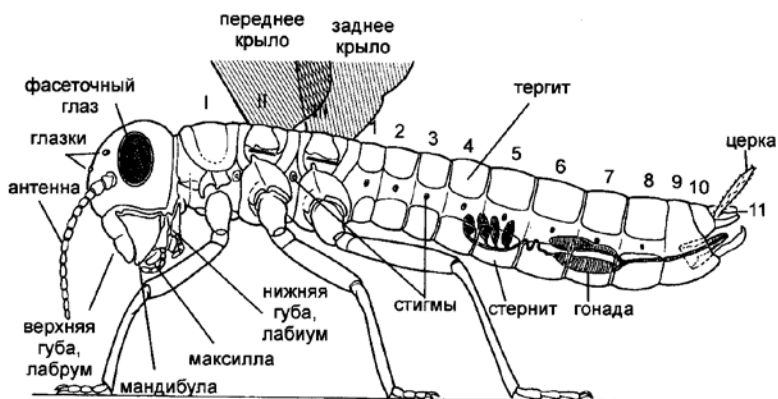


Рис.1. Обобщенная схема строения крылатых насекомых: римскими цифрами пронумерованы сегменты груди, арабскими – брюшные сегменты (по разным источникам).

Поверхность головы (рис.2) подразделена на отдельные участки, иногда обособленные между собой швами. Различают лоб (*frons*) между глазами, который кверху переходит в темя (*vertex*) и далее назад – в затылок (*occiput*); книзу ото лба расположен наличник (*clypeus*), граничащий внизу с верхней губой (*labrum*); сбоку под глазами находятся щеки (*genae*), к ним снизу примыкают верхние челюсти (*mandibulae*). Форма головы насекомых разнообразна: округлая (мухи), сжатая с боков (саранча, кузнечик), вытянутая в виде головотрубки (долгоносики). Различны и типы постановки головы: прогнатический, гипогнатический и опистогнатический. При прогнатическом типе головы, характерном для хищных насекомых (жужелицы, стафилины), ротовые части направлены вперед. При гипогнатическом, характерном для растительноядных (саранчо-

вые, многие виды клопов, жуков) – под прямым углом вниз; при опистогнатическом (цикадовые, медяницы, трипсы) – ротовые части направлены под острым углом вниз и назад, приближаясь к передним ногам.

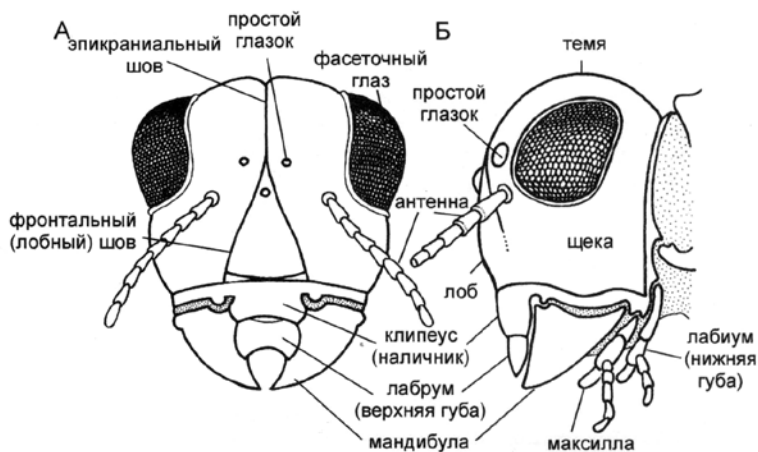


Рис.2. Голова насекомых: А-вид спереди, Б- вид сбоку (по Snodgrass, 1935; Weber, Weidner, 1974)

Глаза. Органы зрения представлены сложными и простыми глазами – дорсальными и латеральными. Сложные, или фасеточные, глаза (*oculi*) в числе одной пары расположены по бокам головы и состоят из множества (до нескольких сотен и даже тысяч) зрительных единиц, омматидиев, или фасеток. В связи с этим у некоторых насекомых (стрекозы, самцы мух и пчел) глаза настолько велики, что занимают большую часть головы. Сложные глаза имеются у большинства взрослых насекомых и у личинок с неполным превращением из подкласса, за исключением некоторых групп паразитических, пещерных видов и обитателей муравейников, у которых они вторично исчезли. Из представителей подкласса первичнобескрылых сложные глаза имеются лишь у щетинохвосток. Простые

дорсальные глаза, или глазки (*ocelli*), в типичном случае в числе трех расположены в виде треугольника на лбу и темени между сложными глазами. Иногда средний глазок исчезает, и остаются только два боковых, реже наблюдается исчезновение парных при сохранении среднего глазка.

Как правило, глазки встречаются у взрослых, хорошо летающих насекомых, однако они отсутствуют у многих чешуекрылых и двукрылых и обнаружены у личинок стрекоз поденок. Простые латеральные глаза, или стеммы (*stemmata*), образуют две парные группы, располагающиеся по бокам головы. Число глазков варьируется от 6 до 30. Присущи они, главным образом, личинкам насекомых с полным превращением, реже встречаются у взрослых насекомых, лишенных фасеточных глаз (отряд подур, веерокрылых, блох и др.).

Усики. Усики, или антенны (*antennae*), представлены одной парой членистых образований, расположенных по бокам лба между или впереди глаз в усиковых ямках. Они служат органами осязания и обоняния. Усик состоит из утолщенного основного членика (*scapus*), ножки (*pedicellus*) и жгутика (*flagellum*) (рис.3). Строение усиков разнообразно у отдельных видов и групп, и этот признак используется при определении (диагностике) насекомых. Так, щетинковидные усики с многочисленными члениками, постепенно утончающимися к вершине, характерны для представителей отряда таракановые, подотряда длиннорусые у прямокрылых и т.д.. Булавовидные – с несколькими утолщенными или расширенными к вершине члениками, образующими булаву. Характерны для представителей группы семейств дневных, или булавоусых чешуекрылых; пластинчато-булавовидные – с булавой из вытянутых в одну сторону пластинок – для майских и других хрущей и т.д. Часто строение усиков бывает разным у самцов и самок одного вида. Число члеников усиков также варьиру-

ется в зависимости от вида или возраста личинок насекомых с неполным превращением. У представителей различных подотрядов отряда равнокрылые число члеников колеблется от 3 члеников у цикадовых до 11 у некоторых кокцид. Усики взрослых саранчовых состоят из 33 члеников, а у личинок количество члеников колеблется от 13 у I возраста до 23–26 у V возраста.

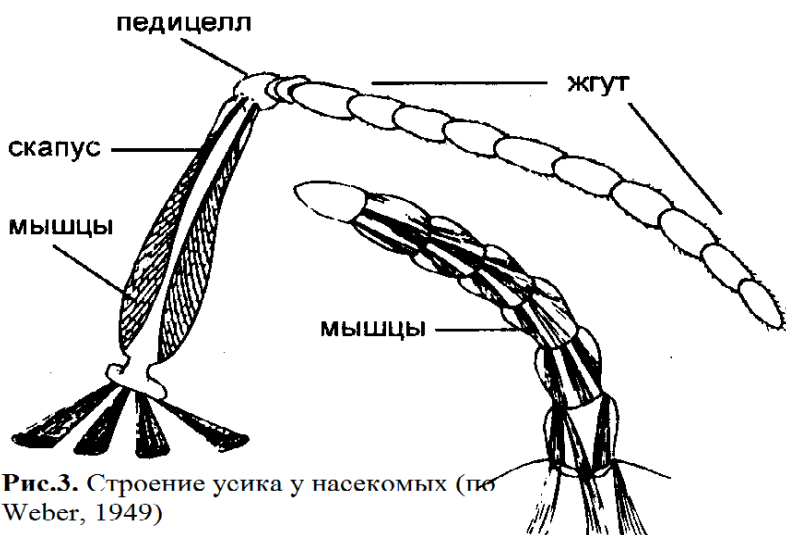


Рис.3. Строение усика у насекомых (по Weber, 1949)

Ротовые органы. Ротовые органы претерпели значительные изменения от грызущего типа при питании твердой пищей до различных модификаций сосущего типа при приеме жидкой пищи (нектар, сок растений, крови и пр.).

Различают различные типы ротовых органов у насекомых, и в зависимости от способа питания и строения ротовых органов зависит тип повреждения растения, по которому можно диагностировать вредителей и выбрать группу инсектицидов для борьбы с ними. Так, для уничтожения

насекомых, имеющих грызущие ротовые органы, можно использовать инсектициды внутреннего, или кишечного, действия, тогда как против насекомых с сосущими ротовыми органами применяют инсектициды наружного, или контактного, действия, или фумиганты.

Грызущие ротовые органы (рис.4) состоят из парных нерасчлененных верхних челюстей (*mandibulae*), парных расчлененных нижних челюстей (*maxillae*) и непарной расчлененной нижней губы (*labium*). Сверху ротовые органы прикрыты верхней губой (*labrum*), представляющей собой складку кожи. Верхняя челюсть состоит из основного членика (*cardo*), стволика (*stipes*), пары жевательных лопастей – наружной (*galea*) и внутренней (*lacinia*). Стволик несет челюстной щупик (*palpus maxillaris*), состоящий из 1–7 члеников. Нижняя губа слилась по срединной линии у основания и подразделяется на подподбородок (*submentum*), подбородок (*mentum*), две пары язычков, гомологичных жевательным лопастям нижних челюстей – внутренних (*glossae*) и наружных (*paraglossae*).

От подбородка отходят также нижнегубные щупики (*palpi labiales*). Верхняя губа, обе пары челюстей и нижняя губа расположены вокруг рта и замыкают предротовую полость. В эту полость вдается языкообразный мясистый орган – подглоточник (*hypopharynx*). Он расположен под глоткой и делит предротовую полость на два отдела – передний и задний. В передний отдел открывается ротовое отверстие, т. е. начало пищеварительного тракта, в задний впадает проток слюнных желез. Ротовые органы грызущего типа распространены наиболее широко и встречаются у представителей надотрядов ортоптероидные, колеоптероидные, нейроптероидные, у части перепончатокрылых насекомых и др.

Грызуще-лижущие ротовые органы перетерпели значительные изменения в связи с высасыванием или сли-

званием нектара из цветков растений (пчелиные, некоторые осы).

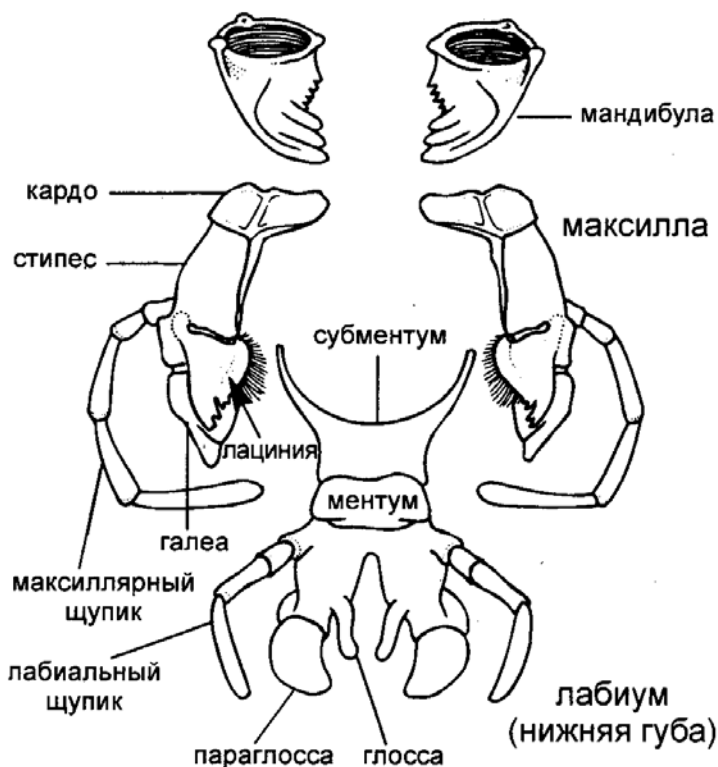


Рис.4. Ectognatha. Грызущий тип ротового аппарата
(по Henning, 1986)

Нижние челюсти и нижняя губа превратились в хоботок и их отдельные части – стволик, наружная жевательная лопасть нижних челюстей, подбородок, щупики и слившийся в одно целое язычок нижней губы – сильно удлинились. Одновременно редуцировались нижнечелюстные щупики и наружные язычки. Вместе с тем здесь еще сохраняются общие черты ротовых частей основного гры-

зущего типа – расширенные верхние челюсти и разделение на членики нижних челюстей и нижней губы.

Колюще-сосущие ротовые органы характерны для насекомых, питающихся клеточным соком растений (полужесткокрылые, равнокрылые) и кровью животных (вши, блохи, некоторые двукрылые) с проколом субстрата. Так, у клопа черепашки верхние и нижние челюсти представлены тонкими и длинными колющими щетинками, заключенными в длинный членистый хоботок, образованный нижней.

При питании хоботок упирается в субстрат, коленообразно изгибается назад, и первая пара колющих щетинок (верхние челюсти) прокалывает покровы и проникает в ткань растения. Вторая пара щетинок (нижние челюсти) на внутренней стороне имеет по два продольных желобка. При плотном соприкосновении обеих щетинок образуются два внутренних канала. По одному из них в ткань растения нагнетается слюна, по другому всасывается пища.

Сосущие ротовые органы свойственны чешуекрылым, которые питаются жидкой пищей без прокола субстрата. Верхние челюсти у них отсутствуют, нижние образуют длинной нечленистый спирально свернутый хоботок. Нижняя губа в виде небольшой непарной пластинки несет длинные, обычно 3-члениковые щупики.

Лижущие, или мускоидные, ротовые органы встречаются у круглошовных двукрылых, питающихся жидкой пищей, включая нектар цветков, также без прокола субстрата. Они лишены верхних челюстей. Основная конусообразная часть ротовых органов – *рострум* – представляет собой вырост головы, в состав которого входят остатки нижних челюстей. За рострумом следует втягиватель, или *гаустеллум*, соответствующий нижней губе. На вершине гаустеллума расположены две подвижные створки сосальца, или *лабеллума*, на концевой поверхности имеющего

фильтрующий орган – *псевдотрахеи*. В зависимости от положения створок лабеллума и выдвижения зубцов мухи могут питаться жидкой или твердой пищей или пить воду.

Таким образом, сегментарный состав головы (по теории Ремпеля) акрон + 6 туловищных сегментов:

Акрон – на акрональном отрезке расположены 2 фасеточных глаза;

1-й сегмент – преантеннальный, придатки превращены в верхнюю губу,

2-й сегмент – несет одну пару антенн,

3-й сегмент – интеркалярный, без придатков (редукция придатков),

4-й сегмент – мандибулярный,

5-й сегмент – максиллярный,

6-й сегмент – нижнегубной, лабиальный.

Итого 5 сегментов несут придатки.

3 сегмента – гнатоцефалон, всего 4-6 сегментов

Придатки головы:

1) усики – антенны *antennae*:

2) ротовые органы: 3 пары ротовых придатков мандибулы *mandibulae*

максиллы *maxillae*

нижняя губа *labium*

верхняя губа *labrum*

гипофаринкс *hypopharynx*

Типы ротовых аппаратов:

1) грызущий

2) режуще-сосущий

3) лижущий (мускоидный, фильтрующий)

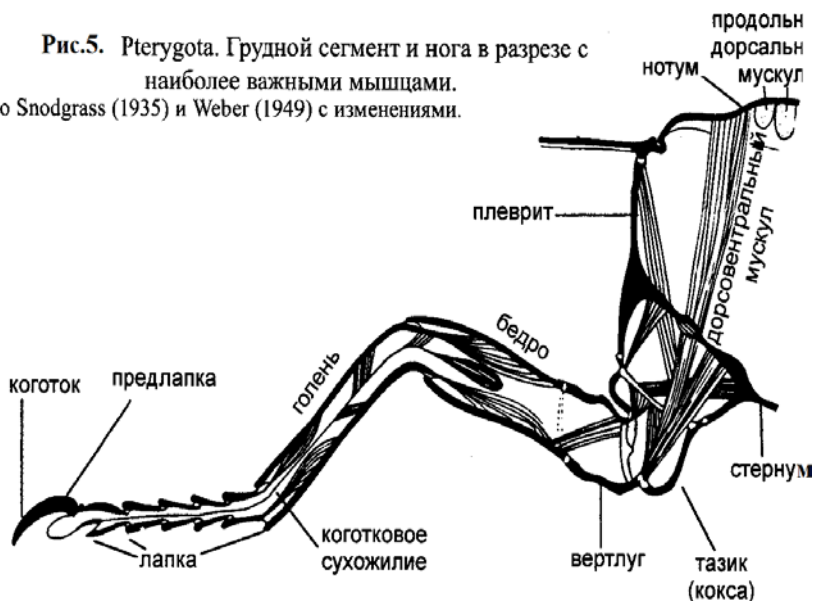
4) грызуще-лижущий тип

5) колюще-сосущий (гемипероидный, диптероидный)

6) сосущий

3) глаза – сложные фасеточные, глазки – простые, латеральные и медиальные (между сложными глазами) личиночные глазки, простые – стеммы

Рис.5. Pterygota. Грудной сегмент и нога в разрезе с наиболее важными мышцами.
 по Snodgrass (1935) и Weber (1949) с изменениями.



Контрольные вопросы

1. Головная капсула насекомого.
2. Происхождение верхней губы и ее значение.
3. Происхождение различных типов ротовых аппаратов насекомых. Отличительные особенности в строении.
4. Причины, по которым следует считать голову насекомых более сложного строения по сравнению с головой многоножек.

ЛЕКЦИЯ 3. СТРОЕНИЕ ГРУДНОГО И БРЮШНОГО ОТДЕЛОВ

План

3.1. Грудь и ее придатки

3.2. Брюшко и его придатки

3.1. Грудь и ее придатки

Шея – мембранозная область. Места сочленения головы с туловищем – 2 пары цервикальных склеритов.

Скелетной основой сегмента тела является кутикулярное кольцо; серия таких колец и образует скелет груди (*thorax*) и брюшка. Каждое такое кольцо, образующее сегмент тела, подразделяется на четыре отдельных склерита: 1) спинное, или верхнее, или дорсальное, полукольцо – *tergum*; 2) брюшное, или нижнее, или вентральное, полукольцо – *стернит*; 3) пара первоначально мягких боковых стенок – бочков, или *плеїритов*.

Вследствие того, что у насекомых грудь почти всецело берет на себя локомоторную функцию, мускулатура грудных сегментов усиливается и усложняется, увеличиваются размеры сегментов, особенно их диаметр, усложняется наружный скелет (рис.5). В целом скелетно-мышечный аппарат груди оказывается сильно измененным и усложненным, первичные склериты – тергиты, стерниты и плеїриты – подразделены на серии вторичных склеритов.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов. Спинное полукольцо каждого сегмента, т.е. тергиты, здесь имеют свое название - это спинка, или нотум (*notum*), соответственно нижнее, или вентральное полукольцо, т.е. стернит, обозначается термином «грудка», или стернум (*sternum*). Для обозначения принадлежности всех этих частей к ка-

кому-либо из сегментов груди используются приставки: передне-, средне- и задне- (pro-, meso-, meta-). Соответственно этому различаются переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь (*prothorax*, *mesothorax*, *metathorax*), когда речь идет о том или ином кольце груди в целом; для обозначения полуколец прибегают к терминам: «передне-спинка» (*pronotum*), «переднегрудка» (*prosternum*) и т.д. Каждый сегмент груди несет по одной паре ног, а у крылатых насекомых средне- и заднегрудь несут также по паре крыльев; в связи с этой особенностью оба сегмента вместе обозначаются термином «птероторакс» (*pterothorax*) (рис.5).

Естественно, что переднегрудной сегмент устроен проще, чем каждый сегмент птероторакса. У некоторых насекомых переднегрудь может быть в целом сильно развитой, особенно если передняя пара ног приспособилась к выполнению специальной функции; например, у богомолов (*Mantodeoptera*) переднегрудь сильно удлинена, подвижна и несет большие хватательные ноги. У насекомых с несовершенным полетом и более примитивных групп сильное развитие получает передне-спинка (тараканы, прямокрылые, жуки и др.). В высших же группах с совершенным полетом переднегрудь сильно уменьшается в размерах, например у чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Своеобразно строение груди у высших перепончатокрылых – наездников, пчел, ос, муравьев и др. Их грудь отделена от брюшка явственным сужением, или перехватом, в виде стебелька, поэтому они и называются *стебельчатобрюхими*, или просто стебельчатыми. Оказывается, в состав их груди вошел 1-й сегмент брюшка, а стебелек образовался за счет 2-го или даже 2-го и 3-го сегментов брюшка. Поэтому, строго говоря, стебелек разделяет не грудь и брюшко, а 1-й и 2-3-й сегменты брюшка. Вошедший в состав груди 1-й сегмент брюшка обоз-

начается как промежуточный сегмент, или проподоум (*propodeum*).

Плейриты груди устроены сложно, сильно склеротизованы, т. е. уплотнены, и над основанием каждой ноги имеют явственный *плейральный шов*; этот шов является наружной частью *плейрального гребня* – глубокой внутренней складки кутикулы, которая сильно укрепляет стенку плейритов и составляет часть внутреннего скелета (эндоскелета) груди. Плейральный шов делит плейрит на два склерита: передний – *эпистерн* и задний – *эпимер*. Особенности их строения используются в диагностике насекомых.

На верхнем крае каждого плейрита птероторакса, у окончания плейральных швов, находится небольшой вырост – столбик (*columella*); на нем лежит основание крыла. Согласно субкоксальной теории Р. Снодграсса, плейрит представляет собой производное части примитивной ноги; основание такой ноги в виде предтазика, или субкокса (*subcoxa*), отчленилось от последующего сегмента – тазика, или коксы (*coxa*), вошло в состав боковой стенки плейритов.

Появление плейритов способствовало сильному укреплению боковых стенок тела и самих сегментов, создало условия для совершенствования работы ног, а в последующем и работы крыльев. Соответственно этой теории плейриты представляют собой более позднее образование в сегменте, нежели конечности, а также тергит и стернит. Однако согласно теории Э. Г. Беккера, первоначально плейральная зона была представлена перепонкой со склеритами; часть этих склеритов вошла в боковые края тергитов и стернитов, а часть – в состав первичной ноги, дав начало тазику и вертлугу (рис.6).

Возникновение крыльев потребовало выработку мощной мускулатуры и прикрепительных поверхностей на

внутренней стороне скелета средне- и заднегрудки, или птероторакса. Такими прикрепительными поверхностями становятся *фрагмы* – сильно склеротизованные складки кутикулы спинок груди, вдающиеся в полость тела и образующие часть эндоскелета груди. Они образуются на границе между сегментами груди, а задняя фрагма – между заднегрудью и 1-м сегментом брюшка. Фрагмы стали местом прикрепления сильной продольной мускулатуры.

Это, в свою очередь привело к сильному усложнению скелета птероторакса, именно спинок средне- и заднегрудки; на них возникла система швов, т.е. складок, которые дифференцировали спинку на ряд вторичных участков. Основным из них является щит, или скутум (*scutum*), впереди него располагается предщит, или прескутум (*prescutum*), а сзади расположен щиток, или скутуллум (*scutellum*). Помимо того, задняя часть спинки перед фрагмами утончается, превращается в мембранозный поясok; лежащая позади него узкая краевая полоска спинки обособляется в особый скелет – заспинку, или постнотум (*postnotum*). Благодаря всем этим особенностям спинные отделы груди приобретают необходимую при движении крыльев подвижность и гибкость.

Строение и типы ног (рис.5,6). Нога у насекомых состоит из тазика (*coxa*), вертлуга (*trochanter*), бедра (*femur*), голени (*tibia*) и лапки (*tarsus*). Лапка у разных групп насекомых имеет один – пять члеников и заканчивается двумя коготками (реже одним). У двукрылых между коготками расположена пара лопостевидных подушечек, или пульвилл (*pulvilli*), и иногда развит непарный эмподий (*empodium*).

Соответственно образу жизни и уровню специализации отдельных групп насекомых у них встречаются различные типы ног. Так, бегательные ноги с удлиненными тонкими члениками характерны для тараканов, клопов,

жуков жужелицы и других быстробегающих насекомых; ходильные ноги с более короткими члениками и расширен-

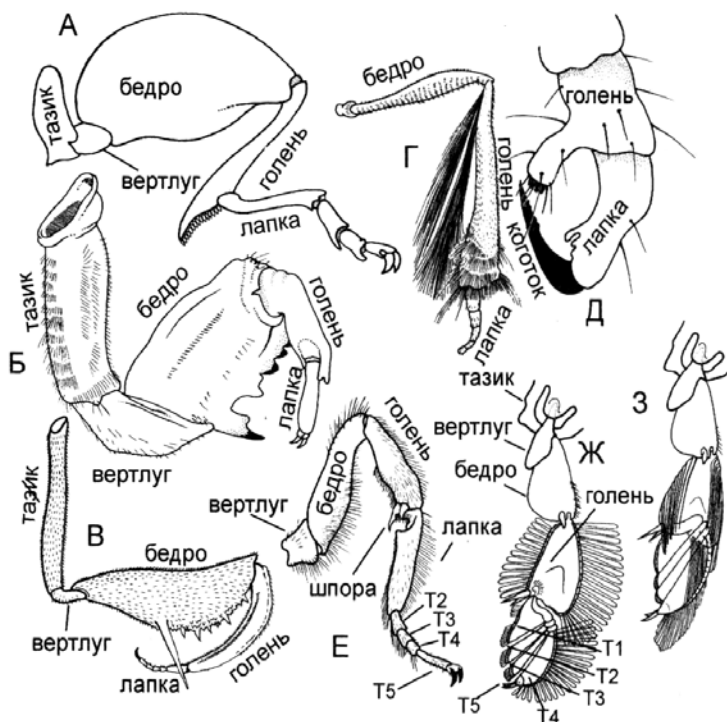


Рис.6. Специализированные типы ног.

А — задняя прыгательная нога земляной блошки *Psylliodes affinis* (Coleoptera, Chrysomelidae). Б — роющая нога личинки цикады (*Megacicada septendecim*) (Auchenorrhyncha). В — хватательная нога: *Mantispa styriaca* (Neuroptera, Mantispidae). Г — «пахучая нога»: самка *Hepialus hecta* (Lepidoptera, Hepialidae). Д — зажимающая нога: передняя лапка самки вши *Pediculus* sp. (Anoplura). Е — собирательная передняя нога медоносной пчелы *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). Ж, З — задние плавательные ноги вертячки *Gyrinus natator* (Coleoptera, Gyrinidae), с оттопыренными (Ж) и прижатými (З) гребными пластинками. Т1–Т5 на Е и Ж — 1–5-й членики лапки. А, Б — из Weber и Weidner (1974); В — Aspöck (1969); Г — Herring (1926); Д — Jacobs и Siedel (1975); Ж–З — Eidmann (1941).

ными, часто 4-члениковыми лапками наиболее типичны для жуков листоедов, усачей, долгоносиков, трубковертов, короедов.

Приспособление к условиям жизни или к способам передвижения способствовало специализации передних ног, а приспособление к способам передвижения – специализации передних или задних ног. Так, у медведок, которые большую часть жизненного цикла проводят в почве, возникли копательные передние ноги с укороченными и расширенными бедрами и голенью и недоразвитой лапкой. Передние ноги хищного насекомого богомола стали хватательными. Находясь в засаде, он быстро захватывает жертву между усаженными шипиками, и удлиненными бедром и голенью. Задние ноги саранчовых, кузнечиков, сверчков преобразовались в прыгательные, характеризующиеся сильными утолщенными бедрами и отсутствием вертлуга. У водных насекомых (жуки-плавунцы, водолюбы и др.) задние, а иногда и средние ноги выполняют функции гребных, т.е. плавательных, чему способствуют уплощенность голеней и лапок и длинные волоски, создающие гребную поверхность; у самцов водных насекомых на расширенных члениках лапок расположены присоски, за что этот тип ног получил название присасывательных. Наиболее сложно устроен собирательный тип ноги у пчелиных. На расширенной наружной стороне голени расположена корзиночка в виде углубления, окруженного двумя рядами упругих волосков, предназначенная для цветочной пыльцы. На внутренней стороне первого членика лапки находится щеточка из поперечных рядов жестких волосков, которые служат для сбора и удерживания пыльцы. Отсюда через пыльцевые щипчики, образованные шипиками верхнего края голени и основания первого членика лапки, она попадает в корзиночку.

Строение и типы крыльев (рис.7). Крылья насекомых обычно представлены двумя парами и являются придатками средне- и заднегруди. Реже бывает развита лишь пара передних крыльев (некоторые виды поденок, самцы кокцид, двукрылые, или мухи), а иногда только пара задних крыльев (самцы веерокрылых). У многих насекомых крылья недоразвиты или отсутствуют (первичнобескрылые, вши, блохи и др.).



Рис.7. Pterygota. Базовая схема крыла.
 Названия жилок выделены курсивом. По разным источникам.

Крыло представляет собой двухслойную складку покровов тела, которые сближаются и затвердевают, образуя эластичную пластинку. Между складками расположены жилки. Жилкование крыла, т. е. форма, число и расположе-

ние жилок, очень разнообразно у различных групп насекомых и служит важным признаком при их определении. К основным продольным жилкам относятся: костальная, или коста (*costa, C*), субкостальная, или субкоста (*subcosta, Sc*), радиальная, или радиус (*radius, R*), медальная, или медиа (*media, M*), кубитальная, или кубитус (*cubitus, Cu*), и анальная, или анализ (*analis, A*). Многие из этих жилок делятся, образуя от двух до пяти ветвей. Кроме продольных жилок, на крыльях встречаются поперечные жилки. Их называют *дисканальными* или обозначают по прилегающим продольным жилкам.

На пластинке крыла различают три угла: основание, задний угол, вершину. Стороны треугольника, образованные краями крыла, также имеют свои названия.

Передний, или костальный, край расположен между основанием и вершиной крыла, наружный край – между вершиной и задним углом, задний, или внутренний, край – между основанием и задним углом крыла (рис.7).

Строение крыла – один из основных признаков, характеризующих такую крупную систематическую единицу, как отряд насекомых. В связи с этим все многообразие встречающихся крыльев классифицируют по трем признакам: по консистенции (однородные или разнородные), количеству замкнутых ячеек (сетчатые или перепончатые) и степени опущения пластинки крыла чешуйками и волосками (голые или покрытые).

По консистенции передняя пара крыльев может быть умеренно уплотненной, или кожистой, но еще с хорошо заметным жилкованием (прямокрылые, богомоловые, таракановые), или сильно уплотненной, или роговой, когда жилкование с верхней стороны крыла обычно незаметно (жесткокрылые). Такие крылья называют надкрыльями, или *элитрами (жесткокрылые)*. У полужесткокрылых кожистая или роговая консистенция имеется лишь у основа-

ния передних крыльев, и их называют *полужесткокрылые* (полуэлитрами). По количеству замкнутых ячеек крылья называют сетчатыми в том случае, если поперечных жилок много (стрекозы, *сетчатокрылые*, прямокрылые и др.); если поперечных жилок, а следовательно и замкнутых ячеек мало (менее 20), такие крылья называют *перепончатокрылыми* (равнокрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые).

Если пластинка крыла почти сплошь покрыта чешуйками (бабочки, или чешуекрылые) или короткими многочисленными волосками (ручейники), крылья называют *покрытыми*; если волосков или чешуек мало или их нет совсем, их называют *голыми*. На основании приведенной классификации можно в краткой, но достаточно подробной форме охарактеризовать крылья любого отряда насекомых. Так, у *крылатых представителей прямокрылых крылья голые, разнородные, первая пара кожистая, вторая – сетчатая*; у *жесткокрылых крылья голые, разнородные, первая пара роговая (элитры), вторая перепончатая*; у *перепончатокрылых крылья голые, однородные, перепончатые*; у *чешуекрылых крылья однородные, перепончатые, покрытые чешуйками*; у *ручейников крылья однородные, перепончатые, покрытые волосками, и т.д.*

Полет насекомого складывается из двух движений крыльев: *пропеллирующего* – по направлению вперед и элеваторного – вверх. Большая часть взмахов обеспечивает слияние элеваторного и пропеллирующего эффекта в единый аэродинамический эффект, что позволяет насекомому лететь вперед, устойчиво удерживаясь в воздухе. При этом частота взмахов крыльев сильно варьируется, составляя у капустной белянки 12 взмахов, у майского жука – 46, у бражника – 85, у шмеля – 240, у комара-дергуна – 1046 взмахов/секунду.

Таким обр., грудной отдел состоит из 3 сегментов – передне-, средне- и заднегрудь, каждый сегмент имеет вид кольца, несет пару ног, 1-2 сегменты – пары крыльев.

Предковый тип грудного сегмента состоит из 5 элементов:

- 1) тергит (спинка),
- 2) стернит,
- 3) плейральная область (мембранозная),
- 4) пара членистых ног,
- 5) пара дыхалец – на плейральной области над ногой

Грудной сегмент современных насекомых состоит из 4 склеритов: тергит, стернит и 2 плейрита.

Тергит состоит из 2 склеритов: алиотум (прямо связан с крылом и снабжен фрагмой, или *аподемой*) и *постнотум* (также имеет фрагму и сбоку связан с эпимером плейрита).

Стернит – объединяясь с плейритом своими передними и задними концами образует впадину, в которой располагается тазик.

Внутренний скелет – внутренние (впячивания кутикулы) *аподемы* – место прикрепления крупных крыловых и ножных мышц.

Ноги – тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка.

3.2. Брюшко и его придатки

Брюшко (abdomen) является третьим отделом тела, состоит из ряда более или менее сходных сегментов и у взрослых насекомых лишено ног. Сегменты брюшка устроены проще грудных и состоят из верхнего полукольца, или тергита (*tergum*), нижнего полукольца, или стернита (*sternum*), соединенных более или менее обширной мембраной.

Обособленные твердые плейральные склериты, как в груди, здесь отсутствуют.

Максимальное число сегментов брюшка равно 12, включая и хвостовой компонент – тельсон (*telson*), который несет анальное отверстие и лишен придатков. Однако в таком виде брюшко сохранилось лишь у представителей отряда бессяжковые (*Protura*) из первичнобескрылых насекомых и у зародышей. У других насекомых в связи с олигомеризацией брюшка число видимых сегментов сокращается до девяти-десяти (прямокрылые), а у высших групп (некоторые перепончатокрылые, двукрылые) даже до 4–6. Нередко в брюшке утрачивается соответствие между числом тергитов, причем оно бывает неодинаковым даже у различных полов одного вида. Так, у самца черного таракана десять тергитов и девять стернитов, у самки – восемь и семь соответственно. У некоторых групп перепончатокрылых (пчелы, осы, наездники) первый сегмент брюшка вошел в состав груди, образуя промежуточный сегмент, или проподоум (*propodeum*). Поэтому фактически 1-м сегментом брюшка у этих насекомых является 2-й, который бывает часто суженным и вытянутым, образуя различной длины стебелек. У муравьев в состав стебелька, кроме 2-го сегмента, входит и 3-й сегмент.

По характеру сочленения с грудью различают три типа брюшка: 1) сидячее брюшко прикреплено к заднегрудь всем своим основанием, не образуя перетяжки, и характерно для большинства насекомых; 2) висячее брюшко имеет короткую перетяжку за счет *проподоума* (пчелиные); 3) стебельчатое брюшко – длинную перетяжку (роющие осы, наездники, муравьи). На 8-м и 9-м сегментах брюшка расположены наружные половые придатки, или гениталии. В связи с этим указанные сегменты называют генитальными, предшествующие им 1–7-й сегменты –

прегенитальными, а последние два сегмента 10-й и 11-й – *постгенитальными*.

Придатки брюшка. На прегенитальных сегментах брюшка придатки встречаются лишь у наиболее примитивных первичнобескрылых насекомых. Так, у бессяжковых, или протур, на 1–3-м сегментах брюшка сохранились рудиментарные ноги, у некоторых ногохвосток, или подур, на 1-м сегменте имеется брюшная трубка, на 3-м – зацепки и на 4-м – прыгательные вилки.

У многих двуххвосток, или *диплур*, и щетинохвосток, или *тизанур*, на различных сегментах брюшка, включая и постгенитальные, встречаются втяжные мешочки и удлиненные нечленистые придатки – грифельки. Из придатков постгенитальных сегментов у *первичнобескрылых* насекомых, помимо отмеченных выше придатков, можно обнаружить пару *церков* на 10-м и 11-м сегментах брюшка. У представителей семейства *камподии* (*Campodeidae*) из отряда диплуры, или двуххвостки, они длинные и членистые, у семейства *япигиды* (*Japygidae*) – короткие, нечленистые, клещеобразные.

У многих тизанур, кроме длинных членистых церков, имеется многочлениковая хвостовая нить. Из придатков постгенитальных сегментов у высших, или крылатых, насекомых встречаются грифельки и церкви. Грифельки в числе одной пары сохранились у самцов тараканов и кузнечиков. Длинные членистые церкви имеются у поденок, короткие – у таракановых. А у ухверток церкви превратились в крупные нечленистые клещи. Кроме этого тергит 11-го сегмента образует анальную пластинку, или *эпипрокт*, лежащую над анальным отверстием, а остатки стернита – пару пластинок по его бокам – *парапрокты* (рис.8).

У таракановых, однако, эпипрокт называют анальной пластинкой. К придаткам генитальных сегментов относятся яйцеклад у самки и гениталии у самца. Яйцеклад у пред-

ставителей отряда прямокрылые, например, состоит из трех пар в разной степени развитых створок: первая пара отходит от первой парной яйцекладной пластинки 8-го сегмента брюшка, вторая и третья пары – от основания и вершины второй парной яйцекладной пластинки 9-го сегмента брюшка. Все три пары створок, складываясь вместе, образуют различной формы яйцеклад. У самок кузнечика он имеет саблевидную форму, у сверчков – копьевидную и т.д.

Разнообразны яйцеклады у самок перепончатокрылых. У пилильщиков край первых створок зазубрен, и самки пропиливают отверстие в листе или стебле для откладки яйца. У наездников створки иногда вытянуты в длину настолько, что яйцеклад в несколько раз превышает размер тела.

У других насекомых (жесткокрылые, двукрылые) возникает вторичный, или ложный, яйцеклад. Он образуется из уменьшенных в диаметре последних сегментов брюшка,двигающихся друг в друга, за что иногда называется *телескопическим*.

Гениталии у самцов представлены весьма разнообразными деталями, происхождение которых в ряде групп недостаточно изучено, но широко используется в систематике для распознавания близких видов. Так, почти всегда выражен копулятивный орган, или *фаллус (phallus)*, его срединная, обычно непарная, склеротизованная часть называется пенисом (*penis*). На основании фаллуса расположена пара боковых лопостевидных образований – *парамер (parameres)*. Встречаются также парные створки 9-го сегмента – вальвы (*valvae*), служащие для захвата конца брюшка самки при спаривании.

Таким образом, брюшко состоит из ряда примерно одинаковых сегментов, в отличие от головы и груди. У имago – брюшко лишено ног.

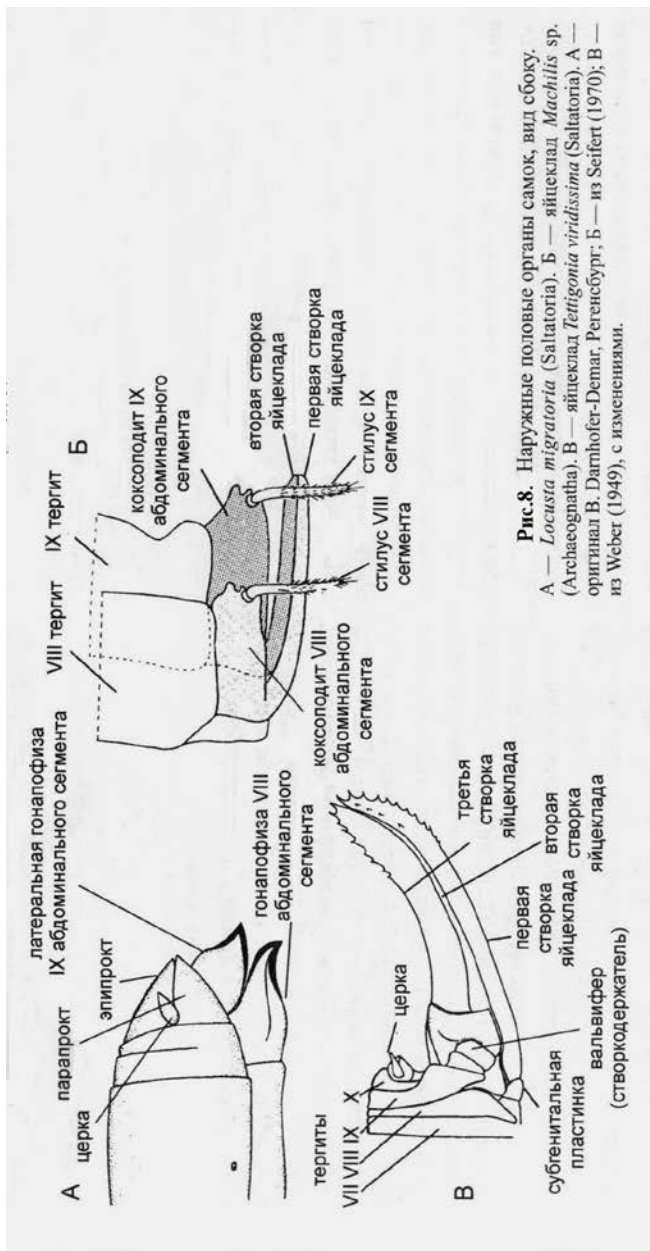


Рис. 8. Наружные половые органы самок, вид сбоку.
 А — *Locusta migratoria* (Saltatoria). Б — яйцевод *Machilis* sp. (Archaeognatha). В — яйцевод *Tetrigonia viridissima* (Saltatoria). А — оригинал В. Darmhofer-Demat, Регенсбург; Б — из Seifert (1970); В — из Weber (1949), с изменениями.

Строение сегмента простое – тергит, стернит и мягкие плейриты. Твердых плейральных склеритов нет!

Исходное состояние – 11 сегментов + тельсон, у *Proctura* – 12 сегментов (*Entognatha* – скрыточелюстные). Произошла олигомеризация – уменьшение числа сегментов брюшка до 9-10, а у мух и перепончатокрылых – 4-6. Придатки *не связанные с размножением* – церки *связаны с размножением* – половые придатки – яйцеклад, эдеагус

Темы для самостоятельного изучения

1. Движение крыльев, эволюция полета и крыльев

Контрольные вопросы

1. Разнообразие типов конечностей насекомых.
2. Видоизменения крыльев встречаются у насекомых. Причины такого разнообразия.
3. Происхождение крыльев насекомых. Почему эти органы передвижения нельзя назвать конечностями?
4. Придатки брюшка характерны для насекомых. Их функции.
5. Насекомые, имеющие видоизмененные брюшные придатки.

ЛЕКЦИЯ 4. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ (I)

План

- 4.1. Покровы тела и их производные
- 4.2. Мышечная система и движение
- 4.3. Полость тела насекомых
- 4.4. Органы пищеварения. Жировое тело.
- 4.5. Кровеносная система

4.1. Покровы тела и их производные

Кожа насекомых состоит из трех основных слоев: кутикулы, гиподермы и базальной перепонки (мембраны). Кутикула составляет наружную часть кожи, не имеет клеточного строения и представляет собой в основном продукт выделения гиподермы. Кутикула образует наружный скелет насекомых, который служит опорой для прикрепления мышц и выполняет механическую функцию; эта функция проявляется также и в том, что кутикула играет роль механической защиты тела от внешних воздействий. В своей основе кутикула эластична и гибка, но очень часто локально она подвергается уплотнению, или склеротизации.

Кутикула подразделяется на два основных слоя – наружный и внутренний. Наружный слой, или *эпикутикула*, очень тонок, толщиной всего лишь в 1–4 мкм, но сама она также слоиста; в ней различают до 2–5 слоев. Она хорошо развита у наземных насекомых, непроницаема для воды и плохо смачивается водой, т. е. гидрофобна; несмачиваемость позволяет избежать воздействия сил поверхностного натяжения при контакте с водой, что особенно важно для мелких насекомых, а непроницаемость препятствует высыханию тела в воздушной среде. Гидрофобность

эпикутикулы объясняется присутствием в ее составе воска и липоидов; нарушение целостности эпикутикулы вызывает резкое возрастание потери воды организмом, а также облегчает проникновение ядовитых веществ. У почвенных и водных насекомых эпикутикула или не выражена, или лишена воскового слоя.

Внутренний слой, или *прокутикула*, во много раз толще эпикутикулы, достигает толщины в несколько сот микрон. Она может быть мягкой и прозрачной и тогда не дифференцирована на два слоя; но очень часто наружная ее часть сильно склеротизируется, т.е. становится твердой и темной, образуя янтарного цвета экзокутикулу, тогда как внутренний слой сохраняет свои свойства неизменными и называется *эндокутикулой*.

Биохимическую основу прокутикулы составляют хитин и белки. Хитин содержится в количестве 25–60%, является высокомолекулярным полимером из числа азотистых полисахаридов. Он очень стоек к химическим воздействиям. Белок прокутикулы может образовывать соединения с дубильными веществами, например хиноном; такой задубленный белок отличается плотностью, темным цветом и лишен гибкости, благодаря чему кутикула становится склеротизованной. Чем тверже кутикула, тем она темнее окрашена. Твердость ее разнообразна: у большинства жуков и у ряда других насекомых кутикула сильно склеротизована, образует на теле твердый панцирь, но у личинок и мелких насекомых она очень гибкая. Такая же гибкость свойственна кутикуле в местах сочленения, что обеспечивает необходимую подвижность и сгибаемость тела.

Гиподерма состоит из одного слоя клеток, образует кожный эпителий, подстилающий кутикулу. Функция гиподермы заключается в выделении и образовании кутикулы, а также в выделении линочной жидкости, которая

растворяет старую эндокутикулу перед линькой насекомого.

Базальная перепонка подстилает гиподерму, она очень тонка и нередко различается с трудом; она не имеет клеточной структуры, но, видимо, происходит из кровяных клеток.

Кожные покровы образуют производные – это различные придатки, эндоскелетные образования и железы; окраска тела также связана с кожей.

Придатки кожи разнообразны и подразделяются на два основных типа – *скульптурные* и *структурные образования*. К числу скульптурных придатков относятся чисто кутикулярные образования, без участия гиподермы. Это разнообразные шипики, или *хетойды*, а также бугорки, покрывающие тело насекомого; к скульптурным образованиям относятся также бороздки и вдавленные точки на кутикуле. В целом скульптурные образования на кутикуле весьма характерны для насекомых; ее плотная поверхность благоприятствует развитию скульптур, и многие виды насекомых хорошо различаются между собой по особенностям скульптуры поверхности тела.

Структурные образования являются уже производными кожи в целом, т.е. ее кутикулы и гиподермы. Наиболее обычны волоски и щетинки, объединяемые под общим названием *хеты*; первые более тонки и по всей длине одинаковой толщины, вторые к основанию несколько утолщены, но по строению те и другие одинаковы и обычно происходят из двух клеток гиподермы. Нередко волоски образуют на теле густой покров, например, у ночных бабочек, шмелей, у некоторых обитателей пустынь; в других случаях волоски или щетинки разбросаны поодиночке, играют роль чувствительных придатков, к ним присоединяется нервная клетка. Нередко на теле, особенно на ногах, расположены шипы и шпоры – сильные выступы,

выложенные изнутри гиподермой; это уже многоклеточные образования, причем одни из них фиксированы на теле неподвижно, другие же сочленены подвижно. Видоизменение хет составляют чешуйки бабочек, покрывающие их крылья и отчасти тело. Это пластинчатые образования разнообразной, иногда причудливой формы; располагаются они черепицеобразно. Чешуйки встречаются также и у немногих других групп насекомых, например на теле у жуков-долгоносиков, некоторых первичнобескрылых и др.

Эндоскелет представляет собой серию внутренних выростов кутикулы, служащих для прикрепления мышц и поддержки некоторых внутренних органов.

В сущности, эти внутренние выросты аналогичны наружным придаткам кожи и образуют внутренний каркас тела; отдельные элементы такого каркаса называются *анодемами*. Особенно сильно развит эндоскелет в голове и в груди, обеспечивая прочность этих отделов тела и надежную фиксацию ротовых органов и крыльев. Эндоскелет головы обозначается общим понятием *тензорий*.

Кожные железы у насекомых разнообразны – восковые, пахучие, ядовитые, лаковые, отпугивающие и пр. Восковые железы свойственны, например, тлям, кокцидам, пчелам; у тлей и кокцид эти железы расположены по всему телу, а у пчел – на некоторых стернитах брюшка. Некоторые тропические червецы выделяют лак, используемый как ценное техническое сырье. Пахучие железы особенно характерны для клопов, располагаются у них на груди или брюшке. Ядовитые кожные железы свойственны, например, гусеницам некоторых бабочек и располагаются у основания волосков. Отпугивающие железы известны, например, у жуков-бомбандиров. Шелкоотделительные, или прядильные, железы у личинок чешуекрылых, ручейников и перепончатокрылых представляют собой видоизменение слюнных желез, но их выделения служат как бы

дополнительным покровом. Но у некоторых насекомых есть специальные прядильные кожные железы, например на передних лапках у насекомых-эмбий.

Окраска тела у насекомых разнообразна, нередко весьма характерна и подразделяется на два типа – пигментную, или химическую, и структурную, или физическую. Пигментная окраска зависит от наличия соответствующего пигмента, т.е. красящего вещества, которое может располагаться в кутикуле, в гиподерме или в крови и жировом теле. Основной пигмент насекомых – меланины – сложные вещества белкового характера; меланины принадлежат к кутикулярным пигментам, отличаются многообразием оттенков – от желтых и светло-бурых до черных, и представляют собой продукт обмена веществ. Они поглощают солнечные лучи и в связи с этим имеют значение в поддержании температуры тела и в изменении активности насекомых.

Широко распространены также каротиноиды, определяющие желтые и красные окраски тела преимущественно растительных насекомых. Их источником служит каротин растений и близкие пигменты, которые в мало измененном виде отлагаются в кожных покровах и могут находиться также в крови насекомых. Так, красные личинки колорадского жука имеют в своей крови каротин, т.е. заимствованный от растений пигмент; заимствованные пигменты наблюдаются и у других насекомых. Но травянисто-зеленая окраска многих насекомых обусловлена не хлорофиллом растений, а зеленым пигментом, известным под общим названием инсектовердин. Особую группу образуют птерины, определяющие у насекомых окраску от белой и желтой до оранжевой и красной. Это гетероциклические соединения пуринового типа, близкие к мочевой кислоте. Возможны и другие пигменты.

Структурная окраска возникает вследствие особенностей строения кутикулы и расположения на ней чешуек. Она обусловлена явлениями дифракции или интерференции, т. е. связана с особенностями разложения и отражения света. Отсюда переливчатые и металлические окраски тела ряда жуков, крыльев бабочек и других насекомых. Нередко действительная окраска насекомого оказывается комбинированной, т.е. результатом соединения пигментной и структурной окраски.

4.2. Мышечная система и движение

Мышечная система насекомых состоит из соматических, или *скелетных, мышц* и из внутренностных, или *висцеральных, мышц*. Те и другие относятся к типу поперечнополосатых мышц. Высокая организация насекомых, совершенство их двигательного и ротового аппаратов, а также сложное и совершенное строение внутренних органов породили сложную и сильно дифференцированную мышечную систему. Показателем этого служит то, что в теле насекомых насчитываются многие сотни мышц, и у гусениц бабочек число их достигает 2 тыс.; однако количество и распределение мышц весьма неодинаково у разных видов насекомых.

Скелетные мышцы обслуживают движение тела, ходильных конечностей, ротовых органов, усиков и других придатков, а у взрослых насекомых – и крыловых органов. Обычно начало мышцы фиксировано на относительно неподвижной части скелета, а вершина – на другой, притом подвижной его части; сокращение мышцы вызывает смещение одного склерита по отношению к другому. Прикрепление мышц к кутикуле обеспечивается особыми тонкими волокнами, отходящими от конца мышцы – *тонофибриллами*. В целом скелетные мышцы образуют три

группы - головную, грудную и брюшную группы мышц. Все они составляют скелетно-мышечную систему насекомых.

Наиболее проста брюшная группа; ее основу составляют продольные, боковые и поперечные мышцы. Продольные мышцы состоят из спинных и вентральных; сокращаясь совместно, они действуют как ретракторы, т.е. укорачивают брюшко путем сближения его сегментов, но при сокращении отдельно вентральные изгибают брюшко вниз, а спинные выпрямляют его или изгибают вверх. Боковые мышцы расположены дорсовентрально и при сокращении сплющивают брюшко, обеспечивают его дыхательные движения. Поперечные мышцы участвуют в образовании верхней и нижней диафрагм, играющих важную роль в работе кровеносной системы.

Грудная группа более сложна, представлена продольными, дорсовентральными, плеиральными, ножными и другими мышцами. Продольные мышцы, как и в брюшке, состоят из спинных и вентральных, из них первые образуют часть крыловых мышц непрямого действия. В состав дорсовентральных мышц входят *леваторы крыльев*, т. е. другой компонент крыловых мышц непрямого действия, а также мышцы, связанные с основанием ног. Плеиральные мышцы также связаны с крыльями и конечностями, причем в первом случае они играют роль крыловых мышц прямого действия. Что касается головной группы, то она сложна, представлена мышцами ротовых частей, усиков и шеи.

При сокращении мышц происходит превращение химической энергии в механическую работу. В состав мышц входит сложный белок *актомиозин*, обладающий сократительными свойствами, с одной стороны, и способностью катализировать гидролиз аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) – с другой. АТФ является аккумулятором энергии и ее универсальным источником в жизненных про-

цессах, в том числе и при работе мышц: в ее молекулах содержится запас химической энергии.

Абсолютная сила скелетных мышц насекомых приближается к абсолютной силе мышц человека, но относительная сила очень велика. Известно, что насекомые могут передвигать груз, во много раз превышающий вес их собственного тела, например в 14–25 раз; с помощью прыжка прыгающие насекомые могут поднять и перенести свое тело на расстояние, в сотни и тысячи раз превышающее длину их тела.

Замечательным свойством мышечной системы высших групп насекомых является способность их крыловых мышц сокращаться с невероятной частотой - до 250–300, а у некоторых двукрылых даже до 1000 раз в секунду; такие мышцы получили название быстрых.

4.3. Полость тела насекомых

Полость тела насекомых заполнена внутренними органами и подразделена двумя тонкостенными горизонтальными перегородками – диафрагмами – на три расположенные друг под другом отдела, или синуса. Верхняя диафрагма отделяет верхний, или перикардиальный (т. е. околосердечный), отдел; в нем располагается орган кровообращения – спинной сосуд. Нижняя диафрагма отделяет лежащий под ней нижний, или перинеуральный (т. е. околонервный), отдел; в нем расположена часть центральной нервной системы – брюшная нервная цепочка.

Между верхней и нижней диафрагмами расположен наиболее обширный средний, или висцеральный (т. е. внутренностный) отдел; в нем заключены органы обмена, именно пищеварительная и выделительная системы и жировое тело, а также органы размножения. Дыхательная система представлена большим числом воздухоносных трубок

– трахей и трахеол, пронизывающих стенки всех внутренних органов, и не связана с каким-либо отделом полости тела.

4.4. Органы пищеварения. Жировое тело

Пищеварительный аппарат начинается в голове ротовым отверстием и заканчивается на последнем сегменте брюшка анальным отверстием; между этими отверстиями проходит кишечный канал (рис.9). Морфологически и по своему происхождению кишечный канал состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки. Передняя и задняя кишка выложены интимой, которая является продолжением кутикулы тела; средняя кишка лишена такой кутикулярной выстилки.

Длина кишечного канала различна у разных насекомых; как общее правило, она более длинна у сосущих насекомых, нежели у тех, которые питаются тканями растений или животных.

Передняя кишка функционально и морфологически подразделяется на глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок. Глотка и пищевод служат для проведения пищи. Зоб служит резервуаром, где происходит накопление пищи и часто представляет собой продолжение и расширение пищевода. Мышечный желудок, или *провентрикул*, имеет толстые мускулистые стенки и несет изнутри сильные хитиновые зубцы; его функция состоит в механической переработке пищи путем ее измельчения и в проталкивании пищи в среднюю кишку; в других случаях он отфильтровывает плотные частицы пищи от жидкой части. У многих насекомых на границе передней и задней кишки выражена кольцевая складка, свисающая в полость средней кишки; это *кардиальный клапан*, который препятствует движению

пищи назад из средней кишки в переднюю или регулирует его в тех случаях, когда оно происходит.

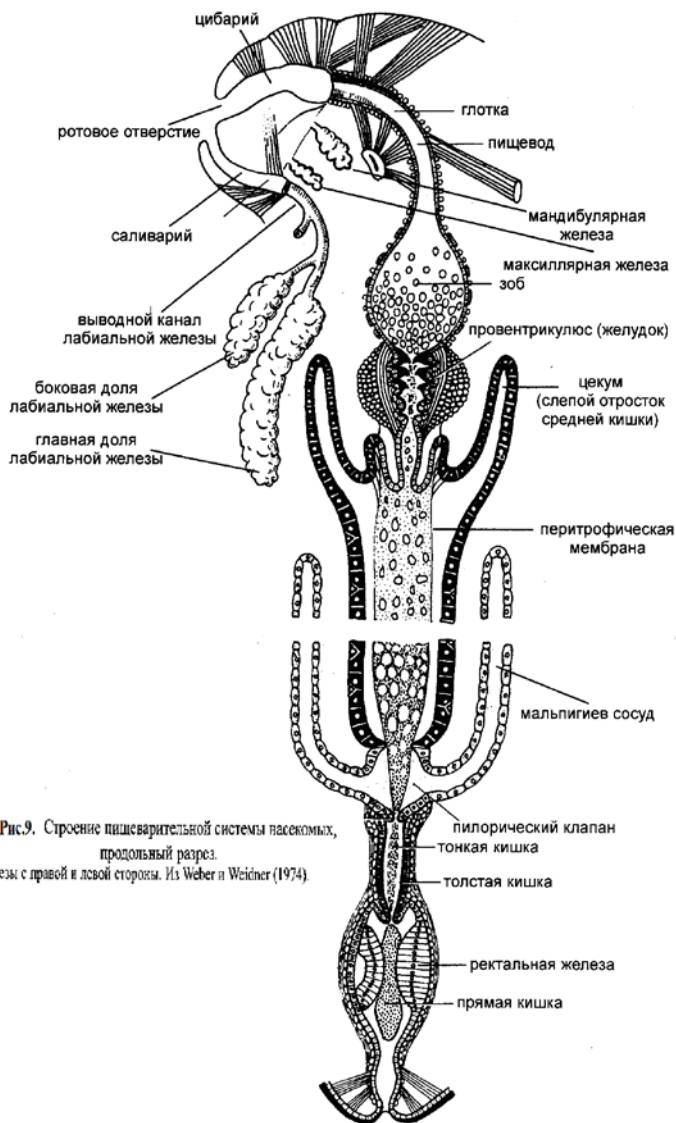


Рис.9. Строение пищеварительной системы насекомых, продольный разрез. Железы с правой и левой стороны. Из Weber и Weidner (1974)

Средняя кишка не подразделяется на отделы, выложена изнутри железистым эпителием и нередко называется желудком. Нередко она имеет, особенно в начале, несколько слепых отростков, например у тараканов и саранчовых; слепые отростки, а также развитые иногда складки увеличивают поверхность эпителия средней кишки. Этот эпителий состоит из двух основных типов клеток – цилиндрических и регенеративных. Первые выделяют пищеварительные ферменты и всасывают продукты пищеварения и постоянно изнашиваются. Их возобновление происходит за счет регенеративных клеток, размножающихся постоянно и тем самым восполняющих убыль. Под эпителием располагаются мышечные стенки, состоящие из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоя.

Функции средней кишки – выделение ферментов и всасывание продуктов пищеварения; у многих насекомых происходит также выделение перитрофической оболочки – мягкой хитиноподобной мембраны, которая отделяет пищевую массу от кишечного эпителия. Считается, что перитрофическая оболочка предохраняет стенки кишечника от повреждений грубыми частями пищи. Иногда средняя кишка выполняет специальные функции – служит местом запаса пищи или играет роль фильтра.

Задняя кишка подразделяется в большинстве на тонкую, толстую и прямую кишку. Начинается задняя кишка *пилорическим клапаном*, аналогичным кардиальному клапану передней кишки; сюда впадают трубчатые органы выделения – мальпигиевы сосуды, и место их впадения является показателем границы между средней и задней кишкой. В задней кишке ферменты не выделяются, но здесь возможно всасывание пищи; важнейшая ее функция – отсасывание воды из остатков пищевой массы и вывод экскрементов наружу через анальное отверстие.

Пищевые вещества не могут быть усвоены организмом в своем первоначальном виде; поэтому возникает необходимость в переработке пищи механическим и химическим путем. Механическая переработка состоит в размельчении ее грызущими ротовыми органами при приеме; помимо того, у ряда насекомых принимает участие и мышечный желудок.

Химическая переработка представляет собой сложный процесс, в основе которого лежат процессы гидролиза трех основных веществ пищи – белков, жиров и углеводов. Благодаря такому гидролизу высокомолекулярные вещества пищи разлагаются на более простые вещества, образующие истинные растворы и способные проникать через стенки кишечника, т. е. всасываться. Помимо того, поступающие пищевые вещества обычно не сходны по своим свойствам с соответствующими веществами тела насекомого; необходима, следовательно, и здесь химическая переработка компонентов пищи – превращение их путем гидролиза в более простые соединения, и уже из них синтезирование веществ собственного тела.

Гидролиз осуществляется с помощью ферментов. Основные пищеварительные ферменты делятся на три группы:

- протеолитические, или протеазы, расщепляющие белок пищи;
- липолитические, или липазы, служащие для расщепления жиров; и карболитические или карбогидразы;
- гидролизующие углеводы.

Жировое тело представляет собой рыхлую ткань, обильно пронизано трахеями и заполняет промежутки между внутренними органами преимущественно в висцеральном синусе; но, помимо этого, в центральной, или

висцеральной, части нередко развит еще и периферический слой, лежащий под стенками тела, т. е. ближе к гиподерме.

В течение индивидуальной жизни жировое тело претерпевает существенные изменения. У зимующих фаз насекомых оно достигает очень сильного развития. Физиологическая роль жирового тела разнообразна, но может быть сведена к двум основным функциям: накоплению питательных материалов (в *трофоцитах*) и поглощению продуктов обмена (*уратные клетки*). В некоторых клетках жирового тела – *мицетоцитах* находятся симбиотические микроорганизмы (рис.10).

В течение личиночной жизни, а иногда и во взрослой фазе клетки жирового тела обогащаются питательными резервами в виде жиров, белков и углевода гликогена. Эти запасы затем расходуются, особенно во взрослом состоянии, но также частью в фазе куколки и личинки; большие затраты запасов происходят в период зимовки насекомого. Другая функция – поглощение продуктов обмена – является в сущности уже выделительной. Своеобразна функция жирового тела у некоторых светящихся насекомых: светящееся вещество – *люциферин* – находится в жировом теле или в органе свечения, обособленном из жирового тела.

4.5. Кровеносная система

Кровеносная система насекомых своеобразна и существенно отличается от кровеносной системы позвоночных. Она незамкнута, кровь заполняет полость тела и промежутки между органами, омывает их и только частью заключена в особый орган кровообращения – спинной сосуд. Это лежащая в перикардиальном синусе мышечная трубка, подвешенная на коротких тяжах к спинной стенке тела.



Рис.10. Срез доли жирового тела с клетками-мицетоцитами, где находятся симбиотические бактерии, и клетками с кристаллами мочево́й кислоты (*Blaberus fuscus*, Blattodea). Из Seifert (1970).

Спина́йный сосуд подразделяется на задний отдел – сердце, состоящее из серии способных пульсировать камер, и передний отдел – аорту, лишенную камер и имеющую вид простой трубки. Каждая камера имеет пару боковых входных отверстий – устьиц, или *остий*, снабженных клапанами, направленными внутрь; через эти устьица происходит всасывание крови из полости тела внутрь камер. У многих насекомых устьичные клапаны функционируют и как межкамерные клапаны. Задний конец сердца обычно замкнут. Непосредственно под сердцем располагается метамерная серия парных мышечных пучков, имеющих удлиненно треугольную форму; это крыловидные мышцы, входящие в состав верхней диафрагмы и связанные с нижней стенкой сердца.

Кровообращение происходит вследствие пульсации камер сердца и работы верхней и нижней диафрагм. Пульсация обеспечивает продвижение крови по спинному

сосуду сзади наперед. Аорта является лишь проводящим сосудом, достигает спереди головы, где и открывается отверстием, через которое кровь вытекает в полость головы. Движение крови подкрепляется работой диафрагм. При сокращении крыловидных мышцы верхняя диафрагма несколько опускается вниз, увеличивается емкость околосоудной полости, куда и устремляется кровь.

Нижняя диафрагма, если она развита, своими сокращениями способствует продвижению крови преимущественно спереди назад.

В целом отсасывающая работа сердца и содействие верхней диафрагмы способствуют тому, что в задней части тела кровяное давление имеет тенденцию к снижению; в передней части тела, наоборот, благодаря непрерывному излиянию крови из аорты кровяное давление имеет тенденцию к повышению. Все это способствует циркуляции крови и возникновению кровообращения: по спинному сосуду – вперед, а в полости тела – назад.

Продвижению крови в различные придатки тела способствуют дополнительные, или местные, пульсирующие органы. В одних случаях эти органы имеют характер пульсирующих ампул, например, у основания усиков тараканов и прямокрылых, в других случаях они простираются в виде подвижных мембран, например, в ногах.

Кровь насекомых, или правильнее гемолимфа, является единственной жидкой тканью и состоит из жидкой плазмы и форменных элементов в виде кровяных телец – гемоцитов. Плазма обычно окрашена в желтоватый или зеленоватый цвет либо она бесцветная; у живущих в воде личинок комаров-звонцов плазма окрашена в красный цвет вследствие присутствия вещества, близкого к гемоглобину крови позвоночных. Плазма содержит неорганические соли, питательные вещества – белки, аминокислоты, углеводы и жиры, а также мочевую кислоту, ферменты, гор-

моны и пигменты. Гемоциты – это лишенные оболочки амeboидные бесцветные клетки, свободно плавающие в плазме. Они многообразны по форме, величине и функциям; среди них есть молодые делящиеся клетки – пролейкоциты, клетки, способные заглатывать твердые тела и бактерий – фагоциты, не способные к фагоцитозу – эноциты и др.

Функции гемолимфы разнообразны. Важнейшие из них – разнос по телу питательных веществ и снабжение ими тканей, а также поглощение из тканей вредных продуктов обмена и перенос их к органам выделения. Гемолимфа также содержит в себе гормоны, т. е. вещества, выделяемые железами внутренней секреции и играющие выдающуюся роль в регуляции физиологических процессов.

Такое взаимодействие через жидкую среду обозначают понятием гуморальная регуляция. Что касается дыхательной функции, то у большинства насекомых она незначительна, так как емкость гемолимфы к кислороду невелика и ограничена физически растворенным в ней кислородом.

Существенна также механическая функция крови – создание необходимого внутреннего давления, или тургора. Благодаря этому у насекомых с мягкими покровами, например у личинок, поддерживается форма тела. Помимо того, путем сокращения мышц может возникать повышенное давление крови и передаваться через нее в другое место для выполнения той или иной работы, например для расправления крыльев у только что возникших взрослых особей, для разворачивания хоботка, разрыва шкурки при линьке и пр. Важна также функция иммунитета, которая осуществляется двояко: с помощью фагоцитов и гуморально. Фагоциты переваривают попавших в тело бактерий или окружают их и образуют вокруг них капсулу, изолируя тем самым бактерий от организма. Гуморальный имму-

нитет отмечен в немногих случаях и состоит в том, что при повторных инфекциях в крови вырабатываются особые химические антитела, противостоящие воздействию патогенных организмов.

Наконец, кровь может нести и защитную функцию. В одних случаях она при этом выбрызгивается для самозащиты; такая автогеморрагия наблюдается у некоторых саранчовых, кузнечиков и других насекомых. В других случаях она содержит сильно действующие биологически активные вещества и выделяется наружу при опасности, например, у жуков-нарывников, в крови которых есть *кантаридин*, вызывающий на коже человека и теплокровных опухоли.

Таким образом, опорной частью данной лекции можно считать нижеследующее:

Кожный покров:

- базальная мембрана (мезодермальная) – аморфный гранулярный слой;

- гиподерма – эпителий: 1 слой цилиндрических, кубических или плоских клеток. Секретирует кутикулу (много раз при линьках). Специализированные клетки гиподермы образуют органы чувств и кожные железы.

- кутикула – функции: защита и опора тела насекомого, источник пищи при голодании, выстилает трахеи, участвует в образовании ротового аппарата и органов чувств.

Кутикула состоит из 2 слоев: толстый внутренний – **прокутикула** представлена соединением белка с хитином – поли-N-ацетил- α -глюкозамин, делится на вторичные слои - эндокутикула (мягкая) и экзокутикула (более прочная). тонкий наружный – **эпикутикула** (без хитина!), состоит из 4-х вторичных слоев, различающихся по химическим компонентам.

Производные кутикулы:

- 1)элементы внутреннего скелета - фрагмы, аподемы, тензорий,
- 2)несочлененные - выросты – шипики, листовидные или ветвящиеся выросты переднеспинки (жуки, цикады), гребни на надкрыльях.
- 3)сочлененные - щетинки, волоски и чешуйки
- 4)гиподермальные железы

Крылья – не гомологичны конечностям (! в отличие от крыльев позвоночных животных) - уникальные образования – выросты стенки тела вдоль бокового края спинки. Происхождение крыла – *паранотальное* – берут начало от боковых лопостевидных выростов груди. Они не членистые.

Типы ног:

- ходильные (жуки, мухи),
- прыгательные (саранчовые, кузнечики),
- собирательные,
- хватательные (богомолы, некоторых сетчатокрылых и клопов),
- копательные (роющие),
- прицепные ноги,
- гребные ноги водных жуков и личинок клопов.

Типы окрасок:

1)структурная окраска – связана с микроскопическим строением кутикулы, безпигментная; основана на интерференции света, дифракции и рассеивании света (особенности разложения и отражения света).

2)пигментная окраска – создается пигментами (кутикулярные пигменты - в кутикуле, гиподермальные, субгиподермальные, в гемолимфе и жировом теле, супракутикулярные - «пушок» у стрекоз).

- 1) *Безазотистые* окраски – заимствованные из растительной пищи,

2) *азотсодержащие* окраски- синтезируются самими насекомыми.

Насекомые являются вторичнополостными животными (*Coelomata*) – они обладают целомом, который развивается в сомитах – сегментарных скоплениях мезодермальных клеток. У насекомых мезодермальные сомиты с целомическими полостями внутри них существуют только у эмбрионов, а затем распадаются на отдельные клетки – миксоцель.

Полость тела насекомого делится двумя горизонтальными диафрагмами: верхняя отделяет верхний перикардиальный синус (в нем спинной сосуд кровеносной системы), нижняя отделяет нижний перинеуральный синус (в нем большая часть нервной цепочки).

Средний висцеральный отдел включает пищеварительную, выделительную системы органов и жировое тело.

Жировое тело – рыхлая, пронизанная трахеями ткань, заполняющая пространство между органами. ЖТ происходит из клеток вентральных частей мезодермальных мешков.

Функции жирового тела:

- 1) механическая функция;
- 2) накопление резервов;
- 3) участвует в процессах промежуточного обмена: синтез жирных кислот и белков и превращение углеводов (глюкозы в трегалозу).
- 4) ЖТ обеспечивает холодостойкость организма.
- 5) поглощение продуктов обмена
- 6) место обитания симбионтов
- 7) биолюминесценция – орган свечения – производные ЖТ.

Кишечный канал и пищеварительные железы.

Кишечный канал – трубка. Рот в преоральной полости.

Кишечный тракт разделен на 3 отдела, между которыми имеются **клапаны**:

стомодеум – *кардиальный клапан* – мезентерон – *пилорический клапан* – проктодеум.

1.Stomodaeum – передняя кишка, эктодермального происхождения

Глотка

Пищевод и *пищевой резервуар* (не зоб!), переходит в зоб.

Провентрикулус – мышечный желудок «желудочная мельница».

Кардиальный клапан кольцевидной складкой вдается в полость средней кишки.

Перитрофическая мембрана

2. Mesenteron – средняя кишка – основной орган переваривания и всасывания пищи, энтодермального происхождения

Перитрофическая мембрана может выделяться также всей поверхностью средней кишки.

3.Proctodaeum – задняя кишка, эктодермального происхождения, имеет кутикулярную выстилку; отделена *пилорическим* клапаном от средней кишки, и разделена на тонкую и прямую (ректум) кишку *ректальным* клапаном.

Внекишечное пищеварение

Роль симбионтов в питании и пищеварении насекомых

Железы: кишечный канал не имеет обособленных желез, единственные железы, которые связаны с ним физиологически – **слюнные железы**.

Все три пары челюстей имеют связанные с ними слюнные железы, которые и называются соответственно – 1) мандибулярные, 2) максиллярные и 3) лабиальные.

В пищевой специализации насекомых выражаются их потребности в пище. Потребности в пище определяются:

- характером обмена веществ;
- набором ферментов в организме;
- способностью к самостоятельному синтезу некоторых важных органических соединений.

Потребность насекомых в следующих веществах: вода, аминокислоты, нуклеиновые кислоты,

Выбор пищи

На выбор пищи насекомыми влияют различные вещества: аттрактанты, репелленты, антифиданты.

Дистантные (запах) и контактные (вкус) вещества.

Трофическая специализация

Трофические взаимоотношения и связи насекомых. Цепи питания – основа взаимоотношений.

Специализация 1-го порядка – вид пищи:

- фитофаги - используют все части растения – филло-, анто-, палино-, ризо- и ксиллофагия, мицетофагия;
- зоофаги - хищники и паразиты;
- сапрофаги (детрит);
- некрофаги;
- карпофаги.

Специализация 2-го порядка – разнообразие пищи:

- монофаги (филлоксера);
- олигофаги (колорадский картофельный жук, крестоцветные блошки, бабочки-белянки);
- полифаги;
- пантофаги - всеядные (саранча).

Тема для самостоятельного изучения

1. Питание, переработка пищи и пищеварение.
2. Пищевая специализация

Контрольные вопросы

1. Функции покрова у насекомых. Отличие в строении покрова у сухопутных и водных насекомых.
2. Строение кишечника. Функции крипт в пищеварительном тракте насекомых. Расположение перитрофической мембраны.
3. Особенности строения и функции жирового тела.
4. Особенности и функции кровеносной системы.
5. Механизм движения гемолимфы в сердце насекомых.

ЛЕКЦИЯ 5. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ (II)

План

- 5.1. Дыхательная система
- 5.2. Выделительная система
- 5.3. Эндокринная система

5.1. Дыхательная система

Дыхательная система у большинства насекомых имеет систему внутренних трубочек, или трахей, проводящих воздух к клеткам тела (рис.11). Эта система воздухоносных трубочек называется *трахейной системой* и выполняет функцию наружного дыхания. Трахейная система устроена весьма сложно, поскольку трахеи ветвятся на многочисленные тонкие трубочки, каждая из которых подходит к небольшой группе клеток. Сложная сеть трахей у насекомых аналогична сети кровеносных сосудов и капилляров у позвоночных животных.

В каждом сегменте трахеи собраны в пучки, и наружный воздух попадает в них через парные посегментно расположенные отверстия, называемые *дыхальцами (стигма)*. Дыхальца на каждой стороне тела более или менее прямо связаны с одним из двух основных трахейных стволов, проходящих вдоль всего тела. От основных стволов в каждом сегменте отходят многочисленные веточки (всегда парные, поскольку они отходят от каждого ствола), снабжающие воздухом ткани внутренних органов. Число и расположение этих веточек варьирует у разных насекомых, но обычно в каждом сегменте имеется по три симметричных больших ветви:

– дорсальная ветвь, обслуживающая спинной сосуд и дорсальные мышцы;

- вентральная, или висцеральная, ветвь, обслуживающая пищеварительную и половую системы;
- вентральная ветвь, обслуживающая вентральные мышцы и нервную цепочку. Тонкие окончания трахей делятся на крошечные капиллярные трубочки, или трахеолы, диаметром не более 1 мкм. Трахеолы разветвляются между клетками и оплетают их, являясь функциональной частью системы, обеспечивающей диффузию кислорода в клетки тела

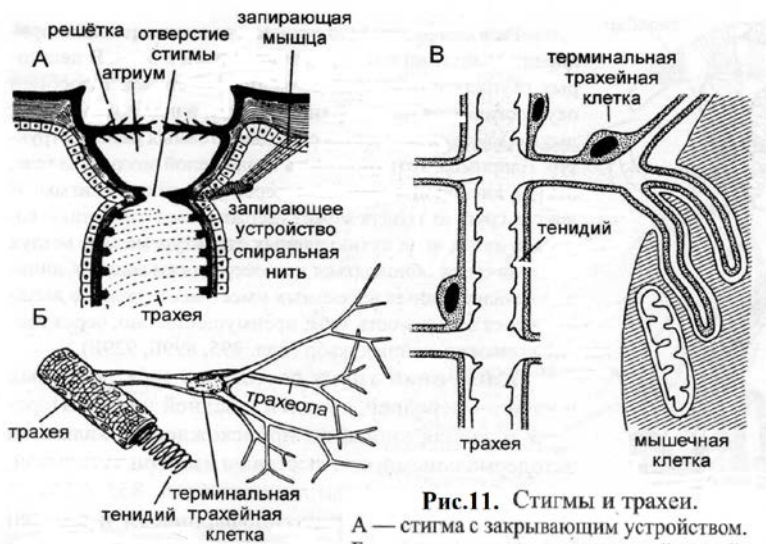


Рис.11. Стигмы и трахеи.

А — стигма с закрывающим устройством. Б — ветвь трахеи с терминальной трахейной клеткой и трахеолами; открыто показана спиральная нить (тенидий). В — полость трахеи с терминальной клеткой, доходящей до мышечной клетки. А, Б — из Weber и Weidner (1974); В — из Mordue et al. (1980).

Трахейные стволы. Сегментарное расположение пучков трахей указывает на то, что первоначально насеко-

мые имели независимые и не связанные друг с другом трахейные системы в каждом посторальном сегменте. У современных насекомых, за очень немногими исключениями, трахейные системы соседних сегментов связаны между собой трубочками. Эти связующие трубочки и образуют трахейные стволы. У многих насекомых основные стволы занимают в теле латеральное положение и называются, поэтому, *латеральными трахейными стволами*. Часто по обеим сторонам сердца располагается еще и пара *дорсальных трахейных стволов*. Эти стволы обычно меньшего диаметра и являются дополнительными по отношению к латеральным стволам. Однако у большинства личинок мух имеет место обратное соотношение: дорсальные стволы развиты сильнее и являются основными дыхательными стволами.

Трахейные воздушные мешки. Воздушные мешки являются важным приспособлением у насекомых – они служат хранилищами воздуха. Часто воздушные мешки представляют собой раздутые участки трахейных стволов. У многих быстро летающих насекомых, таких, как комнатная муха или пчелы, мешки заполняют собой большую часть полости тела. В результате сокращения мышц тела мешки могут сжиматься и расправляться, подобно воздуходувным мехам, увеличивая поступление и выход воздуха.

Дыхальца. Функцией дыхалец является регуляция поступления воздуха. Они различаются по размерам, форме и строению. Функционирующие дыхальца снабжены своего рода запирательными устройствами, которые могут быть наружными (обычно в форме двух расположенных друг против друга губ) или внутренними (чаще в виде зажима, сжимающего просвет трахеи) (рис. 11).

Открытые трахейные системы. Трахейные системы с открывающимися наружу и функционирующими дыхальцами называются открытыми. Наиболее распространенный

тип таких систем имеет 10 пар дыхалец – по паре в средней заднегруди и остальные на каждом из 8 брюшных сегментов (*голопнейстический тип*). Существует много модификаций, т.е. происходит сокращение числа дыхалец, и возникает *гемипнейстический тип* трахейной системы например, у личинок комаров дыхальца имеются только на восьмом брюшном сегменте, у большинства личинок мух дыхальца расположены на переднегруди и в последнем (восьмом) брюшном сегменте, а у куколок мух осталась только пара переднегрудных дыхалец; у некоторых водных личинок, например обыкновенной пчеловидки («крыски»), имеется только задняя пара дыхалец, расположенных на конце длинной выдвигающейся дыхательной трубки, выступающей из воды. *Апнейстическая система* характеризуется отсутствием дыхалец.

Закрытые трахейные системы. У многих насекомых дыхальца не функционируют или вообще отсутствуют. Такие трахейные системы называются закрытыми. У насекомых с закрытыми трахейными системами нет трахейных стволов с их обширным внутренним ветвлением. Чаще всего в этих случаях дыхальца заменены сетью тонких трахеол, располагающихся под кожей или в жабрах. Такое строение трахейной системы мы находим у нимф и личинок многих водных насекомых: поденок, веснянок, равнокрылых стрекоз, мошек. Интересная модификация имеет место у нимф стрекоз, на стенках прямой кишки которых расположены похожие на жабры лепестки, пронизанные тонкими трахеями.

Дыхание. При дыхании воздух через дыхальца проникает в крупные трахейные стволы и далее по разветвлениям трахей достигает трахеол, через которые и осуществляется отдача кислорода клеткам и тканям. Поступление воздуха в трахеи происходит двояко: либо пассивно, путем диффузии, что свойственно многим мягкотелым

личинкам и ряду мало активных форм, либо активно, с помощью дыхательных движений. При дыхательных движениях брюшко изменяет свой объем путем попеременного его удлинения и укорочения или путем уплощения и расширения в дорсовентральном направлении; при этом дыхальца открываются или закрываются, выполняя выдыхательную или выдыхательную функцию. Ритм дыхательных движений и интенсивность трахейной вентиляции зависят от вида насекомого, его состояния и внешних условий. Так, медоносная пчела в покое может совершать 40 дыхательных движений в минуту, а при работе – до 120; у саранчовых с повышением температуры среды отмечено повышение их числа с 6 до 26 и более. Закрывание и открывание дыхалец имеет значение не только клапанов, регулирующих дыхание, но и контролирует диффузию газов и водяных паров при дыхании. Установлено, что избыток углекислоты или недостаток кислорода в воздухе удлиняют период открытия дыхалец; в первом случае

- вследствие замедления диффузии углекислоты из трахей ввиду повышенного ее содержания в воздухе, во втором - вследствие быстрого расхода кислорода. Через дыхальца происходит и удаление воды из организма; поэтому влажность окружающего воздуха может также влиять на работу дыхалец. С помощью дыхательных движений или диффузии воздуха при открытых дыхальцах он легко проникает в крупные трахеи. Проникновение же его в тонкие трахеи и в трахеолы путем нагнетания, видимо, невозможно вследствие огромного капиллярного сопротивления. Кислород может поступать путем диффузии вследствие различия его парциального давления в поступающем воздухе и в концевых разветвлениях трахейной системы. Расчеты показали, что чрезвычайная разветвленность трахей обеспечивает возможность поступления необходимого количества кислорода даже при том низком

коэффициенте диффузии, который характерен для этого газа.

Английский физиолог В. Вигглсворт выдвинул теорию трахеальной диффузии, согласно которой поступление в трахеолы воздуха из трахей зависит от изменения количества жидкости в трахеолах. При усилении жизнедеятельности насекомого в его тканях повышается содержание продуктов обмена, что повышает осмотическое давление в тканях и крови, т. е. создает гипертоническую среду.

Жидкость из трахеол начинает диффундировать в клетки тканей, а ее место замещается поступающим из трахей воздухом. В состоянии покоя, наоборот, жидкость поступает из тканей в трахеолы, вытесняет из них воздух и потребление кислорода уменьшается. Вентиляция трахейной системы обеспечивает не только поступление в организм кислорода, но и удаление из него углекислого газа. Это достигается как при дыхательных движениях путем выдыхания, так и с помощью диффузии через кожу. Последний способ имеет немаловажное значение в виду того, что диффузия углекислоты через животные ткани совершается в 35 раз быстрее, чем у кислорода; этим путем у насекомых удаляется до 25% всей выделяемой углекислоты. Биохимически дыхание представляет собой окислительный процесс, идущий за счет кислорода воздуха и сопровождающийся выделением углекислого газа. Процесс окисления идет при участии окислительных ферментов – оксидаз и сопровождается постепенным распадом молекул расходуемых соединений - белков, жиров или углеводов – и выделением энергии. Распад названных веществ в конечном счете завершается образованием углекислого газа, воды, а для белков – еще и аммиака; освобождающаяся при этом преимущественно тепловая и механическая энергия идет на поддержание жизнедеятельности организма. Этим определяется физиологическая необходимость

дыхания. Так как при дыхании поглощаемые и выделяемые вещества газообразны, процесс дыхания называется также *газообменом*; последний является одним из звеньев общего обмена веществ. При этом соотношение между объемом выделенного углекислого газа и поглощенного кислорода, или дыхательный коэффициент, не постоянен.

При окислении углеводов дыхательный коэффициент равен единице, так как количество поглощенных молекул кислорода и выделенных молекул углекислого газа равно между собой, а по закону Авогадро и объемы этих газов равны. Если газообмен идет за счет жиров и белков, т. е. менее окисленных соединений, дыхательный коэффициент снижается до 0,7–0,8.

Особые формы дыхания. Не все насекомые обладают трахейной системой; некоторые мелкие формы из числа первичнобескрылых (*Apterygota*), а также личинки некоторых внутренних паразитов из числа наездников и мух лишены трахей и дышат через кожу. Диффузия кислорода через кожу происходит и при *апнейстическом* типе дыхания. У личинок паразитических насекомых помимо кожного дыхания наблюдаются и другие способы. Так, некоторые включают свою трахейную систему в трахеи хозяина, другие прорывают покровы хозяина и выставляют свои дыхальца наружу, третьи имеют специальные выросты, служащие местом наиболее интенсивного газообмена. Водные насекомые имеют еще более разнообразное дыхание; одни из них дышат атмосферным воздухом, другие с помощью жабр используют растворенный в воде воздух. Дыхание атмосферным воздухом происходит по-разному. Некоторые, например жуки плавунец и водолюб, живя в воде, расходуют имеющийся запас воздуха и для его возобновления вынуждены время от времени подниматься до водной поверхности. При этом, например, жук-плавунец выставляет наружу конец брюшка, отгибает его от над-

крылий и создает запас воздуха в образовавшейся полости; с этим запасом он погружается в воду и использует его с помощью дыхалец, которые расположены у него на спинной стороне брюшка, т. е. под надкрыльями.

Некоторые жуки и их личинки добывают в воде атмосферный воздух из растений - путем включения своей трахейной системы в воздухоносные сосуды растений, либо путем использования выделяемых ими пузырьков воздуха. **Жаберное дыхание** характерно для личинок многих водных насекомых – поденок, стрекоз, веснянок, ручейников, некоторых сетчатокрылых и двукрылых и пр. В большинстве эти жабы пронизаны трахеями, т. е. относятся к числу трахейных жабр; газообмен происходит через их стенки. По своему строению они разнообразны, но часто имеют вид наружных ветвистых или пластинчатых образований, сидящих на месте дыхалец; сами же дыхальца при этом отсутствуют (апнейстический тип). У личинок низших стрекоз в жабы превращены хвостовые придатки, тогда как высшие стрекозы имеют своеобразные внутренние жабы, связанные с задней кишкой; прямая кишка, снабжена жаберными лепестками, пронизанными многочисленными трахеями. Личинка через анальное отверстие периодически набирает и выпускает воду, которая омывает стенки прямой кишки, отдает свой кислород и поглощает углекислоту; выбрасывание воды производится с силой и используется личинкой для движения по принципу ракетного двигателя. У личинок комаров наблюдается два типа водного дыхания – с помощью четырех трахейных жабр на конце брюшка и с помощью дыхательной трубки на VIII сегменте брюшка, в которую открываются дыхальца; в последнем случае дыхание происходит атмосферным воздухом, для чего дыхательная трубка выставляется на поверхность воды.

Таким образом, в заключении опорной частью данной лекции можно отметить следующее:

ТРАХЕИ – это система разветвленных внутренних тонкостенных трубочек, которая пронизывает все тело.

Трахеи снаружи открываются парными стигмами – дыхательными отверстиями на плеуритах средне- и заднегруди и первых 8 брюшных сегментах.

1) голопнейстические насекомые – полный набор дыхалец,

2) гемипнейстические – недоразвитие некоторых стигм у личинок.

а) *перипнейстические* – среднегрудное дыхальце и 4-8 пар брюшных,

б) *амфипнейстические* – среднегрудное и 8-е брюшное (иногда 6-е и 7-е) дыхальца,

в) *пропнейстические* – только среднегрудные дыхальца,

г) *метанпейстические* – дыхальце только на 8-м сегменте брюшка.

Если стигмы редуцируются, трахейная система становится замкнутой (у водных личинок насекомых - поденок, ручейников, веснянок).

Строение дыхальца

- простые стигмы, - сложные стигмы

1. *Пассивная вентиляция*: в результате расходования кислорода (при закрытых створках стигм) образуется вакуум, что приводит к постоянному засасыванию воздуха через плотно сомкнутые створки стигм.

2. *Активная вентиляция трахей* – обеспечивается регулярными движениями тела – «вдохи» и «выдохи» - и согласованной работой дыхалец.

Воздушные мешки

Регуляция газообмена

Регуляция дыхания осуществляется двумя способами:

- 1) изменение ритма и амплитуды дыхательных движений
- 2) изменение работы дыхалец

Недостаток кислорода или избыток CO_2 приводит к усилению дыхательных движений, которые контролируются импульсами, поступающими от метамерных первичных нервных центров дыхания. *Вторичные нервные* центры дыхания стимулируют или тормозят деятельность первичных центров, могут изменять ритм дыхательных разрядов.

На процесс дыхания влияют различные факторы:

1) размер тела – крупные организмы дышат интенсивнее мелких,

2) активность животного и интенсивность его метаболизма – чем активнее животное, тем больше потребность его в кислороде,

3) процесс питания – потребление O_2 после приема пищи усиливается на 10-40 %, поскольку требуются дополнительные энергетические затраты на переваривание и усвоение пищи, спустя некоторое время уровень потребления O_2 снижается,

4) температура – для пойкилотермных животных интенсивность дыхания увеличивается с увеличением температуры,

5) концентрация O_2 и CO_2 в окружающей среде – доказано, что увеличение концентрации CO_2 во вдыхаемом воздухе приводит к увеличению вентиляции трахей в несколько раз.

Дыхательные ферменты

- цитохром, глутатион

5.2. Выделительная система

Выделительная система насекомых может быть разделена на 3 группы систем органов или желез:

1. Экскреторная система
2. Секреторная система
3. Эндокринная система

Эти системы объединены *общим физиологическим свойством* – способностью выделять наружу или внутрь разнообразные вещества и тем самым участвовать в обмене веществ в организме.

Экскреция – выведение из организма продуктов распада белков и аминокислот.

Главные функции выделительных систем следующие:

- 1) поддержание необходимых концентраций отдельных ионов – Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , H^+ и др.;
- 2) поддержание необходимого объема тела (содержание в нем воды);
- 3) поддержание осмотических концентраций (что вытекает из задач 1 и 2);
- 4) выведение конечных продуктов обмена (NH_3 , мочева кислота и др.);
- 5) выведение посторонних веществ и продуктов их обмена – в неизменном виде или после детоксикации.

Потеря воды происходит:

- с дыхательных поверхностей, - с испражнениями, - со специфическими выделениями.

Компенсация потерь воды: - питье, - вода в пище (особенно для растительноядных животных),

- поглощение воды из воздуха:

- метаболическая вода (ковровая моль *Trichophaga tapetzella* живет только за счет метаболической воды):

окисление глюкозы – $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ – в общем итоге вода образуется за счет окисления кислорода.

В процессе превращения аминокислот в организме аминокетильная группа ($-\text{NH}_2$) удаляется дезаминированием и образуется аммиак NH_3 . Водные насекомые (как правило, это

водные личинки, личинки мясных мух) выделяют аммиак в неизменном состоянии.

Если организмом выводится аммиак, то такой тип выделения называется *аммониотелия*.

Если выделяется мочева кислота, то тип выделения – *урикотелия*.

Азотистые соединения в нуклеиновых кислотах – пурины (аденин и гуанин) и пиримидины (цитозин и тимин).

В качестве конечного продукта метаболизма нуклеиновых кислот насекомые в большинстве выделяют также мочевую кислоту, но это может быть и *аллантоин* (у двукрылых). Аллантоин образуется из мочевой кислоты за одно превращение в присутствии фермента *уриказы*.

В процессе переваривания пищи и использования усвоенных веществ в организме образуются ненужные или вредные для него вещества. Удалением непереваренных и неиспользованных остатков пищи организм лишь частично освобождается от этих веществ. Большое количество бесполезных или вредных веществ образуется в результате жизненных процессов в тканях и органах вне пищеварительной системы. Экскреторная система обеспечивает удаление из организма таких веществ; эти ненужные или вредные вещества, удаляемые из организма, называются экскретами, а сам процесс их выделения – экскрецией.

Главнейшим органом выделения служат мальпигиевы сосуды (рис.12). Это слепые на свободном конце трубочки, прикрепленные своим основанием к кишечнику на границе между средней кишкой и задней. Стенки мальпигиевых сосудов состоят изнутри из одного слоя эпителиальных клеток, снаружи одеты базальной перепонкой и нередко имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую им подвижность. Число мальпигиевых сосудов у разных насекомых колеблется в пределах 2–200 и более или менее характерно для разных систематических групп. Такие низ-

шие группы крылатых насекомых, как стрекозы и прямокрылые, имеют от 30–50 до 200 трубочек, тогда как клопы, вши, двукрылые и блохи имеют всего 4 трубочки, жуки – 4–6, ручейники и бабочки – 6. Однако некоторые специализированные низшие группы имеют уменьшенное число трубочек, например 2–8 у термитов и 8–20 у уховерток; с другой стороны, у многих жалящих перепончатокрылых их насчитывается более 100. Наконец, в немногих случаях, как у тлей и некоторых первичнобескрылых, мальпигиевы сосуды отсутствуют.

Своей свободной частью мальпигиевы сосуды взвешены и как бы плавают в гемолимфе, отсасывая из нее продукты выделения. Однако у гусениц бабочек, у многих жуков и их личинок и у некоторых других насекомых конец трубочек фиксирован на задней кишке.

Омывая мальпигиевы сосуды, гемолимфа отдает им накапливающиеся в ней продукты обмена: азотистые вещества преимущественно в виде солей мочевиной кислоты – *уратов*, а также различные неорганические ионы. Ураты превращаются в мальпигиевых сосудах в мочевую кислоту, которая накапливается в виде кристаллов, затем выводится в кишечник и удаляется вместе с экскрементами через анальное отверстие. В общем мальпигиевы сосуды имеют выносящую экскреторную функцию и аналогичны почкам позвоночных животных.

Однако в некоторых случаях мальпигиевы сосуды имеют дополнительную – уже секреторную функцию, выделяя необходимые организму вещества. Особенно замечательно выделение прядильных веществ (шелка и иногда примесей к нему), идущих на образование кокона перед окукливанием у личинок настоящих сетчатокрылых и некоторых жуков. Следовательно, эта функция мальпигиевых сосудов аналогична функции шелкоотделительных (слюнных) желез у гусениц бабочек.

Известны также случаи выделения у отдельных видов насекомых некоторых пищеварительных ферментов и других веществ.

Выносящую экскреторную функцию имеют также нижнегубные, или *лабиальные, железы*, свойственные первичнобескрылым насекомым – подурам, двухвосткам и щетинохвосткам. Это парные образования с общим каналом, открывающимся у основания нижней губы.

Экскреторную накапливающую функцию приписывали также *нефроцитам* – группам клеток, способным поглощать из полости тела введенные туда коллоидальные вещества: аммиачный кармин, белки, хлорофилл и др. Наиболее заметная совокупность нефроцитов локализована около спинного сосуда в перикардиальной полости; отсюда они и называются перикардиальными клетками.

Таким образом, следует запомнить, что **выделительные органы насекомых:**

1. отдельные экскреторные клетки и группы клеток в перикарде и других частях тела.
2. лабиальные выделительные органы (*Apterygota*)
3. мальпигиевы сосуды - главный орган выделения у насекомых.

Мальпигиевы сосуды представлены трубочками, которые в полости тела заканчиваются слепо и открываются в кишечник между средней и задней кишкой.

По числу сосудов насекомых делят на *Oligonephria* (число сосудов до 8 – клопы, чешуекрылые) и *Polynephria* (сосудов 8 и более – перепончатокрылые, тараканы).

У многих видов образуются добавочные соединения мальпигиевых сосудов с кишечником – **криптонефрии**: свободные концы сосудов прирастают к средней или задней кишке, но полости сосудов и кишечника при этом не сообщаются.

Принцип работы мальпигиевых сосудов:

Основной азотистый экскрет у насекомых – *мочевая кислота*. Она проникает в мальпигиевые сосуды в виде растворимых уратов (мочекислового калия и натрия).

Ультрафилтрации в мальпигиевом сосуде при образовании первичной мочи не происходит. Сосуд функционирует следующим образом:

В просвет сосуда происходит активный транспорт ионов K^+ и растворимый в воде урат калия. За ионами K^+ в сосуд будет пассивно следовать вода под влиянием осмотических сил. В результате в сосуде накапливается много жидкости, богатой калием, откуда она переходит в заднюю кишку. В задней кишке растворенные вещества и большая часть воды реабсорбируются, а мочевая кислота (образовавшаяся из урата калия) выпадает в осадок.

Мальпигиевые сосуды и задняя кишка – **эмунктории** – выводят экскреты во внешнюю среду.

Регуляция диуреза

Диурез у насекомых регулируется *диуретическим гормоном* (продуцируется нейросекреторными клетками *и н с* – мозгом, кардиальными телами или грудным ганглием), который усиливает секрецию первичной мочи мальпигиевыми сосудами.

Выделение диуретического гормона из нейросекреторных клеток в гемолимфу контролируется чувствительными нервными клетками, расположенными в брюшке.

Другие функции мальпигиевых сосудов

– выделение пищеварительных ферментов – дипептидаза у жуков мертвоедов, жужелиц;

– шелкоотделение у личинок сетчатокрылых, жуков (долгоносиков).

Органы накопительной экскреции

– нижнегубные (лабиальные) железы – у первично-бескрылых насекомых;

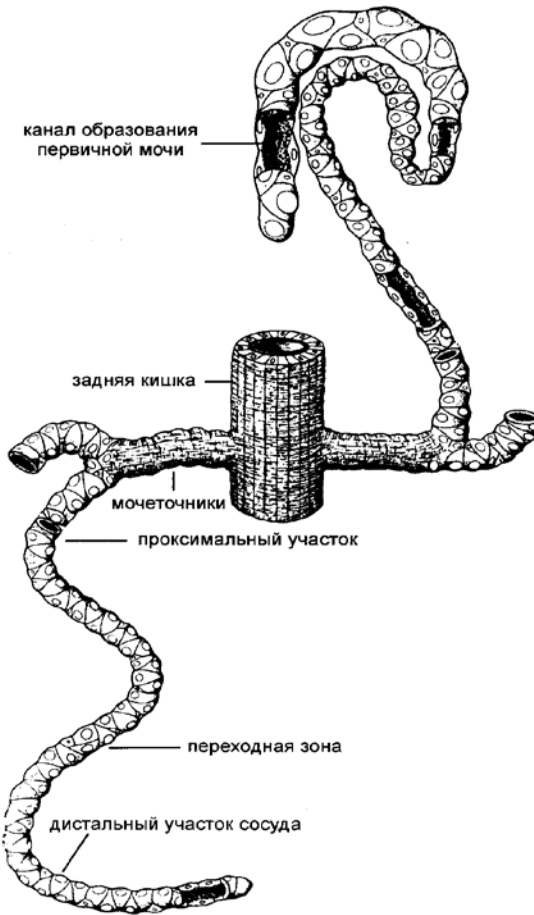


Рис.12. Мальпигиевы сосуды.

Личинка *Drosophila* sp. (Diptera, Drosophilidae). Сечения через передний и задний концы мальпигиевых сосудов и поперечный разрез задней кишки. В дистальной части в результате всасывания растворённых веществ из гемолимфы происходит образование первичной мочи. В проксимальной (основной) части после обратного всасывания нужных веществ образуется вторичная моча. Оригинал А. Wessing, Гисен.

- жировое тело – накопление экскретов,
- перикардальные клетки – нефроциты,

– эпидермальные клетки (накапливают птерины – синтезируются из аденина и гуанина, из которых образуется и мочевая кислота).

5.3. Эндокринная система

Разнообразные экзокринные железы насекомых выделяют вещества, так или иначе используемые организмом. Такие вещества обозначаются секретами, а сам процесс их выделения называется секрецией. Различают два основных типа секреции: выделение с помощью типичных желез, снабженных выводными протоками, когда секреты поступают в различные органы или полости либо наружу, и выделение непосредственно в кровь особыми железами, лишенными выводных протоков.

Экзокринные железы участвуют в пищеварении (слюнные и железы средней кишки), выделяют вещества механической защиты (восковые, лаковые, шелкоотделительные), образуют биологически активные вещества, служащие для химического воздействия на других животных особей; эти вещества называются *телергонами*.

Телергоны подразделяются на две группы: *гетеротелергоны* – вещества, воздействующие на другие виды животных, и *гомотелергоны* – воздействующие на особей своего вида. Телергоны внутривидового действия, или гомотелергоны, нередко называют также *феромонами*. Они играют громадную роль в жизни насекомых как химические средства внутривидового общения, т.е. являются веществами своеобразного химического языка, служащего для передачи информации особям своего вида. Наиболее обычны привлекающие половые вещества – *эпагоны*, или *половые аттрактанты*. При добывании пищи, розыске своего гнезда и пр. некоторые насекомые выделяют следовые вещества, наносимые на поверхностях или в воздухе в

виде меток; эти вещества выделяются задней кишкой, у некоторых видов муравьев особыми следовыми железами на лапках ног и пр. Общественным насекомым (пчелы, осы, муравьи) свойственны также железы, выделяющие *телергоны* тревоги, или *торибоны*; последние способны быстро возбуждать всю колонию к защите или нападению, служат также для мечения врагов.

Эндокринные железы лишены выводящих протоков и выделяют свою секреторную продукцию в кровь. Выделяемые вещества называются гормонами, или *инкретами*, а сама секреция обозначается как внутренняя секреция, или инкретция.

Попадая в кровь, гормоны транспортируются ею во все части тела. В целом эндокринные железы регулируют обменные процессы и развитие насекомых и связанные с ними явления – личиночный рост, линьки, торможение развития (диапауза), половое созревание, поведение, изменение окраски тела и пр. Наиболее распространены следующие четыре вида эндокринных желез: нейросекреторные клетки, кардиальные тела, прилежащие тела и переднегрудные железы.

Нейросекреторные клетки свойственны всем отделам центральной нервной системы. Нейросекрет синтезируется в клетках и затем транспортируется по аксонам в прилежащие и кардиальные тела, накапливается здесь и выделяется в гемолимфу. Совместно с этими телами нейросекреторные клетки образуют единую нейросекреторную систему, играющую ведущую роль в гормональной системе насекомых.

Прилежащие тела (*corpora allata*) располагаются над передней кишкой позади головного мозга, обычно в виде пары округлых образований. Они свойственны всем крылатым насекомым и части первичнообескрылых как в личиночном, так и во взрослом состоянии. Прилежащие тела секретируют у личинок ювенильный гормон, или неотении.

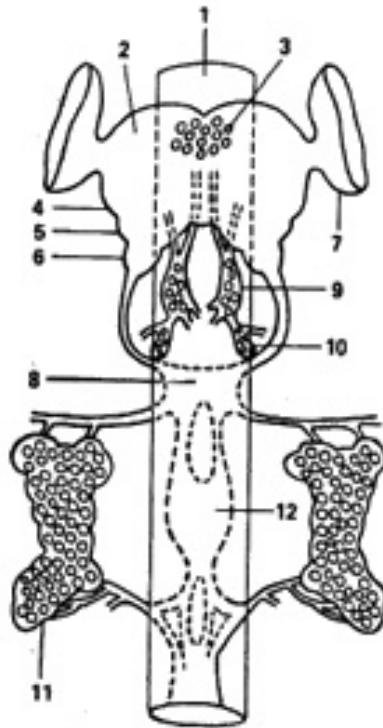


Рис.13. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела ЦНС: 1 — кишечник; 2 — надглоточный узел; 3 — нейросекреторные клетки головного мозга; 4 — протоцеребрум; 5 — дейтоцеребрум; 6 — тритоцеребрум; 7 — глазные доли; 8 — подглоточный узел; 9 — кардиальные тела; 10 — прилежащие тела; 11 — переднегрудная железа; 12 — ганглии брюшной нервной цепочки

Действие ювенильного гормона состоит в том, что он способствует развитию личиночных органов и препятствует превращению во взрослую фазу, т. е. является ингибитором метаморфоза. Гормон прилежащих тел у имаго обладает также гонадотропным эффектом, т.е. способнос-

тью воздействия на половую систему имаго, стимулируя овогенез у самок. Он также стимулирует деятельность кардиальных тел.

Кардиальные тела (corpora cardiaca) сходны по форме и положению с прилежащими телами, близко примыкают к ним, но расположены впереди последних, связаны нервами с головным мозгом и свойственны личинкам и имаго. Их функции разнообразны; они регулируют дыхательный обмен у таракановых, стимулируют образование липидов в жировом теле у некоторых саранчовых и пр.

Переднегрудные, или *проторакальные*, *железы* представляют собой пару желез, расположенных в брюшной части переднегруди по бокам переднегрудного ганглия и связанных с последним нервами. В отличие от прилежащих и кардиальных тел эти железы анатомически не связаны с нейросекреторной частью головного мозга и свойственны только личинкам и куколкам. Они выделяют личинчный гормон, или экдизон, стимулирующий линьку у личинок и рост их тела.

Личинки двукрылых имеют иные особенности эндокринной системы. Она у них представлена так называемой *кольцевой железой*, расположенной позади мозга в виде небольшого кольца вокруг аорты. Верхняя часть этой железы имеет железистые клетки, соответствующие прилежащим телам, а нижняя – кардиальным телам.

Тема для самостоятельного изучения

1. Тепловой режим и температура тела.

Контрольные вопросы

1. Трахейные стволы насекомых. Трахеолы.
2. Функции трахейной системы насекомых.

3. Особенности механизма дыхания насекомых.
4. Особенности дыхания водных и наземных насекомых.
5. Органы выделительной системы и их функции.
6. Продукты органов выделения у насекомых.
7. Особенности эндокринной системы. Гормоны.

ЛЕКЦИЯ 6. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ (III)

План

- 6.1. Нервная система насекомых
- 6.2. Возбуждение и торможение
- 6.3. Органы чувств насекомых

6.1. Нервная система насекомых

Нервная система насекомых хорошо развита и состоит из центральной, симпатической (висцеральной) и периферической нервных систем. Как и у других животных, нервная система координирует активность насекомого с условиями внешней и внутренней среды.

Основу нервной системы составляют нервные клетки – нейроны, снабженные двумя видами отростков. Древоподобные отростки, или дендриты, коротки и ветвятся сразу или вскоре после выхода из клетки. Другой вид отростков – аксоны, они длинные, не ветвятся и лишь на конце имеют концевое разветвление. Нередко от аксона отходит боковой, или коллатеральный, отросток, также с концевым разветвлением. Обычно нейрон имеет несколько дендритов и один аксон. Эти отростки служат для проведения нервного возбуждения и из них образуются нервы; с их помощью осуществляется связь нервной системы с различными органами и частями тела. Различают три основных типа нейронов – чувствительные, двигательные и ассоциативные. *Чувствительные, или сенсорные, нейроны* лежат вне центральной нервной системы, обычно на периферии тела, входят в состав органов чувств, или рецепторов. Возникающее в сенсорных нейронах возбуж-

дение передается по их отросткам в нервный центр, т. е. протекает центростремительно. *Двигательные, или моторные нейроны* входят в состав нервных центров, а их аксоны заканчиваются в любом органе, снабженном мышцами и способном реагировать на нервное возбуждение движением или другой акцией (например, выделением секрета из железы); эти органы получили общее название эффекторов. Следовательно, возникающее в моторных нейронах возбуждение передается на периферию к эффектору, т. е. протекает центробежно. *Ассоциативные нейроны* также входят в состав нервных центров и выполняют важнейшую функцию - передачу возбуждения из одного нейрона в другой, связывая между собой нейроны двух первых типов. Передача нервного возбуждения из одного нейрона в другой или в иннервируемый орган достигается через синапсы – область соприкосновения отростков нейрона с другими клетками.

В соответствии с предназначением сенсорные нейроны обычно являются *биполярными*, так как на полюсе, противоположном аксону, имеют единственный дендрит (рис.15 Б). Реже они несут несколько дендритов и становятся *мультиполярными* (рис.15 В). Как правило, моторные нейроны *униполярные* (рис.15 А). А именно, у униполярных нейронов дендрит и аксон отходят от общего корня с одной стороны клетки.

Центральная нервная система. Центральная нервная система состоит из следующих основных компонентов:

- головного мозга, расположенного в голове,
- парных нервных центров, или ганглиев, расположенных посегментно.

Ганглии соединены друг с другом парными пучками нервных волокон и образуют цепочку, при этом первый ганглий соединен с головным мозгом. В тех случаях, когда в эволюции насекомых имело место слияние сегментов

тела, происходило и слияние соответствующих ганглиев. Так, голова насекомого претерпела сильные изменения и состоит из компонентов разного происхождения: первичной головы (акрона, или простомиума) и шести туловищных сегментов.

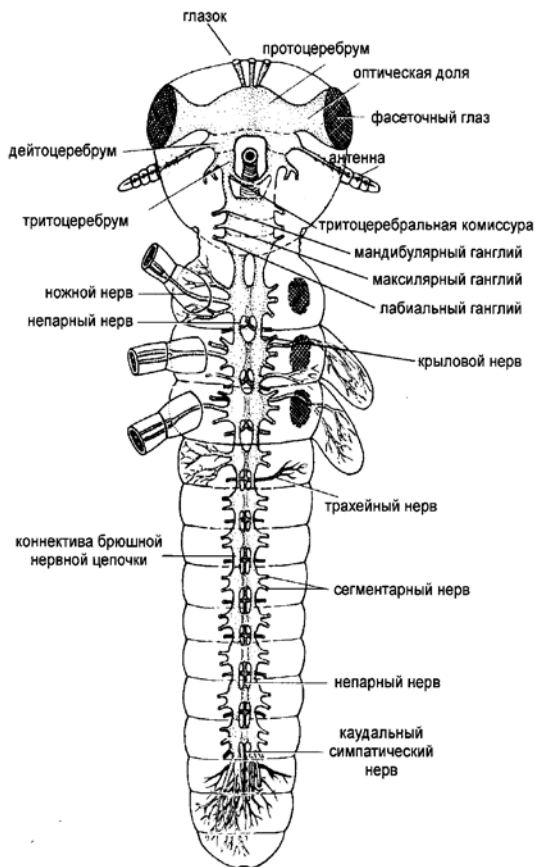


Рис.14. Базовый план нервной системы насекомых. Периферические нервы с ответвлениями показаны частично, обозначены ротовое отверстие и передняя кишка (по Seifert, 1970)

В соответствии с этим и нервные центры, расположенные в голове, неоднородны по своему происхождению и мало похожи на нервные центры исходного типа.

Головной мозг. Головной мозг расположен в голове над пищеводом и поэтому его часто называют *надглоточным, или супраэзофагальным ганглием*. Он состоит из трех главных отделов:

- протоцеребрума, иннервирующего сложные глаза и простые глазки,
- дейтоцеребрума, иннервирующего антенны,
- тритоцеребрума, осуществляющего контроль над симпатической нервной системой.

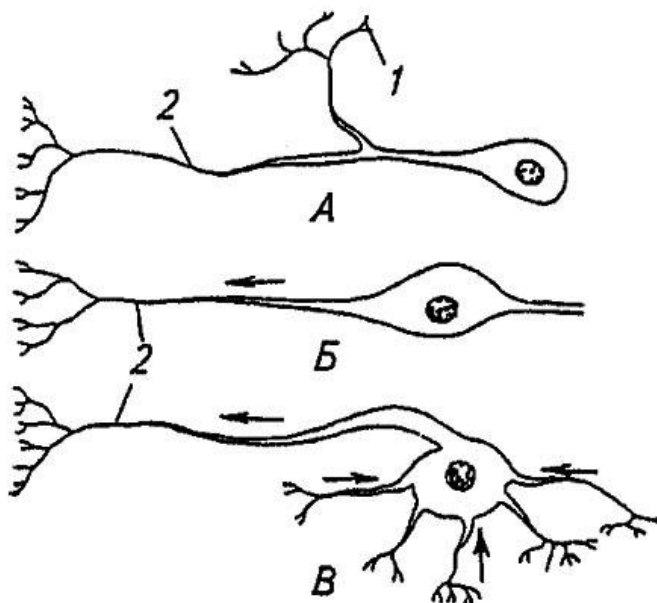


Рис.15. Типы нейронов насекомых (по Gillot, 1980): А, Б, В- соответственно униполярный, биполярный, мультиполярный нейроны; 1- дендриты, 2- аксон

Все три отдела имеют четкое парное строение. В течение длительной эволюции различные части головы насекомых постепенно изменяли свое первоначальное положение. Поэтому головной мозг, который исходно лежал впереди ротового отверстия, теперь стал располагаться над ним или над пищеводом. Поскольку протоцеребрум и дейтоцеребрум расположены над пищеводом, считается, что они образовались из примитивного простомеального мозга аннелид. Тритоцеребрум тесно связан с дейтоцеребрумом, тогда как обе его части соединены комиссурой, проходящей под пищеводом. На этом основании его считают ганглием первого туловищного сегмента, вошедшего в состав головы.

Подглоточный, или субэзофагеальный, ганглий. Этот крупный нервный центр расположен в голове под пищеводом и соединен с головным мозгом парой толстых коннективов. Он представляет собой слившиеся ганглии мандибул, максилл и лабиума. От этого сложного ганглия отходят нервные стволы, иннервирующие ротовые органы, а также пара коннективов, проходящие через шейный отдел в грудной.

Вентральная (брюшная) нервная цепочка. В типичном случае в вентральной части каждого сегмента груди и брюшка имеется по одному нервному ганглию. Ганглии соседних сегментов соединены между собой парными коннективами и все вместе образуют цепочку из ганглиев, протянувшуюся назад от переднегруди; ее называют *брюшной или вентральной нервной цепочкой*. Она соединяется с подглоточным ганглием посредством коннективов, проходящих через шейный отдел. От торакальных ганглиев отходят нервы, иннервирующие ноги и крылья, а от абдоминальных ганглиев нервы идут к абдоминальным мышцам и придаткам. В исходном типе вентральной нервной цепочки ганглии были четко отделены

один от другого. У различных групп насекомых некоторые ганглии слились, образовав меньшее число более крупных ганглиев. Особенно наглядный пример такого слияния мы встречаем в отряде *Diptera*. У примитивных представителей этого отряда нервная цепочка близка к исходному типу, в более специализированных семействах торакальные ганглии слиты в единую нервную массу, а абдоминальные ганглии становятся маленькими и в конце концов едва различимыми.

Симпатическая или стомодеальная нервная система. У насекомых имеется так называемая симпатическая нервная система, осуществляющая регуляцию движений передней части пищеварительного тракта и спинного сосуда. Однако функции некоторых нервов этой системы остаются еще до конца непонятыми. Более правильно называть эту систему *стомодеальной*, поскольку большинство ее компонентов расположено в верхней части или по сторонам передней кишки (*стомодеума*).

Центральным образованием стомодеальной системы следует считать фронтальный ганглий, расположенный впереди головного мозга и соединяющийся с тритоцеребрумом посредством парных нервных тяжей (рис.16). От фронтального ганглия отходит непарный возвратный нерв, направляющийся назад под головной мозг и затем идущий вдоль верхней части пищевода дорсально от него до места, где он соединяется с системой мелких ганглиев и нервов, иннервирующих переднюю кишку, протоки слюнных желез, аорту и, по-видимому, некоторые мышцы ротового аппарата.

Периферическая нервная система. Периферическая нервная система образована из нервов, отходящих от ганглиев центральной и симпатической нервных систем. С помощью нервов центральная и симпатическая нервные системы оказываются связанными с различными органами.

К периферической нервной системе следует также отнести разбросанные по телу чувствительные нейроны, часто со многими свободными нервными окончаниями.

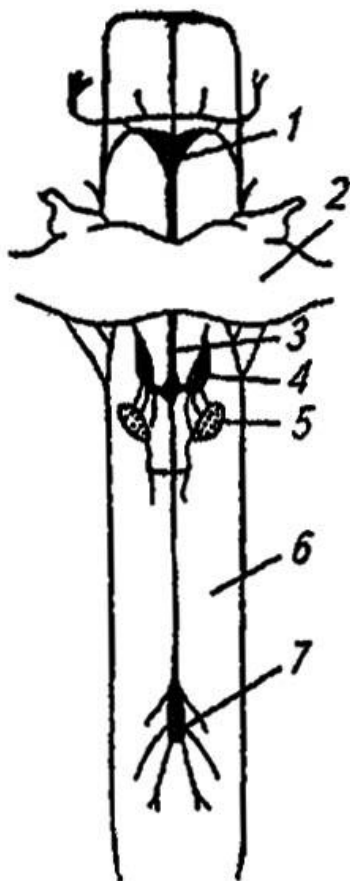


Рис.16. Симпатическая нервная система насекомых (по Шванвичу, 1949): 1- фронтальный ганглий, 2- мозг, 3- возвратный нерв, 4- затылочный ганглий, 5- прилежащие тела (corpura allata), 6- пищевод, 7 – вентрикулярный ганглий

6.2. Возбуждение и торможение

Возбуждение и торможение составляют важнейшую основу всей нервной деятельности организма. Проведение возбуждения из одной части тела в другую осуществляется с помощью нервов двух типов; в одних нервах оно идет от нервной клетки к мышце или другому органу, в других случаях возбуждение имеет обратное направление и идет от сенсорных клеток органов чувств к нервному центру. В соответствии с этим различают *эфферентные, или двигательные, нервы* с центробежным проведением возбуждения, и *афферентные, или чувствительные, нервы* с центростремительным проведением возбуждения. Двигательный нерв передает возбуждение эффектору, чувствительный нерв получает возбуждение от рецептора, хотя бы им была только одна чувствительная клетка. Путь, по которому нервное возбуждение прошло от рецептора к центру и от центра к эффектору, составляет *рефлекторную дугу*, а ответная реакция на раздражение получила название *рефлекса*. В конечном счете, работа эффекторов проявляется в виде мышечных движений, и сам рефлекс есть не что иное, как мышечная реакция. Возбуждение имеет электрохимическую природу и проявляется в виде серии быстрых изменений потенциала, протекающих в нейронах и нервах, следовательно, возбуждение распространяется волнообразно. Возбужденный нейрон выделяет некоторые вещества, среди которых важную роль играет ацетилхолин; он представляет собой уксуснокислый эфир холина - азотистого вещества. С помощью ацетилхолина возбуждение через синапсы передается соседним клеткам и распространяется дальше. Установлено, что скорость распространения возбуждения составляет до 5 м в секунду. Для нормальной передачи возбуждения необходимо быстрое удаление избытка ацетилхолина, иначе возбуждение

окажется чрезмерным. Удаление производится с помощью фермента холинэстеразы, которая гидролизует ацетилхолин на уксусную кислоту и холин.

Торможение является обратным процессом, но возбуждение и торможение по природе едины, и чрезмерное возбуждение приводит к торможению. Торможение осуществляется с помощью центров торможения, которые могут располагаться как в головном мозгу, так и в других частях центральной нервной системы. Возбуждение центров торможения повышает порог рефлекторного ответа; следовательно, длительное торможение возможно лишь при отсутствии усиления раздражения, и для вывода из состояния торможения необходимо усиление раздражающего фактора.

6.3. Органы чувств насекомых

Органы чувств являются посредниками между внешней средой и организмом, т.е. своего рода органами информации о состоянии внешних условий жизни. В соответствии с этими внешними стимулами, или раздражителями, насекомое и совершает те или иные действия; из этих действий складывается в целом поведение насекомого.

По аналогии с органами чувств высших животных и человека у насекомых обычно различают органы осязания, слуха, обоняния, вкуса и зрения, однако более целесообразно различать у насекомых следующие чувства с их рецепторами: механическое чувство, слух, химическое чувство, гигротермическое чувство и зрение.

Основу органов чувств составляют их нервно-чувствительные единицы – *сенсиллы*, которые в типичных случаях состоят из двух компонентов: воспринимающей структуры в коже и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток.

Сенсиллы в зависимости от особенностей воздействия и восприятия раздражений устроены разнообразно: одни выступают над поверхностью кожи в виде волоска, щетинки, конуса или другого образования, другие же располагаются в самой коже (рис.17).

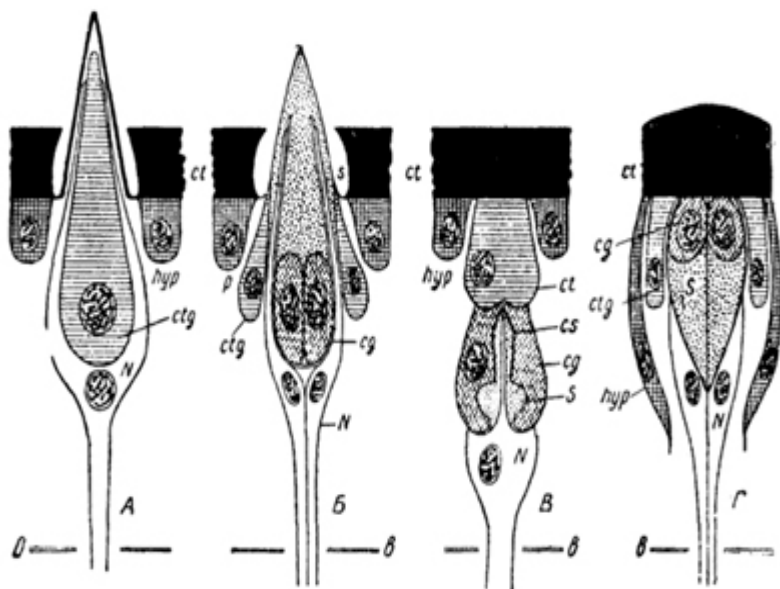


Рис.17. Схема сенсилл разных рецепторов: *A* - сенсилла осязательная; *Б* - обонятельная и вкусовая; *В* - слуховая; *Г* - зрительная; *ct* - кутикула; *hyp* - клетки гиподермы; *ctg* - хитиновые, образующие хитин клетки; *N* - концевые нервные клетки; *cg* - железистые клетки; *S* - их выделения; *cs* - чувствительные палочки; *b* - основная перепонка (по Берлезу).

Механическое чувство представлено механорецепторами, которые воспринимают различные механические воздействия, и очень часто представлены всего лишь одной

клеткой. Сюда относятся осязательные рецепторы, а также чувствительные структуры, воспринимающие сотрясение, положение тела, его равновесие и пр.

Осязательные, или тактильные, рецепторы разбросаны по всему телу в виде простых сенсилл с сенсорным, т. е. чувствительным, волоском. Изменение положения волоска при прикосновении твердого предмета или под воздействием движения воды или воздуха передается чувствительной клетке, где и возникает возбуждение, передаваемое по ее отросткам в нервный центр.

Другой вид механорецепторов составляют колоколовидные сенсиллы, отличающиеся от предыдущих отсутствием чувствительного волоска и погруженные в кожу. Их рецепторная поверхность имеет вид кутикулярного колпачка или колокола и находится на поверхности кутикулы; к этому колпачку снизу подходит стержневидный концевой отросток чувствительной клетки – штифт, или *сколопс*.

Колоколовидные сенсиллы располагаются на крыльях, церках, ногах, щупальцах и пр.; они, видимо, воспринимают сотрясения тела, а также механические изменения покровов, например сгибы, натяжения и др.

К числу механорецепторов следует отнести и *хордотональные органы*, нередко рассматриваемые как органы слуха (рис.18). Однако у насекомых трудно провести границу между восприятием механических сотрясений и слуховым чувством, воспринимающим давление воздуха. Их нейроны, подобно нейронам колоколовидных сенсилл, заканчиваются стержневидным штифтом. Однако хордотональные органы представляют собой серию особых сенсилл, натянутых между двумя участками кутикулы. Хордотональные сенсиллы называются *сколопофорами*, или *сколопидиями*, и каждая из них состоит из трех клеток: чувствительного нейрона, *колпачковой* и *обкладочной*.

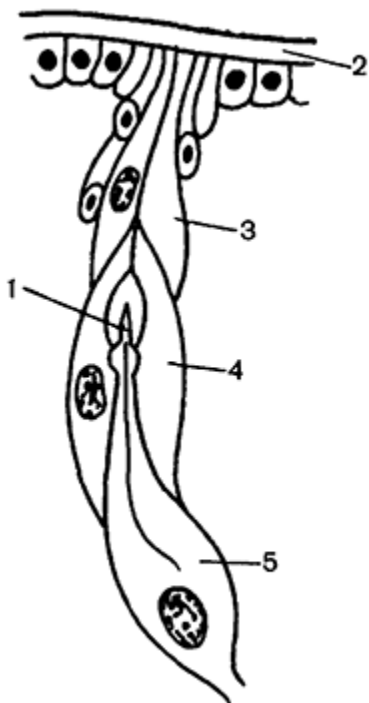


Рис. 18. Хордотональная сенсилла насекомых (по Gilliot, 1980): 1- сенсорный нейрон, 2- сколопс, 3- кутикула, 4-5 – соответственно шапочковая и обкладочная клетки

Хордотональные органы, как совокупность описанных сенсилл, располагаются на различных частях тела – на брюшке, усиках, ногах, крыльях и пр. Распределены они обычно симметрично и метамерно и встречаются в большом числе – десятками пар. Из-за сходства *сколопофор* этих органов со *сколопофорами* тимпанальных органов слуха хордотональным органам прежде приписывалась слуховая функция. В настоящее время хордотональным органам приписывают восприятие механических напряжений и их изменения, изменений внутреннего давления, механических вибраций, видимо, включая частично и некоторые звуковые воздействия. Метамерность и симметричность их расположения указывают также на то, что они играют роль проприорецепторов – органов, регулирующих положение тела или его частей особенно во время полета.

Особой специализированной формой хордотональных органов, является Джонстонов орган. Он располагается на втором членике усиков и считается органом, воспринимающим движение и сотрясение воздуха или воды, а также

контакт с твердым субстратом. У настоящих комаров (сем. *Culicidae*) этот орган устроен особенно сложно и выполняет слуховую функцию.

Слух развит далеко не у всех насекомых. У прямокрылых (саранчовые, кузнечики, сверчки), певчих цикад, некоторых клопов и ряда чешуекрылых слуховые рецепторы представлены тимпанальными органами. Особенно хорошо развиты они у тех насекомых, которые обладают звуковыми органами и, следовательно, могут издавать звук в виде стрекотания или пения (прямокрылые и певчие цикады).

Анатомически тимпанальные органы представляют собой скопление сколопофоров, которые связаны с утонченными в виде барабанной перепонки участками кутикулы. Снаружи они особенно хорошо выражены у прямокрылых например, у саранчовых по бокам I сегмента брюшка находится натянутое тонкой прозрачной барабанной перепонкой полулунное или неправильно овальное отверстие с утолщенными краями. Кузнечики и сверчки имеют отверстия тимпанального органа на голених передних ног в виде пары натянутых барабанной перепонкой овалов или парой щелей со скрытыми перепонками. У певчих цикад пара тимпанальных органов располагается у основания брюшка и связана со звуковыми органами. У чешуекрылых и клопов они развиты слабее и располагаются в разных местах. Так, у дневных бабочек тимпанальные органы находятся на вздутом основании передних крыльев, у совков и других групп – между грудью и брюшком и пр.

Функцию органа слуха у комаров выполняет также Джонстонов орган, уже упоминавшийся выше при описании механорецепторов. Помимо того, на церках у некоторых тараканов и прямокрылых и на теле гусениц многих бабочек располагаются слуховые волоски, обладающие способностью улавливать звуковые волны.

Значение органов слуха у насекомых двоякое. С одной стороны, с их помощью воспринимаются сигналы, идущие от особей своего вида, что обеспечивает связь полов. С другой стороны, органы слуха улавливают и иные звуки, идущие из внешней среды; в частности, некоторые насекомые реагируют на свисток или резкий звук, некоторые паразитические виды, возможно, разыскивают жертву по издаваемым ею звукам и пр.

Диапазон воспринимаемых частот в целом у насекомых широк, охватывая области от инфразвука до ультразвука. Однако каждый отдельный вид имеет свойственный только ему диапазон улавливаемой частоты колебаний.

Химическое чувство служит для восприятия химизма среды, именно запаха и вкуса, и представлено хеморецепторами. Физиологические различия между этими рецепторами заключаются в том, что обоняние воспринимает и анализирует газообразную среду с низкой концентрацией вещества, а вкус – жидкую среду с высокой его концентрацией.

Сенсиллы хеморецепторов разнообразны по строению и могут быть *непогруженными* – в виде волосков или конусов либо в виде пластинок или погруженных конусов. Среди них обонятельную функцию несут обильно развитые на усиках *плакоидные* и *целоконические сенсиллы*. Иногда эти сенсиллы собраны в ямки, например на 3-м членике усиков у мух. Количество обонятельных сенсилл зависит от образа жизни вида и способов и характера добывания пищи. У самцов их обычно больше, чем у самок, и это связывается с активным розыском последних.

Обоняние служит насекомым разнообразно – для разыскания полового партнера, распознавания особей своего вида, для отыскания пищи и мест откладки яиц. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества -

половые аттрактанты. Известно, например, что неоплодотворенные самки ряда бабочек способны привлекать самцов с расстояния в 3–9 км.

Обоняние, несомненно, играет выдающуюся роль также в отыскании и распознавании пищи. Так, пчелы способны различать и запоминать разнообразные цветочные запахи, играющие роль пищевых сигналов. Растительноядные насекомые нередко обладают резко выраженной избирательностью к растениям, т.е. питаются строго определенными видами или родственными группами растений – представителями тех или иных родов или семейств и пр. И вот такие насекомые легко находят свои кормовые растения. Установлено, что эти растения распознаются по запаху и вкусу имеющихся в их тканях специфических веществ.

Сигнальные вещества нередко играют существенную роль и при розыске подходящего субстрата для яйцекладки.

Приспособление к восприятию хеморецепторами тех или иных сигнальных веществ, очевидно, возникает в процессе эволюционного развития насекомых и служит надежным средством в розыске не только пищи, но и субстрата при откладке яиц, особей своего пола и пр.

Вкус играет более специфическую роль, нежели обоняние, так как служит лишь для распознавания пищи. Установлено, что насекомые различают четыре основных вкуса - сладкий, горький, кислый и соленый. Большинство сахаров, такие, как глюкоза, фруктоза, мальтоза и др., привлекают пчел и мух даже при сравнительно низкой концентрации; другие сахара, как галактоза, манноза и пр., распознаются лишь при высокой концентрации, причем пчелы отвергают их. Очень чувствительны к сахарам некоторые бабочки, отличающиеся от чистой воды раствор сахара с ничтожной концентрацией – 0,0027%. Известно

также, что муравьи отбирают кристаллы обычного сахара из смеси его с сахарином и не трогают последний.

Вкусовые рецепторы располагаются преимущественно на ротовых частях, но возможна и другая их локализация. Так, у пчелы, некоторых мух и ряда дневных бабочек они находятся на лапках ног и обнаруживают высокую чувствительность; при прикосновении подошвенной стороны лапок к раствору сахара голодная бабочка реагирует развертыванием хоботка. Наконец, у пчелы и складчатокрылых ос эти рецепторы обнаружены и на концевых члениках усиков.

Гигротермическое чувство имеет существенное значение в жизни ряда насекомых и в зависимости от условий влажности и температуры среды регулирует поведение особи; оно также контролирует водный баланс и температурный режим тела. Установлено, что ощущение влажности локализовано у некоторых насекомых на голове и ее придатках – усиках и щупальцах, ощущение тепла – на усиках, лапках и других органах.

Восприятие тепла сильно развито у насекомых, и отдельные виды имеют свою оптимальную температурную зону, к которой они стремятся. Однако границы температурного оптимума зависят также от условий температуры и влажности среды, в которой развивалось насекомое, а также и от фазы его развития.

Зрение вместе с химическим чувством, вероятно, играет ведущую роль в жизни насекомых. Органы зрения имеют сложное строение и представлены двоякого рода глазами: сложными и простыми. Сложные, или фасеточные, глаза в числе двух расположены по бокам головы, нередко очень сильно развиты и тогда могут занимать значительную часть головы. Каждый фасеточный глаз состоит из многих зрительных единиц - сенсилл, которые

называются омматидиями; число их в сложном глазу может достигать многих сотен и даже тысяч (рис. 17 Г).

Омматидий состоит из трех видов клеток, образующих оптическую, чувствительную и пигментную часть. Снаружи каждый омматидий образует на поверхности глаза округлую или шестигранную ячейку – фасетку, отчего сложные глаза и получили свое название. Оптическая, или преломляющая, часть омматидия состоит из прозрачного хрусталика и лежащего под ним также прозрачного хрустального конуса. Чувствительная часть располагается под оптической, образует воспринимающую световые лучи сетчатку, или ретину, и состоит из серии (6–13) ретинальных клеток. Эти клетки вытянуты вдоль омматидия, располагаются секториально и образуют обкладку его центрального стержня – зрительной палочки, или *рабдома*. У своего основания *ретинальные клетки* переходят в нервные волокна, идущие к зрительным долям головного мозга. Пигментная часть образована пигментными клетками, которые в совокупности составляют обкладку чувствительной части и хрустального конуса; благодаря этому каждый омматидий оптически изолирован от соседнего омматидия. Дневные насекомые имеют так называемое *аппозиционное зрение*. Благодаря оптической изоляции с помощью пигментных клеток каждый омматидий превращен в изолированную тонкую трубку; поэтому в него могут проникнуть только лучи, идущие через хрусталик и притом только строго совпадающие с продольной осью омматидия. Эти лучи и достигают зрительной палочки, или рабдома; последний как раз и является воспринимающим элементом сетчатки. Следовательно, поле зрения каждого омматидия очень мало и он видит только ничтожную часть рассматриваемого предмета.

Но большое число омматидиев позволяет резко увеличить поле зрения путем взаимного приложения друг к

другу, или аппозиции; в результате из отдельных мельчайших частей изображения образуется как в мозаике единое общее изображение. Таким образом, насекомые обладают *мозаичным зрением*.

Ночные и сумеречные насекомые обладают *суперпозиционным зрением*, что связано с морфологическими и физиологическими отличиями их омматидиев.

В суперпозиционном глазе чувствительная часть более удалена от оптической части, а пигментные клетки изолируют преимущественно оптическую часть. Благодаря этому к зрительной палочке проникают два вида лучей – прямые и косые; первые попадают в омматидий через его хрусталик, а вторые – из соседних омматидиев, что усиливает световой эффект. Изображение предмета получается в данном случае не только путем объединения отдельных восприятий, но и путем их наложения, или суперпозиции.

С помощью сложных глаз насекомые различают форму, движение, окраску и расстояние до предмета, а также поляризованный свет. Считается, что многие виды близоруки и на расстоянии различают только движение; это подтверждается многими опытами.

Большинство насекомых слепы к красному цвету, но видят ультрафиолетовое излучение и привлекаются им. Для ряда насекомых установлено также изменение движения в зависимости от направления солнечных лучей, т. е. ориентация по солнечному компасу. Сущность этого заключается в том, что угол падения лучей на те или иные части сетчатки сохраняет свое постоянство в течение какого-то времени; прерванное движение возобновляется под тем же углом, но ввиду перемещения солнца направление движения изменяется на то же число градусов. Близким является светокомпасное движение, которое объясняет прилет ночных насекомых на свет.

Простые глаза, или *глазки*, располагаются между сложными глазами на лбу и темени либо только на темени. Они малы, обычно в числе трех, и расположены треугольником. Морфологически глазки не соответствуют омматидиям сложных глаз. Они иннервируются не из зрительных долей головного мозга, а из срединной части протоцеребрума. Помимо того, на одну оптическую часть у них приходится серия чувствительных частей. Они также лишены хрустального конуса, и их оптическая часть представлена только кутикулярной линзой, т. е. одним хрусталиком.

Глазки развиты далеко не у всех насекомых, в частности отсутствуют у многих двукрылых и бабочек. У бескрылых или короткокрылых насекомых они также отсутствуют или рудиментарны. Глазки у разных насекомых могут иметь неодинаковое значение. От *дорсальных глазков* следует отличать боковые, или *латеральные, глазки*, свойственные личинкам насекомых с полным превращением.

Эти глазки, называемые также *стеммами*, располагаются на боковых частях головы на месте, где у взрослых особей лежат сложные глаза. Число их различно и даже изменчиво в пределах одного и того же вида. Одни виды имеют всего лишь по одному глазку с каждой стороны, у других число их достигает шести и более пар. При переходе насекомого во взрослое состояние боковые глазки атрофируются и заменяются сложными глазами.

Поверхность тела насекомых также способна ощущать свет и поэтому можно говорить о кожной светочувствительности.

Таким образом, следует помнить опорную часть вышеизложенной лекции – это:

Функции нервной системы:

- 1) регуляция всех функций организма,

- 2) интеграция организма в одно целое,
- 3) посредник между органами чувств и другими органами,
- 4) переработка информации, поступающей из внешней среды через органы чувств

Нервная система сильно дифференцирована: ЦНС, периферическая и симпатическая (висцеральная).

ЦНС – центральная нервная система

Головной мозг: 3 отдела

1. протоцеребрум:

- зрительные доли – иннервируют глаза и глазки,
- грибовидные тела (стебельчатые тела и чашечки) - высший координирующий центр;

2. *дейтоцеребрум* – образован парными антеннальными долями, иннервирует усики,

3. тритоцеребрум.

Брюшная нервная цепочка – образована двойной цепью ганглиев, которые связаны между собой продольными коннективами и поперечным комиссурами

Симпатическая нервная система:

Регулирует работу внутренних органов и мышечной системы.

Сложное строение, 3 отдела:

1. стоматогастрический (рото-желудочный)
2. брюшной (туловищный) отдел – *непарный нерв* между коннективами брюшной нервной цепочки.
3. каудальный (хвостовой) отдел.

Периферическая нервная система:

Все нервы, выходящие из ганглиев центральной и симпатической нервной системы вместе с сенсорными нейронами органов чувств (рецепторами).

Нейроны центральной нервной системы большей частью униполярные.

Работа нервной системы по принципу *рефлекторных дуг*. В составе рефлекторной дуги – рецептор, эффектор и нервные клетки.

Мотонейроны – униполярные; их тела в ганглиях, аксоны выходят к эффекторам (мышцам, железам)

Сенсорные нейроны – би- или мультиполярные; их тела на периферии, аксоны (чувствительные нервные волокна) входят в ганглии.

Некоторые аксоны интернейронов в ЦНС являются **гигантскими**.

Синапсы – участки, где происходит контакт между окончанием аксонов и дендритов двух нейронов. Синаптическая щель. Посредник в синапсах – *ацетилхолин* (медиатор).

Раздражимость. Источники информации: рецепторы и органы чувств

4 класса рецепторов: механорецепторы (звуковые), терморецепторы, фоторецепторы и хеморецепторы.

Механорецепция

Механорецепторы: трихоидные сенсиллы (волосок+нервное окончание).

Хордотональные сенсиллы (сколопидии) – специализированные трихоидные сенсиллы - воспринимают изменения натяжения и вибрации субстрата.

Рецептор растяжения: мультиполярные нейроны, их дендриты распластаны по поверхности внутренних органов и в полости тела; регистрируют растяжение мышц, перистальтику кишечника, биение спинного сосуда, движение внутренних органов и активность вентиляции трахей.

Восприятие и генерация звуков. - звуковые органы, - органы слуха: *Джонстонов орган, тимпанальные органы,*

Хеморецепция: *контактные хеморецепторы, дистантные рецепторы*

5 типов обонятельных сенсилл: трихоидные, базиконические, целоконические, плакоидные, булавовидные.

На уровне дистантного хеморецептора происходит первичная дифференцировка обонятельных раздражителей. Этому способствует существование двух типов рецепторных нейронов:

1. генералисты;
2. специалисты.

Фоторецепторы и зрительный анализатор

1. латеральные глазки (*stemma*) – соответствуют одному рецептору; у насекомых с полным метаморфозом (на боках головы). Независимы друг от друга. В одном глазке до нескольких тысяч сенсорных нейронов. Зрительные способности разные.

2. дорсальные глазки (*ocelli*) – соответствуют одному рецептору; дополнительные органы зрения; часто у имаго хорошо летающих насекомых (3 глазка).

3. фасеточные глаза – состоят из омматидиев (фоторецепторов)

У ночных насекомых – *ретиномоторные явления* – перемещение гранул пигмента в зависимости от интенсивности света (адаптация фасеточных глаз).

Светочувствительная единица – *ретинальная* (зрительная) клетка – униполярный нейрон. В одном омматидии 8-9 ретинальных клеток («дольки апельсина»).

Зрение и зрительная ориентация

В фасеточных глазах зрительные образы формируются из множества точечных изображений – мозаичное зрение.

Нет способности к аккомодации – близорукость.

Способны различать контуры предметов. Зрительные стимулы – средство ориентации.

У пчел – способность ориентироваться по плоскости поляризации света.

Цветовое зрение:

Разные типы фоторецепторов со специфическим зрительным пигментом.

Фасеточные глаза всех насекомых чувствительны к ультрафиолету 300-400 нм; некоторые насекомые (пчелы) не реагируют на красный свет – до 700 нм, дневные бабочки, дрозофилы красный различают – за пределами 700 нм.

Системы: дихроматическая (муравьи) и трихроматическая (пчелы и некоторые бабочки).

Поведенческие реакции

Поведенческие реакции изменяются в течение жизненного цикла.

3 фактора:

1. *генетические факторы*– обуславливают развитие и созревание – *врожденные, или стереотипные.*

2. *приобретенные факторы* – возникают в результате действия факторов внешней среды.

Тема для самостоятельного изучения

1. Поведение. Безусловные и условные рефлексy.

Контрольные вопросы

1. Строение и функции головного мозга насекомых.
2. Строение отделов нервной системы.
3. Расположение и значение органов осязания и обоняния.
4. Строение органов зрения насекомых. Связь строения органов зрения образом жизни.
5. Органы слуха и равновесия у насекомых.

ЛЕКЦИЯ 7. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ

План

- 7.1. Строение половой системы
- 7.2. Способы размножения
- 7.3. Метаморфоз насекомых
- 7.4. Развитие насекомых
- 7.5. Жизненный цикл насекомых

7.1. Строение половой системы

Все ранее рассмотренные системы органов являются органами индивидуальной жизни, тогда как биологическое назначение половой системы совсем иное она выполняет функцию размножения и тем самым обеспечивает существование вида. Следовательно, половая система составляет систему органов видовой жизни.

Как правило, насекомые раздельнополы. Половой диморфизм нередко проявляется весьма ярко и заметно по ряду внешних, вторично-половых признаков – по форме и размерам усиков, величине тела, различных деталях строения и пр.

Иногда он проявляется особенно резко; например, самец жука-носорога имеет на голове характерный рогообразный вырост, отсутствующий у самки, надкрылья у самца жука-плавунца гладкие, а у самки обычно ребристые и пр. Существенные отличия между полами могут быть также и в образе жизни и поведении. Например, самцы большинства прямокрылых способны стрекотать, тогда как самки часто лишены этой способности. В целом самцы нередко отличаются большей подвижностью, нежели самки, последние же иногда ведут более скрытый образ жизни, чем самцы. Однако очень часто оба пола внешне неотли-

чимы между собой и тогда их распознавание возможно только по гениталиям.

Несмотря на существенные отличия половой системы самца, и самки, она в своей основе имеет много общего, а в эмбриональном состоянии практически одинакова у обоих полов. Общий план строения органов размножения таков. Они состоят из парной половой железы, или гонад, пары выводящих протоков, сменяемых перед половым отверстием непарным выводным протоком, придаточных половых желез и половых придатков. Гонады подразделяются на фолликулы – мешочки или камеры с развивающимися в них половыми клетками.

В своем исходном состоянии половая железа насекомых, видимо, имела два половых отверстия, и образование непарного выводного пути произошло позднее. Остатком такого первичного состояния является половая система таких примитивных насекомых, как поденки (*Ephemeroptera*), у которых еще сохранились два половых отверстия.

Половое отверстие лежит перед анальным отверстием и в типичных случаях располагается позади IX стернита брюшка или у самки также позади VIII стернита.

Половая система самца (рис.19). Половая система самца состоит из пары гонад – семенников, пары семяпроводов, непарного семяизвергательного канала, придаточных половых желез и мужского полового придатка – *эдеагуса*. Семенники обычно имеют вид округлых тел и состоят из фолликулов, число и форма которых неодинакова у разных групп насекомых. В вершинной части фолликул – гермарию происходит образование живчиков, или сперматозоидов; последние возникают путем многократных делений из первичных семенных элементов – *сперматогоний*.

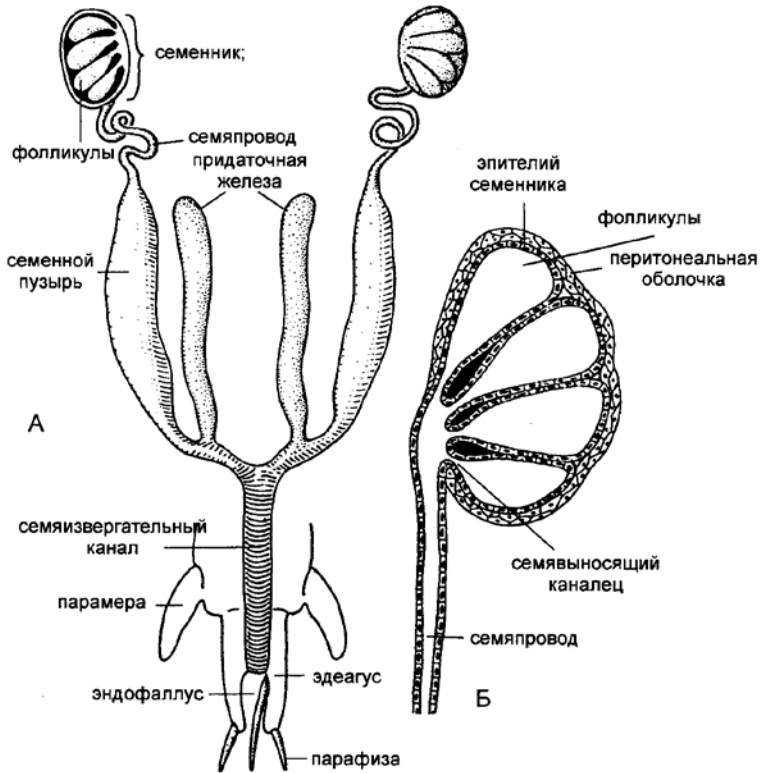


Рис.19. Половая система самцов.

А — вид со спинной стороны. Семенниковые фолликулы с перитонеальной оболочкой. Б — продольный срез через семенник; на рисунке представлены только оболочки. По Snodgrass (1935) из Weber и Weidner (1974).

Образовавшиеся сперматозоиды из семенников поступают в семяпроводы, снабженные особым расширением – семенными пузырьками. Отсюда они поступают в семяизвергательный канал, через него достигают эдеагуса и при спаривании с самкой выводятся наружу.

Эдеагус, или копулятивный орган, называемый иногда также пенисом, образует наружные гениталии самца. Они нередко имеют сложное строение, характерное не только для семейств, подотрядов и отрядов насекомых, но часто также и для родов и видов; поэтому строение гениталий самца широко используется в современной систематике насекомых.

Придаточные половые железы могут быть в числе от одной до трех пар и открываются своими отверстиями близ основания семяизвергательного канала. У ряда насекомых эти железы служат для образования сперматофоры – мягкой капсулы с порцией сперматозоидов. Такая сперматофора вводится самцом при спаривании в половое отверстие самки или прикрепляется к нему; сперматозоиды затем переходят из сперматофоры в половые пути самки. Сперматофорное оплодотворение свойственно многим насекомым. Его особенности всесторонне изучались В. Ф. Болдыревым у прямокрылых и других насекомых; при этом было установлено, что строение сперматофоры и поведение особей при спаривании разнообразно у разных насекомых и может служить их характерным признаком.

Половая система самки. Половая система самки состоит из пары гонад – яичников, пары яйцеводов, непарного яйцевода, придаточных половых желез, семяприемника и нередко яйцеклада. Яичники составляют основу и наиболее сильно развитую часть половой системы самки. Их фолликулы называются яйцевыми трубками или

овариолами. число яйцевых трубок различно у разных насекомых – от 1–4 пар до 100 и более, а у термитов даже свыше 2400 пар. У самок тлей один яичник может быть редуцированным, а оставшийся имеет всего лишь единственную яйцевую трубку.

Каждая яйцевая трубка подразделяется на вершинную часть – *гермарий* и основную часть – *вителлярый*. В гермарии происходит образование и размножение первичных половых клеток – *оогоний*; из них затем образуются ооциты, а также и питательные клетки (рис.20).

Созревший и выросший ооцит превращается в яйцо и поступает в вителлярый, стенки которого изнутри выстланы фолликулярным эпителием. К гермарию примыкает тонкий тяж – *филамент*; эти тяжи от разных яйцевых трубок соединены вместе и образуют концевую часть яичника.

Находящиеся в вителлярии яйца по мере созревания увеличиваются в размерах и часто отделяются от соседнего яйца заметным сужением, или перехватом; в этих случаях вителлярии оказывается подразделенным на ряд последовательно утолщающихся яйцевых камер.

Рост и развитие *ооцитов* и яиц происходит за счет поступления питательных веществ. Последние образуются в питательных клетках, а также в фолликулярном эпителии путем поглощения из крови. По окончании развития яйца питание его прекращается, фолликулярный эпителий выделяет хитинообразное вещество и образует наружную оболочку яйца – *хорион*.

По присутствию или отсутствию питательных клеток и расположению их в яйцевых трубках различают три типа яйцевых трубок. *Паноистический тип* отличается отсутствием питательных камер, характеризует наиболее примитивное состояние и свойствен в большинстве низшим группам насекомых – таким, как стрекозы, надотряд ортоптероидных (*Orthopteroidea*), т. е. тараканам, богомо-

ловым, термитам, прямокрылым и др. *Политрофический тип* отличается присутствием питательных клеток, чередующихся с яйцевыми клетками; он характерен преимущественно для отрядов насекомых с полным превращением – сетчатокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, двукрылых и плотоядных жесткокрылых, но свойствен также сеноедам и вшам.

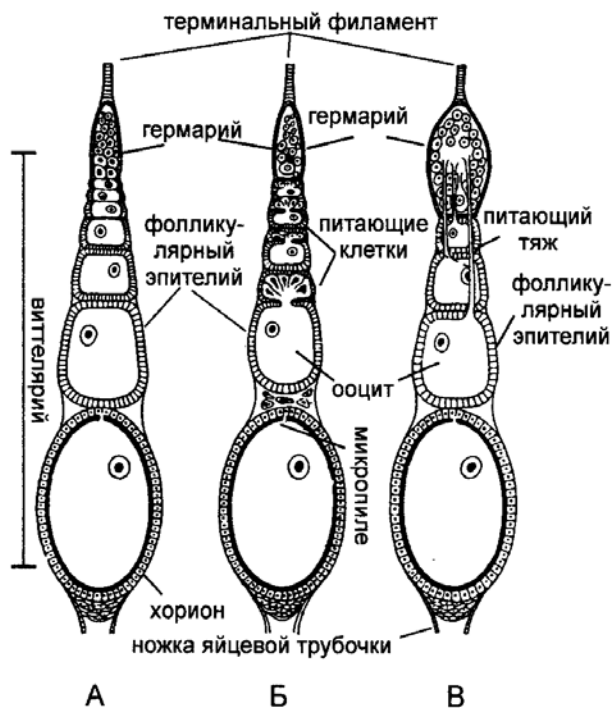


Рис.20. Женские половые органы.

Типы овариол. Образование первичных яйцевых клеток происходит в гермарии, а рост и развитие яиц в виттеллярии. Три типа яйцевых трубок, различаются по схеме получения питания: А — паноистический тип, Б — мероистический политрофический, В — мероистический телотрофический. Из Eidmann (1941).

Телотрофический тип, называемый также *акротрофическим*, характеризуется расположением питательных клеток в вершинной части трубки, откуда питательный материал поступает к яйцевым клеткам по протоплазматическим тяжам; он свойствен равнокрылым, клопам и жукам из подотряда разноядных (*Polyphaga*). Нередко политрофический и телотрофический типы объединяются в один общий тип – *meroистический*, отличающийся от паноистического присутствием питательных клеток.

Созревшие яйца из яйцевых трубок поступают в парные яйцеводы, затем в непарный яйцевод и оттуда через половое отверстие выходят наружу. В непарный яйцевод впадает тонкий проток семяприемника; семяприемник, или сперматека, служит для хранения сперматозоидов, которые попадают в него при спаривании.

Оплодотворение яйца происходит при прохождении его через непарный яйцевод во время яйцекладки; сперматозоиды в это время выходят из семяприемника и проникают в яйцо. Иногда у самок развита совокупительная сумка — мешковидный орган, впадающий также в непарный яйцевод; при копуляции сперматозоиды первоначально попадают в эту сумку, а уж затем – в семяприемник. Но у большинства чешуекрылых совокупительная сумка имеет свое независимое – копулятивное отверстие; поэтому их половая система имеет два отверстия, из которых яйцекладное ведет в непарный яйцевод и служит только для вывода яйца наружу.

Придаточные железы открывают свой проток также в непарный яйцевод и. выполняют разные функции – выделяют секрет для приклеивания яйца к субстрату, для обволакивания группы яиц и образования *оотеки* (тараканы, богомолы) или кубышки (саранчовые) и пр. У полового отверстия нередко развит яйцеклад, который может быть наружным и хорошо видимым (прямокрылые,

часть перепончатокрылых и др.) либо внутренним и скрытым, либо ложным.

Внешний вид половых желез самки сильно меняется в зависимости от степени созревания яиц. В самом начале развития яиц они еще очень бедны желтком, яйцевые трубки тонки и имеют беловатую окраску; в дальнейшем, по мере созревания происходит накопление желтка в яйцах, увеличивается толщина яйцевых трубок и в ряде случаев появляются перехваты между отдельными яйцевыми камерами. После откладки яиц клетки фолликулярного эпителия дегенерируют, и них появляется желтый пигмент.

Созревание и откладка яиц у кровососущих двукрылых (комаров, слепней и др.) невозможны без принятия порции крови; поэтому до кровососания яйца в яичниках самки остаются недоразвитыми. Но у насосавшейся крови самки яйца начинают быстро развиваться и увеличиваться в размерах; происходит это потому, что принятая кровь дает необходимые питательные вещества, которые быстро усваиваются и отлагаются в яйцевых клетках преимущественно в виде капель желтка. После полного использования принятой порции крови и освобождения от нее кишечника соответствующая порция яиц созревает и при наличии необходимых условий происходит яйцекладка. После нее новое кровососание обеспечит созревание и откладку новой порции яиц и так до 4–5 раз. Это явление получило название гонотрофического цикла и может быть использовано для определения возраста кровососов, что важно при борьбе с ними.

Итак, половая система насекомых имеет у обоих полов общий исходный план строения, но обнаруживает сильный половой диморфизм. Состояние развития половой системы может служить критерием для суждения о возрасте и половой зрелости особей; а особенности строения часто являются важнейшим признаком для различения

видов, родов и других систематических групп и широко используются в современной систематике насекомых.

7.2. Способы размножения

Большинство насекомых является яйцекладущими организмами; вылупление из яйца происходит после его откладки. Помимо того, размножение у большинства насекомых сопровождается спариванием и оплодотворением, т. е. связано с участием обоих полов; поэтому оно может быть названо обоеполым, или обозначается как *гамогенетическое размножение*. Однако насекомым свойственны и другие способы размножения – ***живорождение, партеногенез, педогенез и полиэмбриония***.

Живорождение состоит в том, что эмбриональное развитие завершается в теле матери; поэтому вместо откладки яиц на свет производятся личинки или даже куколки. Наиболее частная форма – обычное живорождение, или яйцеживорождение. Оно состоит в том, что вылупление личинки происходит в яйцевых трубках или в процессе прохождения по яйцеводам; никакого специального органа для развития зародыша нет. Более специализированной формой является ложно- *плацентное* живорождение, для которого характерно образование сходной с плацентой структуры в маткообразном расширении непарного яйцевода. Существует также *куклорождение*.

Партеногенез, или девственное размножение, характеризуется отсутствием оплодотворения и наблюдается как у яйцекладущих, так и живородящих насекомых. Партеногенез разнообразен и представлен рядом форм. Из неоплодотворенных яиц могут развиваться либо только самцы (*аррентокия*) или самки (*телитокия*), либо оба пола (*амфитокия*). Партеногенез может быть факультативным, постоянным и циклическим. Цитологически все это мно-

гообразии может быть сведено к двум основным типам партеногенеза – генеративному и соматическому.

Первый характеризуется гаплоидным числом хромосом в соматических клетках зародыша, а второй – диплоидным числом или даже полиплоидным. У ряда видов партеногенез носит частичный характер, т.е. наблюдается непостоянно, возникая лишь при некоторых внешних воздействиях или при определенном физиологическом состоянии самки. Такой партеногенез называют *факультативным*. *Циклический партеногенез* состоит в правильном чередовании обоеполых и девственных поколений, т. е. представляет собою одну из форм чередования поколений. При этом потомство неоплодотворенной самки может длительное время состоять только из самок, но в конце концов всегда наступает также аррентокия и даже амфи-токия; благодаря этому восстанавливается обоеполое размножение.

В целом благодаря партеногенезу вдвое увеличивается потенциал размножения, так как вместо двух особей разных полов репродукцией занят только один пол; следовательно, приобретение способности к партеногенезу равноценно удвоению половой продукции. Факультативный партеногенез позволяет также многим видам преодолеть воздействие неблагоприятных условий среды.

Педогенез, или *детское размножение*, представляет собою размножение на фазе личинки. В яичниках личинки происходит партеногенетическое развитие яиц, из которых возникают личинки, поедающие тело материнской личинки при выходе из нее наружу; личинки нового поколения в свою очередь размножаются педогенетически и так происходит развитие нескольких поколений, которые, в конце концов сменяются серией обоеполых поколений взрослых особей. Таким образом, педогенез является по существу

одной из форм партеногенеза и одной из форм гетерогонии, т. е. смены поколений.

Полиэмбриония, или многозародышевое размножение, представляет собою размножение на фазе яйца, свойственно некоторым паразитическим перепончатокрылым и веерокрылым. При полиэмбрионии в тело хозяина откладывается одно яйцо, которое затем путем сложных преобразований разрастается в длинную цепочку из многих десятков яиц; каждое яйцо дает свою личинку, которые затем дорастают до куколки и дают взрослых особей. Полиэмбриония является выгодным приспособлением паразитических насекомых и обеспечивает резкое увеличение численности потомков при ничтожном расходе живого вещества матери.

Дополнительное питание. Способность к размножению проявляется у одних насекомых вскоре после окрыления, у других – через более или менее продолжительный срок. Происходит это вследствие неодинаковой половозрелости окрылившихся особей. Некоторые уже сразу после превращения в имаго имеют вполне созревшие половые продукты и способны к спариванию и яйцекладке, не нуждаясь при этом в питании. Таковы поденки, многие бабочки, ряд двукрылых и некоторые другие насекомые. Все они имеют недоразвитые ротовые органы и не способны к приему пищи. Жизнь имаго у них непродолжительна и часто ограничивается немногими днями или даже часами, необходимыми лишь для спаривания и откладки яиц. Однако в большинстве случаев окрылившиеся особи неполовозрелы, нуждаются в более или менее продолжительном питании и только после этого созревают для размножения. Питание в имагинальной фазе, необходимое для созревания половых продуктов, называется дополнительным. Дополнительное питание характерно и обязательно, прежде всего для зимующих во взрослом состоянии видов,

так как зимовка сопряжена с растратой питательных резервов жирового тела. Этим объясняется сильная вредность в весенний период таких вредителей, как клопы-черепашки, свекловичный долгоносик, клубеньковые долгоносики, земляные блошки, майские хрущи и др. Перезимовавшие самки комаров-кровососов (малярийный комар и другие виды) для полового созревания также нуждаются в приеме пищи и без кровососания остаются неполовозрелыми, даже если они перед зимовкой приняли порцию крови.

Встреча полов и оплодотворение. Важным условием размножения является встреча полов, спаривание и оплодотворение. Встреча самца и самки обеспечивается применением различных опознавательных видовых сигналов – звуковых, зрительных, химических.

Оплодотворение отличается у насекомых большим разнообразием форм и специфично у тех или иных систематических групп. У тех низших «шестиногих», которые еще сохранили связь с влажной средой и живут в почве или гнилой древесине, оплодотворение не сопровождается контактом самца и самки. Самцы рассеивают капельки спермы или сперматофоры в местах обитания вида, притом часто даже в отсутствие самки. Оплодотворение происходит при встрече самки с этими порциями семени путем захватывания его половым отверстием самки. Это оплодотворение является *наружно-внутренним* без спаривания и ведет свое происхождение от наружного неизбирательного оплодотворения, свойственного водным организмам. В условиях воздушной среды такое оплодотворение без спаривания становится невозможным, так как поведет к быстрому высыханию и гибели открыто рассеянных порций семени. В связи с этим при переходе к наземному и воздушному образу жизни возникает необходимость в спаривании и в сокращении периода пребывания семени во

внешней среде. Первоначально оплодотворение в такой среде еще имеет наружно-внутренний характер, но самец уже сближается с самкой, а порции откладываемого семени быстро подхватываются самкой в одних случаях с помощью самца, в других – без его участия. Таким образом, здесь уже наблюдаются зачатки спаривания, сокращается срок пребывания семени во внешней среде, но нет еще настоящей копуляции, т.е. тесного сближения обоих полов при спаривании. Этот тип оплодотворения наблюдается у тех низших «шестиногих», которые живут в менее влажной, чем почва, среде, но еще связаны с ее поверхностью, т.е. живут в подстилке, под камнями, в толще густого травостоя и пр. В низших отрядах и подотрядах крылатых насекомых оплодотворение сопровождается выделением *сперматофоры*, которая сразу подхватывается половыми придатками самки. Так происходит оплодотворение у таракановых, богомоловых, длинноусых прямокрылых, сетчатокрылых. Но в высших группах крылатых сперматофора либо вводится непосредственно в половые пути самки, либо сперматофоры полностью утрачиваются и в половые пути самки при копуляции вводится сперма. В обоих случаях для введения половой продукции у самца вырабатывается соответствующий аппарат – копулятивный орган, или эдеагус. После оплодотворения самка вскоре приступает к откладке яиц. В ряде случаев наблюдается повторное спаривание и повторное размножение.

Плодовитость. Плодовитость насекомых нередко очень велика, но не является величиной постоянной. Определяется она двумя факторами: наследственными свойствами вида (строение и величина яичников), т. е. его потенциалом размножения, и воздействиями внешней среды. При благоприятных внешних условиях потенциал размножения реализуется в наибольшей степени. Так, самка хлопковой совки может отложить за свою жизнь до 2700

яиц, озимая совка – до 1200–1800 яиц, луговой мотылек – до 800, гессенская муха – до 500, хлебные пилильщики – до 50. В отдельных случаях плодовитость может достигать поразительных размеров, особенно у общественных насекомых. Например, самка (матка) медоносной пчелы откладывает в день до 3 тыс. яиц, а у термитов – даже до 30 тыс.

7.3. Метаморфоз насекомых

Метаморфоз насекомых. Основные типы метаморфоза. Развитие у насекомых сопровождается превращением, или метаморфозом. Сущность метаморфоза состоит в том, что развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии. В связи с этим возникает дифференциация постэмбрионального развития, по крайней мере, на две фазы – личиночную и взрослую, иначе называемую *имагинальной*. В фазе личинки происходит рост и развитие особи, в фазе имаго – размножение и расселение. В других случаях между этими двумя фазами возникает промежуточная фаза – куколка. В соответствии с общим числом фаз развития различают два основных типа метаморфоза – неполное и полное превращение.

Неполное превращение, или *гемиметаболия*, в целом характеризуется прохождением лишь трех фаз – яйца, личинки и взрослой фазы. Личинки насекомых с неполным превращением внешне сходны со взрослыми особями. Помимо того, личинки у многих насекомых с неполным превращением ведут сходный образ жизни со взрослыми особями и могут встречаться совместно с последними. Вследствие своего большого морфологического и биологического сходства с фазой имаго такие личинки могут быть названы *имагообразными*.

При полном превращении, или *голометаболии*, весь цикл развития сопровождается прохождением четырех фаз – яйца, личинки, куколки и имаго. Личинки внешне совсем несходны с взрослой фазой. Помимо того, личинки насекомых с полным превращением живут в иных условиях среды, чем взрослые. Большинство органов личинок этого типа имеет временный (провизорный) характер, выполняя функции чисто личиночной жизни. От этих органов у взрослого насекомого обычно не остается и следа. К числу провизорных органов личинок насекомых с полным превращением относятся: брюшные ноги, ротовой аппарат, особенно в тех случаях, когда взрослая фаза имеет иной тип питания, шелкоотделительные, или паутинные железы и т. д. Вследствие своего большого несходства со взрослыми особями личинок этого типа можно назвать *неимагообразными*. По этим двум типам превращения крылатые насекомые разделяются на две большие группы – насекомых с неполным превращением (*Hemimetabola*) и насекомых с полным превращением

(Holometabola).

Видоизменением неполного превращения следует считать *гипоморфоз* и *гиперморфоз*, видоизменением полного превращения – *гиперметаморфоз*.

Гипоморфоз представляет собой упрощенное неполное превращение и характерен для тех крылатых насекомых с неполным превращением, которые в процессе эволюции утратили крылья и являются, следовательно, вторично бескрылыми. Это вши, пухоеды, бескрылые представители саранчовых, кузнечиков, сверчков, тараканов, палочников, сеноедов, клопов и др. Вследствие отсутствия крыльев взрослые и личинки очень сходны и иногда даже трудноотличимы друг от друга. Отличия сводятся лишь к меньшим размерам личинок и малозаметным деталям их морфологии.

Гиперморфоз является усложнением неполного превращения и характерен для алейродид, трипсов и самцов кокцид. Его особенность состоит в появлении в конце фазы личинки покоящегося состояния, называемого иногда *ложнокуколкой* или даже куколкой. Однако эта стадия покоя есть в сущности покоящаяся старшая личинка с зачатками крыльев; таких личинок часто называют нимфами.

Гиперметаморфоз представляет собой также усложнение, но уже полного превращения, т. е. может рассматриваться как избыточное полное превращение. Его характерная особенность – присутствие нескольких форм личинок, а иногда и куколок. Резкие отличия между молодой и старшими личинками связаны с разным их образом жизни: первые после выхода из яйца обычно активно бегают, ищут добычу, но, разыскав ее линяют, превращаясь в паразитических личинок, биологическая функция которых уже состоит в росте и питании.

Совсем иное содержание имеют две первичные формы метаморфоза – *анаморфоз* и *протометаболия*.

Анаморфоз характерен для одного из отрядов первичнобескрылых насекомых – протур, или бессяжковых. Их личинки внешне очень сходны со взрослыми, но имеют меньшее число брюшных сегментов; с развитием личинки происходит нарастание дополнительных сегментов на вершине брюшка, но полное их число достигается лишь во взрослой фазе.

Протометаболия, или первичное превращение, характеризуется линькой в взрослом состоянии, некоторым сходством личинки со взрослой фазой, но отсутствием подразделения личиночного тела на грудь и брюшко. Этот тип превращения установлен для одного из низших отрядов – щетинохвосток. К этому типу близок метаморфоз двух других отрядов низших «шестиногих» – подур и двуххвосток. Прежде у всех этих насекомых постэмбрио-

нальное развитие называлось *этиморфозом*. В остаточном состоянии протометаболия сохранилась и у самых низших из крылатых насекомых – поденок.

Физиология метаморфоза. Метаморфоз сопровождается, помимо внешних изменений, также и внутренними. Важную роль при метаморфозе играют гормоны. При неполном превращении внутренние изменения протекают постепенно и при переходе во взрослую фазу не сопровождаются коренной перестройкой всей личиночной организации. Совершенно иной характер внутренних изменений имеют насекомые с полным превращением. Поэтому переход в состояние имаго неизбежно требует коренной перестройки всей морфолого-физиологической и биологической организации насекомого. Эта перестройка происходит главным образом в фазе куколки и складывается из двух процессов – *гистолиза* и *гистогенеза*.

Сущность гистолиза состоит в уничтожении личиночных органов. Происходит распад внутренних органов, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец – гемцитов. Считается, что гемциты при этом начинают функционировать как пожирающие клетки, т. е. фагоциты, повышенная активность которых приводит к разрушению и поглощению вещества тканей. В основном гистолиз протекает на фазе куколки, но начинается он еще в конце жизни личинки последнего возраста. Такая личинка прекращает питание и движение, часто сокращается в размерах и по существу является уже особой стадией, которую часто называют *предкуколкой*. После линьки предкуколка превращается уже в настоящую куколку. Вскрытие куколки в разгаре гистолиза показывает, что ее внутренние органы превращены в жидкую коллоидальную массу, состоящую из крови, обогащенной продуктами распада. Гистолиз составляет лишь первую часть внутреннего метаморфоза и сменяется процессом соз-

дания тканей и органов имагинальной жизни – гистогенезом. Источником для образования этих новых тканей и органов служат продукты гистолиза, т. е. недифференцированный исходный материал. Очень важную роль при гистогенезе играют *имагинальные зачатки* – группы гиподермальных клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы. Эти зачатки имагинальных органов закладываются еще в раннем личиночном состоянии, т.е. задолго до окукливания и находятся в малодетельном состоянии. Гистогенез охватывает также мышечную систему, пищеварительную систему и другие внутренние органы, перестраивая их для новых, имагинальных, функций.

Существенную физиологическую функцию при метаморфозе играет эндокринная система. Рост и развитие насекомых регулируется серией эндокринных органов – нейросекреторными клетками головного мозга, кардиальными телами, прилежащими телами и переднегрудными (перитрахеальными) железами. Мозговой гормон через аксоны мозга переносится к кардиальным телам, а последние передают его в кровь.

Он стимулирует у личинок обмен веществ, а также переднегрудные железы, которые начинают выделять гормон линьки – *экдизон*, необходимый для нормального развития личинки. Прилежащие тела выделяют у личинки *ювенильный гормон*, который препятствует линьке во взрослую фазу и стимулирует рост и развитие личиночных органов.

7.4. Развитие насекомых

Фаза яйца. Яйцо насекомого представляет собой крупную клетку и, помимо протоплазмы и ядра, содержит также дейтоплазму, или желток, необходимый для питания и развития зародыша. В яйце насекомых нередко находятся

симбиотические микроорганизмы, получаемые от матери трансвариально, т. е. через яичники. Яйцо снаружи покрыто *хорионом* – оболочкой, возникшей за счет выделений фолликулярного эпителия. Хорион нередко имеет явственную микроскульптуру, которая часто очень характерна и тогда может служить надежным признаком для различения родов и даже видов насекомых по фазе яйца. Под хорионом лежит истинная, или *желточная, оболочка* яйца, но возможны и другие окружающие яйцо образования. На поверхности хориона часто обнаруживается микропиле – отверстие, служащее для прохождения сперматозоидов при оплодотворении; нередко около микропиле скульптура хориона усложняется.

У некоторых тлей, трипсов, мельчайших перепончатокрылых яйца имеют всего 0,02–0,03 мм длины, тогда как у крупных саранчовых могут достигать 8–10 мм и более. Внешне они могут быть гладкими, без макроскульптуры, либо с резкой ребристой или иной скульптурой; в некоторых случаях они снабжены крышечкой. По форме яйца могут быть овальными, удлинненными, полушаровидными, бутылковидными, боченковидными и пр., в ряде случаев яйцо может быть снабжено стебельком или ножкой.

Откладываются яйца также разнообразно – поодиночке, группами, открыто или погруженными в субстрат, либо защищенные различными способами. Наиболее обычный тип открытой кладки – откладка яиц на поверхности листьев и других частей растений; при этом яйца прикреплены к субстрату выделениями придаточных половых желез. При закрытой кладке яйца оказываются погруженными в ткани растений или находятся в почве. Защищенная кладка характеризуется образованием какого-либо общего прикрытия или общей оболочки. У тараканов и богомоловых яйца заключены в яйцевую капсулу –

оотеку, образовавшуюся из секрета придаточных желез. У большинства саранчовых яйца закладываются группой в почву, и сопровождающий секрет не только обволакивает их, но может цементировать прилегающие частицы почвы; образуется своеобразная защищенная кладка – *кубышка*.

Эмбриональное развитие. Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра и передвижения образовавшихся дочерних ядер с небольшими участками протоплазмы к периферии яйца (рис.21). Здесь из массы дочерних ядер образуется сплошной слой клеток – *бластодерма*. В дальнейшем бластодерма дифференцируется на зародышевую и внезародышевую зоны; клетки последней не участвуют в образовании зародыша, тогда как клетки зародышевой зоны начинают делиться более интенсивно и образуют с брюшной стороны яйца зародышевую полосу.

Продолжающееся размножение клеток бластодермы приводит к впячиванию срединной части зародышевой полосы с последующим смыканием над местом впячивания наружного его слоя. Так возникает дифференциация этой полосы на зародышевые слои – эктодерму и мезодерму; что касается внутреннего зародышевого слоя, или энтодермы, то у крылатых насекомых он образуется за счет оставшихся в яйце неиспользованными ядер дробления. Развитие зародыша сопровождается также бластокинезом, образованием зародышевых оболочек и сегментацией. Бластокинез представляет собой перемещение зародыша к новым, еще не усвоенным участкам желтка в яйце. Протекает он практически одновременно с образованием зародышевых оболочек; у насекомых наблюдаются два основных способа *бластокинеза*.

У ортоптероидных и у насекомых с полным превращением зародыш разрастается по длине яйца, но его головная часть остается в передней части яйца; спереди и

сзади внезародышевая бластодерма образует над зародышем нарастающую складку.

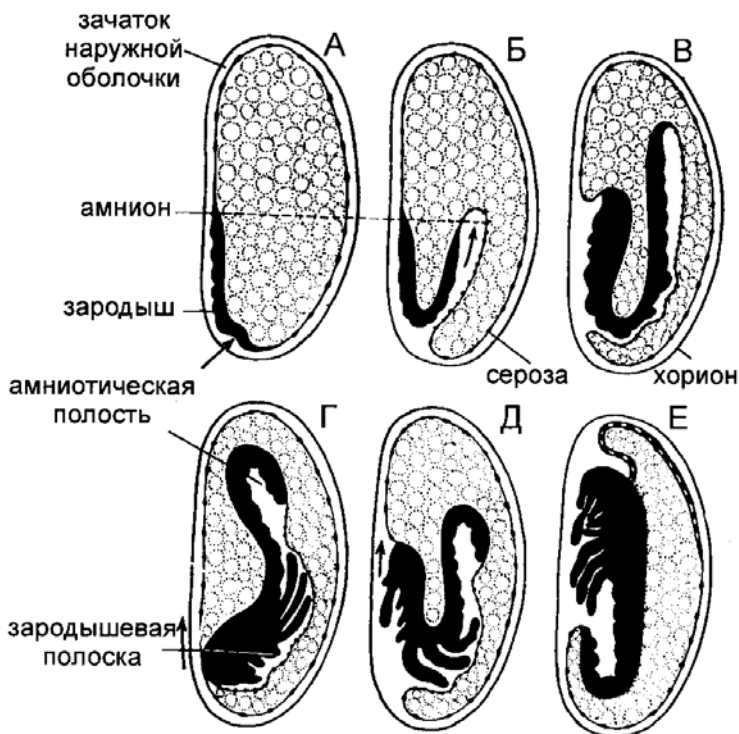


Рис.21. Развитие. Разные стадии развития зародыша у *Pterygota* с полудлинным зародышем.

Образование зародышевых оболочек и бластокинез втягнутой внутрь зародышевой полоски. Продольные разрезы. Зародышевая полоска и зародыш чёрного цвета. Вентральная сторона слева. При втягивании зародышевой полоски часть серозы втягивается внутрь желточной массы (А–В) и становится амнионом. Сероза и амнион замыкаются после закрытия амниона (Г). Обратное выпячивание зародышевой полоски (Д–Е), когда она снова занимает нормальное положение относительно расположения желтка; размыкание амниона. Из Weber и Kaestner (1972).

Обе складки сливаются и образуют над зародышем две зародышевые оболочки – наружную, или *серозу*, и внутреннюю, или *амнион*. Зародыш оказывается под защитой названных оболочек и даже изолируется от контакта с ними.

У древнекрылых и гемиптероидных нарастающей складки бластодермы не образуется, а у зародыша хвостовой отдел загибается внутрь яйца, погружается в желток и увлекает за собой весь зародыш. Головной отдел его оказывается в задней части яйца и здесь же происходит смыкание зародышевых оболочек; сам зародыш оказывается глубоко погруженным в желток яйца. Примерно одновременно с разрастанием зародыша и образованием его оболочек начинается его сегментация. Вначале на головном отделе появляются зачатки глаз в виде пары выступов. В области будущей переднегруди возникает центр сегментации; от него вперед отчленяются головные сегменты, а назад — сегменты груди и брюшка.

Развитие сегментации и конечностей эмбриона сопровождается прохождением трех стадий: *протоподной*, *полиподной* и *олигоподной*. Протоподная стадия характеризуется отсутствием или слабой сегментацией, парные придатки слабо намечены лишь на голове и груди; полиподная стадия отличается уже явственной сегментацией брюшка и появлением на нем зачатков конечностей, которые в заключительной олигоподной стадии исчезают, сохраняясь лишь на голове и груди (рис.22). Эта схема имеет отклонения; например, у многих насекомых с полным превращением выпадает полиподная стадия, у некоторых паразитических перепончатокрылых существует лишь первая, т. е. протоподная стадия и пр.

Основы внутреннего строения начинают закладываться с образованием мезодермы и возникновением зародышевых слоев. Вполне сформировавшийся зародыш за-

полняет все яйцо, часто характеризуется потемнением глаз, а также иногда и концов ротовых частей и готов к вылуплению; в сущности, это уже личинка.

Она начинает совершать интенсивные движения, набирает в трахеи воздух, заглатывает амниотическую жидкость и тем самым увеличивает объем своего тела.

Наконец личинка выходит из яйца наружу – происходит вылупление. При этом вылупляющаяся личинка прогрызает оболочку яйца – хорион, либо разрезает или пробуравливает ее специальным органом – пиловидным образованием на голове, шипом и пр. У некоторых видов развившаяся в яйце осенью личинка остается в нем на зимовку; вылупление в этих случаях происходит весной, что обеспечивает личинке более благоприятные возможности для перезимовки и последующей жизни и питания. В большинстве случаев развитие насекомого в фазе яйца продолжается недолго – от нескольких дней до двух-трех недель. Но нередко продолжительность фазы яйца может быть более значительной, достигая 6–9 месяцев; это происходит в тех случаях, когда яйца откладываются осенью и уходят на зимовку, либо при возникновении эмбриональной диапаузы – временной остановки развития зародыша.

Фаза личинки (рис.23). Рост и развитие личинок сопровождается периодическими линьками – сбрасыванием кожной кутикулы; благодаря линькам происходит увеличение тела и наружные его изменения. Число линек в течение развития личинки неодинаково у разных насекомых и изменяется от 3–5 до 25. После каждой линьки личинка вступает в следующую стадию, или возраст; линьки разделяют между собою возраста личинок. В соответствии с числом линек находится и число личиночных возрастов. У насекомых с неполным превращением стадии, или возраста личинок обычно хорошо различаются

по ряду признаков – степени развития крыловых зачатков, числу члеников в усиках и пр. У личинок насекомых с полным превращением – гусениц бабочек, личинок жуков и пр. переход их из одного возраста в другой проявляется, главным образом, в увеличении размеров тела, которые, однако, изменчивы, и характере *хетотаксии*. Поэтому для определения возраста у этих личинок обычно измеряют размеры твердых, не растягивающихся частей тела, например ширину головной капсулы.

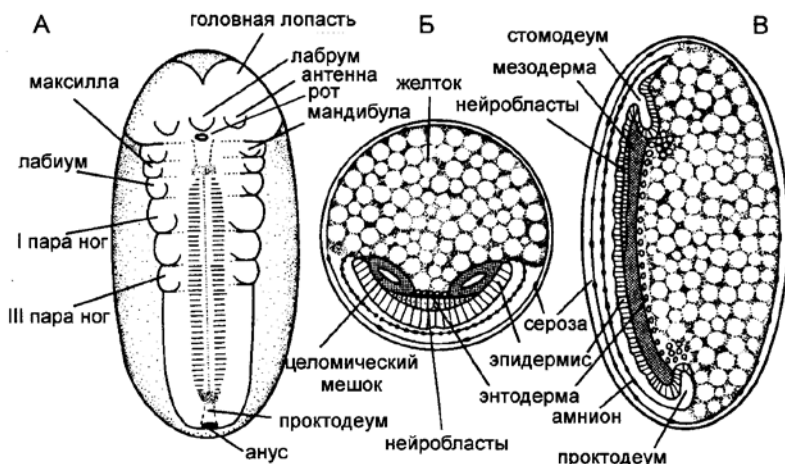


Рис.22. Стадии развития крылатых насекомых (схема). А- зародыш с брюшной стороны; закладка конечностей брюшной нервной цепочки. Б- поперечный срез; формирование зародышевых листков. В - сагиттальный срез; зародышевые листки и оболочки зародыша (по Weber, Weidner, 1974)

Личинки насекомых весьма разнообразны, но могут быть сведены к двум основным типам, о которых уже говорилось раньше – *имагообразным*, т. е. сходным со вз-

рослой фазой (имаго), и *неимагообразным*, т.е. несходным с этой фазой (рис.23).

Имагообразные личинки сходны со взрослой фазой как морфологически, так и биологически: они внешне похожи на взрослых, имеют подобно им фасеточные глаза и хотя бы в старших возрастах зачатки крыльев (если имаго крылатые), их туловище ясно расчленено на грудь и брюшко, живут они в той же среде, что и взрослые, и питаются одинаково с ними. Такие личинки характерны для насекомых с неполным превращением и в соответствующее время года могут встречаться совместно с имаго; поэтому, зная взрослое насекомое, нетрудно определить по нему и личинку. Старшие возраста этих личинок с хорошо выраженными зачатками крыльев нередко называют нимфами. Особую модификацию составляют личинки поденок, стрекоз и веснянок; они также имагообразные, имеют фасеточные глаза и в старших возрастах зачатки крыльев, но живут в воде и обладают провизорными (специально личиночными) органами – жабрами и др.

Таких личинок называют *наядами*.

Неимагообразные личинки резко отличаются от взрослых внешним видом, отсутствием сложных глаз и наружных зачатков крыльев, а также однородностью сегментов тела, без резкого расчленения на грудь и брюшко. Неимагообразные личинки свойственны насекомым с полным превращением; они весьма разнообразны, но основная масса их относится к трем группам.

Камподеовидные (внешне сходны с родом *Campodea* из отряда двухвосток) – подвижные, обычно темноокрашенные личинки с плотными покровами и тремя парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой и часто со щетинками на заднем конце тела (жуки-жу-желицы, плавунцы, сетчатокрылые, некоторые ручейники и др.) (рис.23).

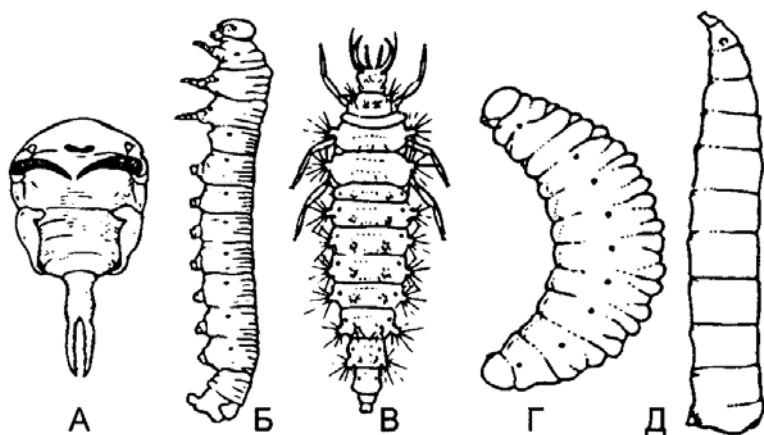


Рис.23. Типы личинок Holometabola.

А — ранняя личинка Platygasteridae (*Inostemma* sp., Hymenoptera). Б — типичная личинка Diprionidae (*Neodiprion* sp., Hymenoptera). В — камподеовидная личинка златоглазки (*Chrysopa* sp., Neuroptera). Г — личинка долгоносика (*Anthonomus* sp., Coleoptera). Д — круглошовная личинка мух (*Musca* sp., Diptera). Примеры представляют типы личинок: А — олигомерная, протоподная, циклоподная, Б — эумерная, полиподная, зуцефальная, В — эумерная, олигоподная, зуцефальная, Г — эумерная, аподная, ацефальная, Д — эумерная, аподная, ацефальная. А, Б — из Weber (1949); В–Д — по Peterson (1957) из Weber и Weidner (1974).

Червеобразные – малоподвижные, часто светлоокрашенные личинки, лишенные брюшных и грудных ног (двукрылые, многие перепончатокрылые, долгоносики и некоторые другие жуки) или с тремя парами коротких грудных ног (многие жуки).

Гусеницеобразные, или эруковидные – умеренно подвижные личинки с тремя парами коротких брюшных ног и

2–8 парами брюшных ног (личинки скорпионовых мух, гусеницы бабочек, ложногусеницы пилильщиков).

Некоторые авторы классифицируют неимагообразных личинок, основываясь на тех стадиях развития эмбриона, при прохождении которых происходит вылупление из яйца (*протоподные, олигоподные, полиподные и аподные*). Несходство неимагообразных личинок с взрослой фазой распространяется и на образ жизни – питание, место обитания и пр.

Фаза куколки (рис.24). Эта фаза развития и метаморфоза свойственна только насекомым с полным превращением. Закончив свой рост, личинка последнего возраста прекращает питание, становится неподвижной, линяет в последний раз и превращается в куколку. Иногда предкуколичное состояние покоя обозначается как особая стадия – предкуколка. Характерная особенность куколки – неспособность питаться и, очень часто, пребывание в неподвижном состоянии. Она живет за счет запасов, накопленных личинкой, и часто рассматривается как фаза покоя.

В действительности в фазе куколки происходят интенсивные процессы внутренней перестройки личиночной организации на имагинальную. Внешне куколка, хотя и не похожа на имаго, но уже имеет ряд признаков взрослой фазы – наружные зачатки крыльев, ноги, усики, фасеточные глаза и пр. Нередко перед окукливанием личинка окружает себя коконом. Обычно он делается из шелка, но часто шелк служит лишь для скрепления огрызков пищи и другого субстрата, из которого состоит сам кокон. В некоторых случаях кокон укрепляется другими выделениями, например, мальпигиевых сосудов. Внутри этого кокона происходит окукливание и таким образом куколка оказывается защищенной от внешних условий стенками кокона. Кокон делают многие гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, наездников и др. Но многие личинки жуков и

гусеницы бабочек не делают кокона, зато окукляются в почве и здесь изготовляют себе округлую полость, укрепляя ее стенки экскрементами или другим способом; образуется земляная ячейка, или колыбелька.

Куколки разных насекомых существенно отличаются друг от друга особенностями строения; в связи с этим различают следующие три основных типа куколок.

Открытые, или свободные, куколки имеют свободные, лишь прижатые к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья). Среди куколок этого типа выделяются две группы – с подвижными жвалами и с неподвижными или редуцированными жвалами (рис.24 А, Б).

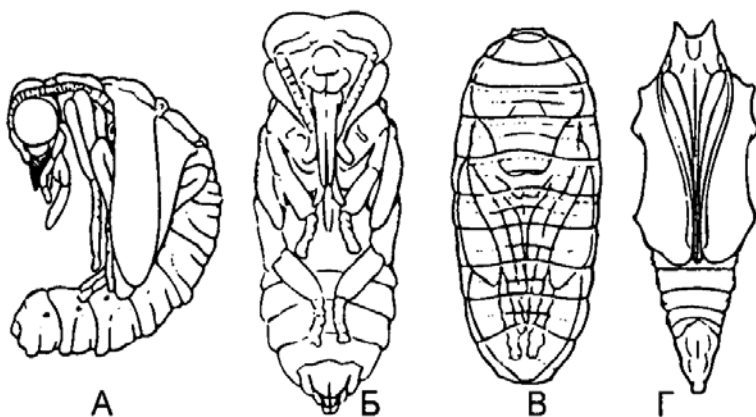


Рис.24. Типы куколок Holometabola.

А — свободная куколка (Neuroptera), вид сбоку. Б — свободная куколка *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). В — скрытая куколка (*Lucillia* sp., Diptera, Cyclorhapha). Г — покрытая куколка (Lepidoptera, Nymphalidae). По Weber и Weidner (1974)

Покрытые куколки имеют тесно прижатые и спаянные с телом имагинальные придатки вследствие того, что при последней линьке личинка выделяет секрет, который при затвердевании покрывает куколку твердой оболочкой (рис.24 Г).

Скрытые куколки покрыты затвердевшей несброшенной личиночной шкуркой, которая играет роль оболочки, или ложного кокона. Такой ложный кокон часто называют пупарием. Внутри этого пупария находится типичная открытая куколка (рис.24 В).

Продолжительность развития куколки исчисляться в одних случаях 6–10 днями, а в других – многими месяцами. К окончанию своего развития куколка обычно заметно темнеет и становится готовой к линьке во взрослую фазу. Тело и ноги куколки начинают совершать движения, благодаря чему куколочная шкурка прорывается на спинной стороне тела и в области ног; насекомое затем выходит наружу.

Фаза имаго. Вышедшее из куколки насекомое имеет уже признаки взрослой фазы, но первое время крылья остаются свернутыми. В таком же нерасправленном виде находятся крылья сразу после последней личиночной линьки и у насекомых с неполным превращением. Спустя короткое время насекомое расправляет крылья, его покровы уплотняются и окрашиваются. Во взрослой фазе насекомые не совершают линек и не способны к росту. Исключение составляют лишь поденки, а также низшие «шестиногие» (энтогнаты и насекомые) – щетинохвостки, подуры, двуххвостки и, возможно, бессяжковые. У поденок существует две взрослые стадии – *субимаго* и *имаго*; первая из них неполовозрелая, с короткой жизнью; затем насекомое линяет и превращается в половозрелое имаго. У низших насекомых линьки и рост во взрослой фазе составляют обычное явление; при этом одна или несколько

линок наблюдается и в половозрелом состоянии, например у самок после яйцекладки. Это свойство линять во взрослой фазе несомненно является показателем примитивного состояния, так как наблюдается и у ряда многоножек.

Биологическая функция взрослой фазы совсем иная, нежели у личинки, и состоит в расселении и размножении. Расселение взрослых насекомых совершается как путем активного, так и пассивного перелета. Активные перелеты свойственны обычно крупным насекомым и наблюдаются у ряда видов стрекоз, саранчовых, бабочек, жуков и др., нередко имеют массовый характер. Пассивные перелеты более характерны для мелких насекомых, таких как тли, мелкие виды бабочек, мухи и др.; благодаря крыльям такие насекомые обладают парусностью, легко подхватываются воздушными токами и могут переноситься на большие расстояния по ветру, совершая своего рода воздушный дрейф. Переход имаго в половозрелое состояние и половое созревание иногда сопровождается внешними изменениями — изменением окраски тела, увеличением у самки размеров брюшка вследствие сильного развития яичников, наполненных яйцами, а у оплодотворенных самок термитов и муравьев — сбрасыванием крыльев.

7.4. Жизненный цикл насекомых

Весь цикл развития насекомого, начиная с фазы яйца (а при живорождении — с отрождения личинки) и кончая взрослой фазой, достигшей половой зрелости, обозначается *понятием поколение, или генерация*. Продолжительность генерации изменяется в значительных пределах и зависит от наследственной ритмики жизненного цикла и влияния внешних условий жизни. Так, некоторые виды успевают в течение одного года дать два или несколько последовательных поколений. Различают насекомых с двойной,

тройной или многократной генерацией; такие виды обозначаются как дву- или трехгенерационные (*би- или тривольтинные*) или многогенерационные (*поливольтинные*). Многие виды в течение года, вне зависимости от внешних условий, дают всего лишь одно поколение; это одногенерационные (*моновольтинные*) виды. Существуют виды, развитие которых не укладывается в один год; обычно это наблюдается у видов, личинки которых живут в почве. Иногда весь жизненный цикл охватывает еще большее число лет; особенно замечательны в этом отношении североамериканские певчие цикады, развитие которых продолжается 13 или даже 17 лет. Часто поколения налегают друг на друга и их разграничение становится затруднительным.

Сезонное развитие и годичный цикл. Существенной стороной жизненного цикла является также сезонное прохождение той или иной фазы развития. Особенно важно различать период зимовки и период активной жизни. В одних случаях зимовка происходит в фазе яйца, в других – в фазе личинки или куколки, в третьих – во взрослой фазе. Особенности сезонного развития и зимующая фаза того или иного вида насекомого определяют специфику его жизненного цикла в течение целого года; каждый вид может быть охарактеризован своим, свойственным ему годичным циклом жизни. Иногда годичный цикл осложняется явлениями смены поколений и временной задержкой и остановкой развития – **диапаузой**.

Смена поколений, или *гетерогония*, особенно характерна для тлей; у них одно обоеполое (гамогенетическое) поколение дает начало многим партеногенетическим поколениям. Партеногенез у тлей приобретает форму сезонного, периодического явления и осложняется также живорождением, полиморфизмом и нередко сменой кормовых

растений. Гетерогония свойственна и некоторым другим насекомым.

Годичный цикл и сезонное развитие того или иного насекомого определяются двумя основными причинами: наследственными свойствами и воздействием внешней среды. Среди факторов внешней среды решающее значение в регулировании годичного цикла приобретают температура, влажность и в особенности длина дня, т.е. **фотопериод**. Приспособление годичного цикла развития к местным климатическим условиям часто достигается с помощью диапаузы – временной задержки развития. *Жизненный цикл* каждого вида имеет свои характерные особенности и может быть охарактеризован числом поколений в году, зимующей фазой и фазами активной жизни, способами размножения, сменой поколений, диапаузой. В результате появления и развитие отдельных фаз насекомого в природе оказывается фиксированным во времени. Для наглядного изображения годичного жизненного цикла того или иного вида насекомого применяются графические схемы с условными обозначениями отдельных фаз развития; такие схемы получили название фенологических календарей (рис. 25).

Диапауза. Диапауза представляет собою состояние временного физиологического покоя и возникает в жизненном цикле как специальное приспособление к переживанию неблагоприятных условий. В умеренном климате вырабатываются приспособления к жизни в условиях двух основных сезонов года – благоприятного летнего и неблагоприятного зимнего; в тропиках и субтропиках – к жизни во влажном и сухом сезонах. Диапаузу нельзя смешивать с оцепенением, возникающим под влиянием низких и высоких температур среды. При холодном и теплом оцепенении физиологические процессы также затормаживаются, но это снижение или прекращение ак-

тивности насекомого не имеет глубокого приспособительного значения.

Годы	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь - Март
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
1980							+	+	+	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
1981	•	•	•	•	-	-	-	•	•	•	+	+							

+ имаго • яйцо - личинка ● куколка

Рис.25. Фенологический календарь развития дубовой зеленой листовертки

При диапаузе происходит задержка роста и развития особи в течение более или менее длительного срока. Эта задержка возникает под воздействием эндокринной системы на основе *нейрогуморального* регулирующего механизма: нервная система контролирует деятельность эндокринной системы, а последняя обеспечивает взаимодействие между органами через посредство жидкой внутренней среды – гемолимфы. В свою очередь, эндокринные органы находятся под воздействием внешней среды; внешняя среда программирует жизненный цикл и диапаузу насекомого, вовлекая в работу нервную и эндокринную регулирующие системы, и настраивает их на выполнение необходимых физиологических процессов. Как приспособление к жизни в условиях сезонно-периодического климата, диапауза находится под контролем тех факторов среды, которые имеют правильную сезонную периодичность, они играют роль сигналов, предупреждающих наступление неблагоприятных для жизни сезонов. Среди периодических факторов самым совершенным, всегда астрономически

точным сигнализатором предстоящего наступления неблагоприятного сезона является длина фотопериода. Сокращение длины дня в странах с умеренным климатом безошибочно сигнализирует о наступлении осени и затем зимы. Менее точно такая сигнализация осуществляется снижением средних температур воздуха, изменением его влажности, изменением состояния кормовых растений.

Признаки и типы диапаузы. Находящиеся в диапаузе личинки и взрослые особи обычно прекращают питание, их мышечная активность нередко снижается, и насекомые часто становятся неподвижными. У личинок прекращается рост и развитие, в яйце прекращается развитие зародыша. Все это свидетельствует о резком снижении обмена веществ в диапаузирующем организме. Благодаря такому снижению уровня жизненных процессов диапауза обеспечивает очень экономное расходование запасных питательных веществ – жира, белков, гликогена. Вследствие этого продолжительность диапаузы может измеряться не только месяцами, но иногда достигает одного-двух и более лет. Низкий уровень обмена веществ увеличивает устойчивость к воздействию неблагоприятных условий среды, повышает сопротивляемость к неблагоприятным внешним воздействиям. Наступлению диапаузы у активных фаз развития и у куколок всегда предшествует период интенсивного питания и накопления запасных питательных веществ. Благодаря этому в организме насекомого, особенно в жировом теле, откладываются большие запасы жиробелковых гранул и гликогена, что обеспечивает возможность диапаузирующей фазе длительное время оставаться без питания. Одновременно происходит уменьшение содержания воды в теле.

Диапауза может происходить во всех фазах развития, но каждый вид обычно имеет только одну диапаузу, связанную с той или иной фазой развития. Так, в фазе яйца

имеет место *эмбриональная диапауза*, в фазе личинки – *личиночная*, или ларвальная, в фазе куколки – *куколичная*, или пупальная. Во взрослой фазе имеет место *имагинальная диапауза*, которая характеризуется либо обратным развитием яичников самки, т. е. рассасыванием яиц, либо возникает до половой зрелости; в обоих случаях размножение диапаузирующих имаго становится невозможным. По времени года диапауза в странах с умеренным климатом может протекать в холодный период года либо в течение вегетационного периода; первая может быть названа *зимней*, вторая – *летней диапаузой*. В некоторых случаях диапауза продолжается более одного года, т. е. имеет затяжной характер: это двухлетняя и многолетняя диапаузы.

Следует также различать диапаузу обязательную, или *облигатную*, и необязательную, или *факультативную*. Облигатная диапауза характерна для моновольтинных видов и обеспечивает прохождение в течение года только одной генерации. Наблюдается она обычно в таких климатических зонах, где недостаток тепла или других условий не позволяет развиваться двум поколениям. Поэтому моновольтинные виды широко представлены в умеренном климате, либо в теплом климате с длительным засушливым сезоном. Но обязательная диапауза становится биологически невыгодной в тех случаях, когда климатические условия и возможности питания допускают развитие двух и более поколений. В этих условиях возникает факультативная диапауза. Рост и развитие одного или нескольких поколений происходит без диапаузы, но при наступлении или приближении неблагоприятных условий включается механизм диапаузы; это обрывает развитие и обеспечивает подготовку соответствующей фазы к переживанию неблагоприятного периода – зимы или сухого сезона. При факультативной диапаузе ведущую регулирующую роль при-

обретают внешние факторы. Эти факторы включают нервно-гуморальный механизм регуляции сезонного цикла развития насекомого и тем самым создают программу его жизни; развитие вначале идет беспрепятственно, но в том или ином поколении прекращается. Ведущим регулирующим фактором при факультативной диапаузе в большинстве случаев также является продолжительность дня.

Выход из диапаузы. Важнейшей стороной диапаузы является необходимость своевременного выхода из нее, или реактивация. Одним из широко распространенных механизмов реактивации является воздействие пониженных температур; очень часто для выхода из диапаузы достаточно воздействия пониженных положительных температур, т.е. умеренного охлаждения диапаузирующей фазы.

Большое значение в реактивации имеют также высокие температуры. Высокая температура нередко также тормозит возникновение диапаузы даже при коротком дне осенью. Благодаря этому в более южных широтах эффект короткого дня ослабляется или снимается высокими температурами конца лета – осени, что обеспечивает здесь возможность развития дополнительных генераций. Сходным образом действует и жаркая осень, что также позволяет в этих условиях развиваться дополнительному поколению. Следовательно, под воздействием избытка тепла происходит сдвиг порога фотопериодической реакции в сторону более короткого дня; другими словами, высокая температура среды делает диапаузу возможной при более коротком фотопериоде. Таким образом, механизм реактивации разно-образен и определяется теми условиями среды, в которых существуют те или иные виды насекомых.

Многообразие типов диапаузы у вида. Один и тот же вид насекомого может иметь несколько форм диапаузы.

Так, для зимней пяденицы характерны две формы диапаузы – *эмбриональная и куколочная*. Зимовка у этого вида происходит в фазе яйца и эмбриональная диапауза обеспечивает ее успех; куколочная же диапауза происходит летом и приводит к тому, что выход бабочек из куколок оттягивается до поздней осени. У колорадского жука отмечено несколько форм диапаузы: зимняя, летняя и затяжная (многолетняя) диапауза жуков.

Многообразие форм физиологического покоя обеспечивает наиболее успешное переживание видом неблагоприятных условий, создающихся в разные сезоны года. Возникновение этого механизма является одним из путей биологического прогресса видов, обеспечивая им высокую численность особей и расширение ареала.

В целом факторы среды, вызывающие диапаузу, и факторы среды, выводящие организм из диапаузы, обеспечивают наиболее выгодную для вида синхронизацию своего жизненного цикла с местными сезонными явлениями и через посредство нейрогуморальной регуляции создают определенный жизненный цикл.

При этом роль эндокринной системы сводится к тому, что отдельные ее элементы тормозят развитие, т. е. способствуют переходу в диапаузу и становятся ингибиторами роста; другие же компоненты эндокринной системы играют роль активаторов, или стимуляторов роста, и выводят организм из состояния диапаузы. Следовательно, диапаузу можно представить себе как результат антагонистически действующих гормонов, количественное соотношение между которыми программируется в организме воздействиями внешней среды.

Полиморфизм насекомых. Мы уже говорили, что у насекомых нередко проявляется более или менее резкий половой диморфизм. В ряде случаев имеет место и полиморфизм – существование нескольких внешне разли-

чающихся форм одного и того же вида; эти формы как правило приспособлены к выполнению своих особых функций в популяциях или семьях видов. Наиболее распространенный тип полиморфизма – *половой полиморфизм*, свойственный обычно общественно живущим насекомым – муравьям, пчелам, осам, термитам. Для этих насекомых характерна дифференциация особей в семье на несколько форм: самцов, самок, рабочих; последние являются неполовозрелыми самками, т. е. особой формой этого пола. Нередко этот полиморфизм осложняется появлением дополнительных форм рабочих, специализованных на выполнении определенных функций; таковы, например, солдаты – рабочие с сильно развитыми ротовыми органами, играющие важную роль при защите гнезда от врагов. Для обозначения различных форм особей таких полиморфных видов нередко употребляют термин каста.

Половой полиморфизм представляет собою проявление изменчивости в пределах семьи и вызван разделением функций между особями в семье. Каждая каста возникает в результате половых приспособлений и направленного воспитания личинок. Так, самцы появляются из неоплодотворенных яиц, половозрелая самка – при усиленном специальном питании личинки, вышедшей из оплодотворенных яиц, рабочие — при ограниченном питании таких же личинок и пр. Следовательно, этот тип полиморфизма контролируется внутри семьи и не зависит от воздействия внешних факторов.

Другой тип может быть обозначен как **экологический полиморфизм**, возникающий под воздействием внешней среды. Формы его очень разнообразны. Одно из особенно часто наблюдаемых явлений этого типа представляет собою полиморфизм в степени развития крыльев. Ряд видов насекомых характеризуется не только отличиями в степени развития крыльев у самца и самки, но и тем,

что представители одного или обоих полов могут иметь несколько форм – длиннокрылую, короткокрылую и иногда бескрылую. Особенно часто наблюдаются случаи, когда тот или иной вид представлен длиннокрылой и короткокрылой формой. Это наблюдается у медведок, ряда сверчков и других прямокрылых, у веснянок, ухверток, клопов и др. В некоторых случаях у одного и того же вида может быть, с одной стороны, вполне длиннокрылая форма, а с другой – вполне бескрылая; это характерно для некоторых трипсов и ухверток. У ухверток наблюдается полиморфизм в степени развития и в форме клещей; у самки клещи устроены проще, чем у самца, а у последнего клещи могут быть двух форм – длинными или короткими. Как показали исследования, особи с короткими клещами более многочисленны в неблагоприятных условиях жизни. У жука-оленья наблюдается сильная индивидуальная изменчивость в длине верхних челюстей и в форме головы самца; по этим признакам особи этого вида могут быть подразделены на три формы – длинночелюстных, короткочелюстных и промежуточных.

Все рассмотренные случаи такого полиморфизма не имеют генетической природы и обусловлены воздействием внешних факторов. Однако отличия могут быть настолько разительными, что нередко принимались за видовые: разные особи одного полиморфного вида часто описывались как самостоятельные виды.

Другим изменением экологического полиморфизма является сезонный полиморфизм. Своего высшего развития он достиг у тлей, среди которых есть особи обоеполые, бескрылые и крылатые партеногенетические самки и пр. Своеобразной категорией экологического полиморфизма следует считать также образование стадной и одиночной форм. Впервые это явление было открыто Б. П. Уваровым у саранчовых, но затем было обнаружено у других прямо-

крылых – кузнечиков и сверчков, а также у гусениц некоторых бабочек; теоретически оно возможно и у других насекомых. Эти формы принято обозначать фазами, хотя данный термин здесь употребляется совсем в ином смысле, чем фазы развития насекомых. Соответственно сказанному, обе названные формы обозначаются как стадная фаза и как одиночная фаза. Внешней причиной образования этих фаз является плотность особей в популяции; при большой скученности особей образуется стадная форма, при одиночной их жизни – одиночная. Обе формы существенно отличаются между собою окраской, поведением, скоростью развития, нередко также строением тела и пр. Эта своеобразная реакция особей получила название группового эффекта и, как оказалось, также совершается при участии эндокринной системы.

Стадная и одиночная формы могут переходить одна в другую, образуя промежуточную форму: при переходе от одиночной к стадной фазе формируется фаза окучивания, а при обратном процессе – фаза рассеяния. Отличия между стадной и одиночной формами нередко столь значительны, что эти формы часто принимались за самостоятельные виды.

Итак, полиморфизм проявляется у насекомых разнообразно и в ряде случаев очень специфично для отдельных видов, семейств, отрядов и других систематических групп. И его следует рассматривать как одну из форм приспособления видов к внешней среде или как одну из форм видового ответа на изменчивость этой среды.

Таким образом, следует особо отметить и запомнить опорную часть этого обширного материала, которая заключается в нижеследующем:

Насекомые в основном являются раздельнопопыми, яйцекладущими организмами. Способны размножаться только половым путем. У многих видов выражен

половой диморфизм. В таком случае самцы будут отличаться более сильным развитием глаз, мандибул, усиков и ног.

Размножение насекомых включает 3 этапа:

1. осеменение – перенос спермы от самца к самке,
2. оплодотворение – проникновение сперматозоида в яйцеклетку,
3. откладка яиц или отрождение личинок.

Entognatha - наружно-внутреннее оплодотворение (сперматофорное).

Ectognatha насекомых осеменение всегда сопровождается спариванием.

Большинство насекомых откладывают яйца, но некоторые виды способны к живорождению: оплодотворенное яйцо задерживается в яйцеводах и начинает развиваться. Отрождаются тогда уже личинки.

Живорождение может быть *факультативным и облигатным*.

1. яйцеживорождение,
2. истинное живорождение.

Половые органы самца.

Представлены парой семенников, которые могут срастаться вдоль медиальной линии.

Семенник состоит из *фолликулов* (от 1 до нескл. десятков). Исходное число фолликулов – 7, что соответствует количеству парных зачатков половых органов, которые закладываются в процессе эмбриогенеза.

Зрелые сперматозоиды проходят по системе семяпроводов, состоящих из парных семяпротоков и семяизвергательного канала. Семяпротоки идут от семенников до семенных пузырьков, в которых семя накапливается перед поступлением ее в семяизвергательный канал, откуда семя выходит, наружу через совокупительный орган – пенис, или *эдеагус*.

Эдеагус располагается на конце 9-го сегмента брюшка. Обычно у самцов имеется 1 эдеагус, но у представителей трех отрядов – протуры, поденки и уховертки – самцы имеют 2 копулятивных органа.

На вершине фолликула (в зоне **гермария**) кроме *сперматогониев* располагается крупная апикальная клетка, выполняющая трофическую функцию.

В гермарии *сперматогонии* растут и делятся митотически, превращаясь в диплоидные *сперматоциты 1-го порядка*, которые делятся 2 раза мейотически и дают *сперматиды*.

Сперматиды оформляются в группы – *семенные цисты*.

В зоне формирования образуются сперматозоиды.

Типичный сперматозоид насекомого не имеет обособленной головки, его передний конец не расширен, но прикрыт шапочковидной структурой, представляющей собой *акросому*.

Отсутствие выраженной головки у сперматозоида насекомых определяется их приспособленностью к жизни на суше: яйца насекомых имеют плотные оболочки, защищающие их от высыхания, сперматозоиды проникают в них через узкое отверстие – микропиле.

Придаточные железы (1-2 пары, у тараканов – много) – участвуют в формировании сперматофора.

Половые органы самок.

Представлены парой яичников и половыми протоками.

Яичники состоят из яйцевых трубочек – *овариол*. Исходное число овариол – 7 (у щетинохвосток).

В овариоле выделяют 2 отдела: *гермарий* и *вителлярий*. В гермарии формируются ооциты, в вителлярии они созревают и превращаются в яйцеклетки. Гермарий поде-

лен на ряд яйцевых камер, каждая из которых содержит по 1 яйцеклетке.

Типы овариол насекомых:

1. *паноистические* – без питательных клеток,
2. *meroистические* овариолы – имеют питательные клетки:
 - политрофические овариолы,
 - телотрофические.

Эволюция половой системы самок.

Семяприемник: непарный орган, впячивание покровов на 8-м сегменте брюшка, открывается внутрь генитальной камеры.

Придаточная железа: парный орган, открывается либо наружу, либо в полость генитальной камеры. Секрет клейкий, служит для формирования отеки (у тараканов и богомолов), для прикрепления яиц к субстрату, у стебельчатобрюхих перепончатокрылых одна железа превратилась в ядовитую железу, другая выделяет секрет для смазки жала.

Процессы, протекающие в яичниках:

1. оогенез – размножение, рост и дифференцировка половых клеток,
 - а) многократный митоз и формирование *оогониев*,
 - б) митоз оогониев и их дифференцировка на ооциты и питательные клетки,
 - в) мейоз ооцитов и образование гаплоидных половых клеток, протекает в вителлярии.
2. вителлогенез – снабжение яйцеклеток запасными питательными веществами

Питательные вещества для эмбриона накапливаются в яйцеклетках в виде белковых, липидных желточных шаров и гранул гликогена – желток яйца.

Для подавляющего большинства насекомых характерно обоеполое (амфимиктическое) размножение.

1. Механизмы определение пола:

1. *материнский* - зависит от самки (пчелы) – оплодотворенные яйца дают самок, неоплодотворенные – самцов (трутней).

2. *генетический* – пол зиготы определяется половой хромосомой в сперматозоиде при оплодотворении яйцеклетки

1) тип **XY** (*Coleoptera*, *Psocoptera*, *Diptera*) - ♀ гомогаметны – XX, ♂ гетерогаметны – XY;

2) тип **X0** (*Lepidoptera*) – нет Y-хромосомы, ♀ – XX, ♂ – X0;

3) тип **ZW** (*Lepidoptera*, *Trichoptera*) – ♀ – ZW, ♂ – ZZ (половые хромосомы у этих видов иногда обозначают буквами Z и W, выделяя, таким образом данный способ определения пола, при этом самцы обозначаются символом ZZ, а самки -ZW или ZO);

4) тип **гаплодиплоидный** (*Hymenoptera*) – ♀ – 2n, ♂ – 1 n.

Пол зиготы определяется половой хромосомой (либо ее отсутствием) в сперматозоиде при оплодотворении.

2. строение яйца

Снаружи яйцо у большинства насекомых покрыто хорионом – двухслойная, пронизанная системой воздухоносных полостей, скорлупа. Кроме хориона яйцо выделяет собственную желточную оболочку, проницаемую для жидкостей и газов.

Яйца насекомых – *центролецитальные* – желтка немного, он распределен ровным слоем вокруг расположенного в центре ядра, в тонком периферическом слое (периплазме) желтка нет. Периплазма связана тонкими тяжами с околядерной цитоплазмой в центре яйца.

3. эмбриональное развитие

Дробление яйца у насекомых *неполное* (частичное, меробластическое) – борозды дробления не разделяют яйцо полностью, большая часть его не дробится, и *поверхностное*: ядра в глубине желтка делятся и равномерно распределяются в желтке, когда образуется 128 ядер, большая часть ядер мигрирует в кортикальную цитоплазму (периплазму).

В периплазме затем вокруг ядер образуются межклеточные перегородки и возникает бластодерма, выполняющая функцию эмбрионального эпителия. Оставшиеся немногие ядра в центре желтка участвуют в переработке запасных питательных веществ - вителлофаги.

Периферические клетки мигрируют к вегетативному полюсу и там концентрируются, образуя *зародышевую полосу*, в которой можно различить головные доли и туловище, а позже и сегменты.

В зародыше обнаружено 2 активных центра:

1. центр активации;
2. центр дифференциации.

Зародышевая полоска закладывается на заднем полюсе яйца, затем погружается в желток в формирующуюся амниотическую полость.

В глубине желтка зародышевая полоска сегментируется и возвращается на поверхность, занимая уже постоянное положение на вентральной стороне яйца.

Такое перемещение зародыша называют *бластокинезом* (лат. *blastos* – зародыш, *kinesis* – движение).

Далее зародышевая полоска образует по всей длине продольную *первичную бороздку*, со дна которой отделяются клетки – совокупный зачаток мезодермы и энтодермы. Передний конец бороздки, углубляясь, дает начало стомодеуму, а задний – проктодеуму. Эти процессы сравнимы с гастрულიей других животных.

Гастрულიя у насекомых *мультифазная*.

4. постэмбриональное развитие, его типы

1. неполное развитие (*Hemimetabola*)

Эволютивный метаморфоз – постепенная перестройка личиночной формы,

1. полное превращение (*Holometabola*)

Катастрофический метаморфоз – быстрая и значительная перестройка организма.

Типы личинок:

1. камподеоидные;
2. карабоидные;
3. проволочники, ложнопроволочники;
4. эрукоидные (егуса – гусеница);
5. червеобразные;
6. циклопоидные.

Куколка

Стадия куколки предназначена для перестройки организма личинки.

Куколка пассивна: не двигается и не питается (афагия), внутри нее происходит процесс метаморфоза. В результате чего имагинальные структуры образуются из *имагинальных дисков*, или зачатков.

Типы куколок: открытые; покрытые; скрытые, вариант открытой куколки (мухи).

Физиология метаморфоза:

- процессы гистолиза,
- процессы гистогенеза.

Типы метаморфоза:

первичные формы метаморфоза

1. анаморфоз (*Protura*) – увеличение числа сегментов, ранние личиночные стадии почти не отличаются от имаго;
2. протоморфоз (*Thysanura, Diplura*) – продолжают линять с достижением половой зрелости

3. гемиметаморфоз - с каждой линькой происходит ступенчатое приближение к организации имаго; нет стадии куколки.
4. гипоморфоз – вторично утрачена стадия куколки;
5. гиперморфоз – линяет яйцо (хорион заменяется кутикулярным чехлом), его объем увеличивается в 1,5 раза, предкуколка с развитыми зачатками крыльев, куколка линяет дважды;
6. голометаморфоз – жуки, бабочки, сетчатокрылые – перестройка организма со стадией куколки
 - ба. гиперметаморфоз – личиночная стадия разделена на несколько возрастов, причем личинки разного возраста отличаются друг от друга морфологически и биологически.

5. жизненные циклы

Поколение – генерация – от яйца до имаго.

Вольтинность: моно-, би- и поливольтинные виды.

Многолетние жизненные циклы.

Смена поколений – *гетерогония* – чередование обоеполых и партеногенетических поколений.

6. Забота о потомстве

1. формирование плотной защитной оболочки (скорлупы) у яйцеклетки за счет материнского организма;
2. откладывание яиц на питательный субстрат или вблизи него (фитофаги, детритофаги, паразиты);
3. откладывание яиц в убежища (норки, гнезда) с запасанием пищи для вышедших личинок (насекомые – дорожные осы);
4. забота и охрана кладок;
5. постройка сложных гнезд и выкармливание потомства – общественные насекомые;
6. способность задерживать развивающегося эмбриона в организме самки, за счет которого идет выкармливание молодого организма.

«Гуморальная регуляция метаморфоза; диапауза как регулятор жизненного цикла»

Регуляция метаморфоза осуществляется с помощью группы эндокринных органов: нейросекреторные клетки головного мозга, кардиальные и прилежащие тела, переднегрудные (перитрахеальная, или проторакальная) железы.

Активационный гормон синтезируется нейросекреторными клетками головного мозга, воздействует на проторакальные железы и побуждает их к синтезу *экдизона*, также действует на прилежащие и кардиальные тела, активируя их.

При прекращении синтеза активационного гормона у насекомых происходит торможение роста и развития личинок и куколок – возникает **диапауза**.

Экдизон – гормон, обуславливающий наступление и прохождение линьки и склеротизацию покровов при совместном действии с **бурсиконом**.

Экдизон синтезируется в проторакальных железах, гемоцитах, клетках жирового тела и эноцитах.

Мишени для экдизона – клетки гиподермы и имагинальных дисков, точнее хромосомы этих клеток.

«Мембранная гипотеза» действия экдизона.

«Депрессорная гипотеза» действия экдизона на хромосомы.

Характер и результат линьки зависят от **ювенильного гормона** - гонадотропный гормон

ЮГ продуцируется прилежащими телами.

Мишени ЮГ – клетки гиподермы, яичники.

«Реверсивная гипотеза» действия ЮГ.

«Репрессорная гипотеза» действия ЮГ.

Диапауза

- состояние временного физиологического покоя организма, которое возникает как приспособление для переживания неблагоприятных условий окружающей среды (зимние низкие температуры, засушливые сезоны).

Все процессы, связанные с диапаузой контролируются нейрогуморальной системой органов: нервная система контролирует деятельность эндокринной, а та в свою очередь влияет на организм через гемолимфу.

С другой стороны, на эндокринную систему влияют также факторы внешней среды, имеющие сезонную цикличность.

Диапауза отличается от состояния оцепенения (при понижении температуры) двумя основными чертами:

1. это активно индуцируемое состояние, при котором происходит ослабление деятельности нейроэндокринной системы;
2. наступает в ответ на воздействие определенных факторов внешней среды, которые, не являясь сами по себе неблагоприятными для организма, сигнализируют ему о скором наступлении неблагоприятных условий (фотопериод и температура).

Явление диапаузы генетически обусловлено.

Диапауза наступает до появления неблагоприятных условий, но закончится, она может только когда организм какое-то время будет находиться в неблагоприятных условиях (например, промораживание куколок некоторых бабочек).

Механизмы регуляции диапаузы: контролируется гормональной системой, на которую оказывают влияние либо хромосомы, либо нервная система.

Типы диапаузы (в зависимости от характера гормональной регуляции):

- личиночная и куколочная,

- имагинальная диапауза,
- эмбриональная.

Контрольные вопросы

1. Строение женской и мужской половых систем насекомых. Придаточные половые железы.
2. Способы размножения насекомых.
3. Этапы развития насекомых.
4. Адаптивное значение метаморфоза.
5. Провизорные органы у личинок насекомых – имагообразные личинки.
6. Неимагообразные личинки.
7. Признаки, определяющие личинок насекомых с полным превращением.
8. Характерные признаки различных типов куколок насекомых.
9. Гормональная регуляция метаморфоза.
10. Различные типы диапаузы. Механизм регуляции диапаузы.
11. Различные виды полиморфизма у насекомых.

ЛЕКЦИЯ 8. СИСТЕМАТИКА НАСЕКОМЫХ

План

- 8.1 Положение насекомых в системе беспозвоночных животных и их происхождение
- 8.2 Принципы классификации насекомых и ее трансформация
- 8.3 Отряды энтогнатные (*Entognatha*)
- 8.4 Характеристика подкласс высшие, или крылатые насекомые (*Pterygota*). Древнекрылые.
- 8.5 Новокрылые насекомые (*Neoptera*)

8.1. Положение насекомых в системе беспозвоночных животных и их происхождение

Насекомые – самая обширная группа организмов на Земле. Каждый год открываются тысячи новых для науки представителей этого класса, который является самой большой группой организмов на Земле. В этой связи классификация этой группы животных представляет значительную трудность.

В исторической ретроспективе в качестве первых работ по систематике насекомых можно отметить обобщения Аристотеля (384–322 г. до н. э.), который разделил все известное ему многообразие насекомых на три группы:

1 Крылатые – *Pterota* (современные отряды: *Coleoptera* – часть, *Orthoptera*, *Heteroptera*, *Lepidoptera*, *Neuroptera*, *Hymenoptera*, кроме муравьев, и *Diptera*).

2 Крылатые и подобные им бескрылые — *Pterota simuli et Aptera* (муравьи и жуки-светляки).

3 Бескрылые – *Aptera* (все остальные членистоногие).

Дальнейшее развитие систематики насекомых связано с именами Я. Сваммердама, К. Линнея, Ф. Брауера, ос-

новы современной классификации были заложены в более поздних исследованиях А. Гандлирша, Ф. Сильвестри, Г. Вебера и А. В. Мартынова.

До начала 90-х годов XX в. классической считалась точка зрения, согласно которой гексаподы (*Hexapoda*) – класс, объединяющий собственно насекомых (*Insecta*), а также похожих и, вероятно, родственных им диплур (*Diplura*), протур (*Protura*) и коллембол (*Collembola*), – вместе с многоножками (класс *Myriopoda*) образуют таксон высокого ранга, который называется *Atelocerata*. *Atelocerata* в свою очередь являются сестринской группой по отношению к ракообразным (*Crustacea*), а все вместе эти три группы (*Hexapoda*, *Myriopoda*, *Crustacea*) формируют подтип *Mandibulata* членистоногих. При этом насекомые в своем происхождении связывались с некоторыми группами многоножек. Все эти заключения основывались преимущественно на морфологических и, отчасти, эмбриологических данных.

Однако, уже первые исследования филогенеза членистоногих, использовавшие данные по нуклеотидным последовательностям ядерных и митохондриальных рибосомных генов, привели к неожиданному результату: насекомые и ракообразные (а вовсе не многоножки!) появились на них как сестринские группы, образуя ветвь, которая получила название *Pan crustacea*. Таким образом, насекомые являются непосредственными родственниками ракообразных.

8.2. Принципы классификации насекомых и ее трансформация

Наиболее принятой системой насекомых является система, разработанная А. В. Мартыновым и модифицированная далее Г. Я. Бей-Биенко. Этот вариант системы

вошел во многие учебники и руководства по энтомологии. Однако некоторые его положения подвергаются критике. В частности, введение в класс насекомых отрядов *Protura*, *Diplura* и *Collembola* (= *Podura*) оправдывается только стремлением к сохранению традиций. Ведь по многим признакам эти организмы сближаются с многоножками и как противопоставление

Thysanura – истинным первичнобескрылым насекомым – заслуживают выделения в самостоятельные классы (или класс). Имеются веские аргументы против объединения поденок и стрекоз в отдел древнекрылых. Весьма далекие друг от друга, они не являются древнекрылыми в прямом смысле слова, так как древнейшие крылатые насекомые имели признаки новокрылых. Трудно также признать перепончатокрылых представителями надотряда мекоптероидных. Более частные возражения касаются самостоятельности отряда веерокрылых, вводимого на правах подотряда в отряд жуков. Тем не менее, вне зависимости от порядка перечисления и таксономического статуса, основные группы насекомых и их ближайшие родственники хорошо знакомы и признаны большинством исследователей. Дальнейшее рассмотрение строится на характеристике отдельных отрядов и их представителей.

8.3. Отряды энтогнатные (*Entognatha*)

Это отряды протуры, подуры, диплуры и тизануры. Представители подкласса низшие, или первичнобескрылые (*Apterygota*). Бескрылые мелкие насекомые, никогда не обладавшие крыльями (т. е. бескрылость – первичное свойство). Брюшко хотя бы на части прегенитальных сегментов с придатками - остатками конечностей. Верхние челюсти у некоторых причленяются к головной капсуле в одной точке. Превращение примитивное, слабо выражено, типа про-

тометаболии, либо в виде анаморфоза. Взрослые особи у многих видов способны к линьке. Образ жизни преимущественно скрытный – в почве, под растительными остатками и пр.

Инфракласс: Энтогнатные (*Entognatha*). Голова без сложных глаз. Ротовые органы колющие или грызущие, удлинённые, втянуты в голову, лишь их концевая часть, более или менее свободная, выступает; нижние и нередко верхние челюсти полые изнутри. Брюшко без церков, либо с церками, но всегда без непарного членистого хвостового придатка. Своеобразное строение ротового аппарата, погруженного в голову, резко отличает этот инфракласс от всех остальных насекомых, что давало повод для выделения энтогнатных в отдельный класс, параллельный классу насекомых. Однако расчленение тела энтогнатных на три отдела (голову, грудь и брюшко), трехчленистая грудь с тремя парами ног и некоторые особенности внутреннего строения (сильное развитие грудной мускулатуры и пр.) – специфичные для насекомых признаки, нигде более среди членистоногих не встречающиеся.

Протуры, или бессяжковые (*Protura*). Бессяжковые – крохотные бледные червеобразные насекомые, лишённые глаз, антенн, а некоторые формы и трахейной системы. Обитая в хорошо аэрируемых, влажных горизонтах почвы, они медленно передвигаются по субстрату, питаются, по видимому, содержимым клеток грибов и водорослей. Причисляемые по традиции к первичнобескрылым насекомым, они близки к многоножкам, так как имеют рудиментарные двучлениковые конечности на трех первых сегментах брюшка, характеризуются наращиванием трех последних его сегментов в процессе постэмбриогенеза и другими признаками. Редкие насекомые, представленные лишь несколькими десятками видов, бессяжковые мало изучены. Предполагают, что для защиты от врагов им служит секрет

желез, расположенных на восьмом сегменте брюшка, но это мнение требует подтверждения. В яичниках протур имеется по одному развитому фолликулу, и в них формируются яйца эллиптической формы. В постэмбриональный период протуры проходят шесть возрастов и после достижения половой зрелости не линяют.

Двухвостки (*Diplura*). Двухвостки – мелкие червеобразные членистоногие с очень тонкими покровами, длинными антеннами и не менее длинными хвостовыми нитями. Внешне похожие на некоторых хищных личинок насекомых, они по соотношению осей в онтогенезе (плагиаксония), строению лапок и наличию рудиментарных конечностей на брюшных сегментах сближаются с многоножками. Лишенные глаз и яйцеклада, с многочисленными щетинками на теле, двухвостки напоминают щетинохвосток, но отличаются от них погруженными внутрь головной капсулы челюстями. Обитая под камнями, в почвенных порах, лесной подстилке и разлагающейся древесине, двухвостки питаются спорами грибов, мицелием, водорослями и лишь изредка хищничают. Особенно своеобразны клещехвостки (*Japygidae*), иногда достигающие 8 см в длину и имеющие вместо членистых церок крепкие клещи – форцепсы. Развитие двухвосток эпиморфное: молодые особи отличаются от взрослых размерами, числом члеников антенн и церок, неразвитостью половых органов. Не имея стабилизированного числа линек и возрастов, двухвостки продолжают линять и во взрослом состоянии. Известно около 400 видов двухвосток, преимущественно они обитают в тропиках и субтропиках.

Двухвостки разделяются на три семейства:

- крохотных камподей (*Campodeidae*),
- клещехвосток (*Japygidae*),
- двухвосток, распространенных в Африке, Америке и на юге Европы (*Projapygidae*).

Ногохвостки (*Collembola*, или *Podura*). Облик ногохвосток весьма своеобразен. Вылупляясь из яйца с шести-сегментным брюшком, ногохвостки не наращивают новых сегментов тела и, возможно, являются неотеническими многоножками с единственными в своем роде брюшными придатками: брюшной трубкой – *коллофором*, зацепкой и прыгательной вилкой. Они отличаются от других насекомых не оформленными в овариолы яичниками, полным дроблением округлых и относительно бедных желтком яиц, перекрестным расположением осей в онтогенезе (плагиаксония), нестабилизированным числом линек и возрастов, пропорциональностью отделов тела, сохраняющейся во всех возрастах, и характерным постантенальным органом, вероятно заслуживая выделения в самостоятельный класс членистоногих животных. Известно не менее 2000 видов ногохвосток, распределяющихся по двум группам.

Членистобрюхие ногохвостки (*Arthropleona*) существовали еще в девонский период, что установлено по ископаемым останкам. Они считаются более примитивными, чем слитнобрюхие (*Symphyleona*). Чувствительные к высуханию, но не требовательные к теплу, ногохвостки широко распространены по всему земному шару, встречаясь в почве и на ее поверхности, во мху, в траве, под корой деревьев и на кустарниках, но всегда во влажных биотопах. Ногохвостки питаются спорами грибов, мицелием, соскребают бактериальный налет на частичках почвы и иногда причиняют вред культурным растениям, подтачивая их нежные проростки.

Некоторые виды (*Achorutes armatus* Tullb.) появляются на талом снегу и ледниках, другие – на поверхностной пленке воды (*Podura aquatica* L.).

Ногохвостки – один из наиболее характерных компонентов скудной антарктической фауны, но их нетрудно

заметить и в цветочных горшках на окнах. Количество их может достигать миллионов особей на 1 кв. м; они принимают активнейшее участие в почвообразовательном процессе, а некоторые виды ускоряют разложение в почве инсектицидов.

Среди *Arthropleona* выделяют два надсемейства:

– *Poduroidea* – с развитой переднегрудью,

– *Entomobryoidea*, у которых она редуцирована.

Из *Poduroidea* в почве обычно встречаются молочно-белые *Onichiuridae* и свинцово-серые *Hypogastruridae*, в гниющей древесине – голубоватые с крупными бородавками на теле *Neanuridae*, на поверхности тихих вод и у берегов водоемов

– темные *Poduroidae*. Из *Entomobryoidea* у краев луж после дождя можно заметить *Isotomidae*. Относительно крупные (до 8 мм) *Tomoceridae* обычно обитают среди опавшей листвы, а разноцветные *Orchesellidae*, покрытые длинными шелковистыми волосками, – у основания пней и стволов деревьев. Из слитнобрюхих на древесных стволах легко обнаружить темных и блестящих *Sminthuridae*, а в лесной подстилке – *Dicyrtomidae*.

Инфракласс: Тизануровые (*Thysanurata*). Голова обычно со сложными глазами. Ротовые органы расположены свободно, не втянуты в головную капсулу, грызущие.

Брюшко на конце с тремя многочленистыми длинными выступами – парой церков и непарным хвостовым придатком. По свободным, не втянутым в голову ротовым органам и другим признакам представители этого инфракласса более близки к крылатым (*Pterygota*), нежели энтогатные *Apterygota*. Известен один отряд.

Щетинохвостки (*Thysanura*). Гибкое веретеновидное тело щетинохвосток покрыто серебристыми чешуйками, а длинные антенны и хвостовые нити придают их

облику завершенность. Сложные фасеточные глаза, открытые челюсти грызущего типа, развитый яйцеклад, типичные паноистические овариолы и зародышевые оболочки эмбриона обуславливают сходство щетинохвосток с крылатыми насекомыми и противопоставляют их многоножкам. Вместе с тем отсутствие крыльев и наличие рудиментарных брюшных конечностей свидетельствуют о примитивности этих насекомых. Объединяя не менее 400 видов, отряд *Thysanura* разделяется на два подотряда: примитивных *Archeognatha* и более специализированных и эволюционно стоящих выше *Zygentoma*. К первому подотряду относятся формы, отличающиеся несовершенными одномышечковыми мандибулами, несмыкающимися эмбриональными оболочками при исходно плагиаксонном положении зародыша в яйце и, что особенно существенно, весьма полной сегментацией головы и составом брюшных конечностей. По внешнему виду они близки к ископаемым *Mopuga*, которых иногда рассматривают как прототип насекомых.

Среди представителей этого подотряда следует отметить крупных махилисов (до 3 см) – юрких обитателей скал, способных ловко лазать по ветвям деревьев и прыгать, ударяя хвостовыми нитями о субстрат. Представители второго подотряда – *Zygentoma* – обладают двумышечковыми мандибулами, замкнутыми эмбриональными оболочками и весьма редуцированными брюшными конечностями. К ним относятся серебристые чешуйницы, которые встречаются и в пещерах, и в ваннах комнатах современных квартир, где находят благоприятные для себя условия близ влажных труб и стоков. Изредка они поселяются в книгохранилищах, повреждая пропитанную клеем бумагу. Наряду с чешуйницами (*Lepismatidae*) в подотряд входят своеобразные *Nicoletiidae*, обитающие в муравейниках. Лишенные глаз, они ловко подхватывают

капельки жидкой пищи, которой обмениваются муравьи, и при вскрытии муравейника моментально исчезают в глубоких ходах. Значение щетинохвосток в природе и в хозяйственной деятельности человека весьма скромно, но они исключительно интересны для энтомологов как живые свидетельства самых ранних этапов эволюции насекомых.

Расширенные паранотальные выросты на грудных сегментах некоторых видов нередко считают аналогами зачатков крыльев.

8.4. Характеристика подкласс высшие, или крылатые насекомые (*Pterygota*). Древнекрылые.

Pterygota – это крылатые или вторично утратившие крылья шестиногие. Брюшко без придатков на предгенитальных сегментах. Верхние челюсти у взрослых приращены к головной капсуле в двух точках. Превращение полное или неполное, в последнем случае у бескрылых форм упрощенное, типа гипоморфоза.

Свойственны разнообразным условиям среды и сильно дифференцированы морфологически, биологически и систематически. К этой группе относится подавляющее число таксонов насекомых.

Инфракласс Древнекрылые (*Palaeoptera*). Крылья лишены югальной области, в покое не способны плотно укладываться вдоль тела, а торчат в стороны или отогнуты вверх тела. Брюшко с церками и может иметь также непарный хвостовой придаток, иногда развитый только у личинки. Усики короче головы. Превращение неполное, личинки развиваются в воде. Отсутствие способности плотно укладывать крылья вдоль тела ограничивает жизнь взрослых лишь воздушной средой. Очень древние насекомые, существовавшие уже в каменноугольном периоде в виде серии отрядов, позднее нацело вымерших. До

настоящего времени дошли лишь 2 резко различающихся отряда – поденки (*Ephemeroptera*) и стрекозы (*Odonoptera*).

Поденки (*Ephemeroptera*). Поденки – амфибиотические насекомые. Проводя большую часть жизни в воде, они в последние часы ее обретают широкие ажурные крылья и, устремляясь в брачный полет, порхают в сумерках над озерами и реками. Многие поденки удивительно красивы и изящны. Обычно они живут один день, иногда даже несколько часов. Поденки не питаются и гибнут, произведя потомство. Лишь немногие виды активны днем и существуют в течение нескольких суток. Личинки поденок более долговечны: развиваясь в течение 1–3 лет, они обитают среди подводных растений, в донном иле, под камнями, где питаются разлагающимися остатками (детритом) и водорослями и изредка хищничают. Разнообразие жизненных форм личинок, соответствуя разнообразию условий существования, позволяет использовать их в качестве биоиндикаторов состояния вод: выделяют *крупножаберных обитателей* заводей и *узкожаберные быстринные формы*, уплощенных и *длиннокотковых реофилов* и густо опушенных волосками *лимнофилов* – своеобразных обитателей грунта. Обычно личинки имеют жаберные лепестки на первых семи сегментах брюшка, длинные хвостовые придатки на десятом сегменте и отдельные пучки жаберных нитей у основания максилл и первых ног. Превращаясь в крылатых насекомых, зрелые нимфы выбирают к урезу воды и линяют на субимаго. Расправляя мутноватые и толстые крылья, субимаго вскоре линяют, приобретая облик и свойства взрослых особей.

Последние спариваются и сразу откладывают многочисленные яйца, которые формируются в паноистических овариоллах нимф и к моменту окрыления выходят в объемистые яйцеводы. Рассеиваемые над водой, они тонут и

прикрепляются к подводным предметам многочисленными крючками и выростами хориона. Эмбриональное развитие поденок проходит по типу ортоплагиаксонии, сопровождается бластокинезами и завершается формированием крошечной личинки – *ларвулы* – с относительно равномерной сегментацией тела, непропорционально крупной головой, короткими антеннами и хвостовыми нитями и не расчлененными на голень и лапку конечностями. Многократно линяя, личинки после 8–10 линек приобретают жабры и зачатки крыльев и, преобразуясь в нимф, продолжают линять до 15–25 раз. Заселяя почти все пресные воды, поденки имеют важное значение в питании многих промысловых рыб. Известные с карбона и весьма разнообразные в прошедшие геологические периоды, в настоящее время они представлены не менее чем 2000 видами, причем большая их часть сосредоточена в зоне умеренного климата. Среди представителей фауны средней полосы нередко встречаются поденка обыкновенная (*Ephemera vulgata* L.) и поденка двукрылая (*Cloeon dipterum* L.). Массы нимф *Palingenia sublongicaudata* Tshern. всплывают в полнолуние и окрыляются, что создает феерический эффект, который сопровождается громкими всплесками охотящихся за ними рыб.

Стрекозы (*Odonoptera*, или *Odonata*). Крупные стройные хищные насекомые с очень подвижной головой, грызущими ротовыми органами, двумя парами почти одинаковых сетчатых крыльев с богатым жилкованием, брюшко удлиненное, у самца с вторичным копулятивным органом на II–III стернитах, личинки, как правило, с ректальными или хвостовыми жабрами.

Стрекозы – высокоспециализированные насекомые. Их вторичный копулятивный аппарат самца является единственным в своем роде и не имеет аналогов среди других насекомых; сперма переносится в него из истинного поло-

вого аппарата, находящегося на конце брюшка. Весьма своеобразна также единственная в своем роде крыловая мускулатура, состоящая только из дорсовентральных мышц, т. е. без продольных спинных мышц, свойственных всем остальным крылатым насекомым. Личинки типа наяд, с сильно удлинённой нижней губой, превращённой в хватательный орган – маску; для захвата добычи она выдвигается вперед, в покое – прикрывает голову снизу. Крупная, с огромными глазами, весьма подвижная голова имаго и совершенный полет также указывают на высокую специализацию.

Помимо того, стрекозы резко отличаются и от другого отряда древнекрылых – поденок; вследствие этого оба эти отряда нередко выделяются в отдельные надотряды – одонатоидных и эфемероидных.

Взрослые и личинки ведут хищный образ жизни. Первые хватают добычу на лету, истребляя комаров и многих других вредных насекомых; вторые питаются различными водными организмами, в частности личинками комаров, поденок, других видов стрекоз и пр., а крупные личинки сем. коромысл (*Aeschnidae*) нападают даже на головастиков и иногда на мальков рыб. В свою очередь, личинки стрекоз служат пищей рыб, чем приносят пользу. Существенный вред стрекозы могут приносить птицеводству, способствуя распространению опасного заболевания птиц – простогонимоза.

Известно свыше 4500 видов, особенно обильных в тропиках; в странах бывшего СССР обитает более 170 видов. Делятся на 3 подотряда:

– равнокрылые (*Zygoptera*) обычно небольших размеров, с поперечной головой и одинаковыми крыльями, личинки с тремя хвостовыми удлинёнными жабрами, из которых боковые являются видоизменёнными церками, а

срединная гомологична хвостовому придатку щетинохвосток и поденок; пример – род люток (*Lestes*);

– неравнокрылые (*Anisoptera*) – более крупные, с громадными, часто соприкасающимися глазами и более широкими у основания задними крыльями, личинки дышат жабрами, смещенными в заднюю кишку (ректальные жабры); пример – пятнистая стрекоза и коромысла;

– своеобразные *Anisozygoptera*, обильные в мезозое, а ныне представленные единственным уцелевшим родом с 2 видами из Японии и Индии; совмещают признаки обоих вышеназванных подотрядов – взрослые имеют крылья, как у равнокрылых, а личинки сходны с неравнокрылыми.

8.5. Новокрылые насекомые (*Neoptera*)

Крылья с югальной областью, в покое плотно укладываются вдоль тела, придавая ему компактность и обтекаемость; лишь иногда способность складывать крылья утрачена, что уже является вторичным свойством. Брюшко с церками или без них, непарного хвостового придатка нет. Превращение неполное или полное, личинки наземные, реже водные. Приобретение способности складывать крылья явилось исключительно важным, коренным преобразованием крылатых; оно открыло перед ними новые возможности эволюционного развития с широким использованием условий среды и в целом стимулировало расцвет и дифференцировку их на многочисленные отряды.

Подразделяются по способу превращения на два отдела – с неполным (*Hemimetabola*) и полным (*Holometabola*) превращением, из которых каждый делится на 2-3 надотряда и множество отрядов.

Насекомые с неполным превращением, в свою очередь, подразделяются на 3 надотряда – ортоптероидных (*Orthopteroidea*) с 10 отрядами, гемиптероидных (*Hemipte-*

roidea) с 6 отрядами и плекоптероидных (*Plecopteroidea*) с единственным современным отрядом веснянок. К новокрылым относится подавляющее разнообразие рецентных видов насекомых, которое не рассматривается в рамках этого небольшого лекционного курса.

Тема для самостоятельного изучения

1. Основные систематические группы высших насекомых – отдел с полным превращением *Holometabola*. Надотряды – *Coleopteroidea*, *Neuropteroidea*, *Mecopteroidea*.

Контрольные вопросы

1. Варианты классификации насекомых. Современная классификация.
2. Система крылатых насекомых А.В. Мартынова.
3. Краткая характеристика подкласса первичнобескрылые насекомые (*Apterygota*).
4. Характеристика подкласса высшие, или крылатые насекомые (*Pterygota*).

ЛЕКЦИЯ 9. ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

План

- 9.1 Содержание экологии насекомых и ее значение
- 9.2 Понятие о биосфере
- 9.3 Среда обитания насекомых
- 9.4 Совместное действие факторов среды
- 9.5 Температура как фактор среды
- 9.6 Явление переохладения, холодостойкость насекомых
- 9.7 Влажность как фактор среды
- 9.8 Почва как среда обитания насекомых
- 9.9 Пища как фактор среды и влияние ее на насекомых
- 9.10 Экологические связи насекомых с растениями
- 9.11 Экологические связи насекомых между собой и с другими животными
- 9.12 Антропогенные факторы среды и их влияние на насекомых
- 9.13 Местообитание как экологическое явление
- 9.14 Основы биоценологии насекомых
- 9.15 Понятие о фауне

9.1. Содержание экологии насекомых и ее значение

Термин «экология» происходит от двух греческих слов: «ойкос» (экос) - жилище, или убежище и «логос» – наука. Этот термин был введен в науку в 1866 г. Эрнстом Геккелем, который вкладывал в него такое содержание: «отношение животного к среде органической и неорганической, его окружающей, в частности, его дружественные или враждебные отношения к тем животным или рас-

тениям, с которыми он входит в прямой контакт». В настоящее время взаимоотношение комплексов видов с внешней средой обозначают термином синэкология, или *биоэкология*. Раздел экологии, занимающийся взаимоотношениями отдельных видов с высшей средой, принято обозначать термином аутоэкология.

Задачами экологии насекомых является познание формирования их морфологических и физиологических особенностей образа жизни в зависимости от условий среды, изучение влияния среды на численность особей данного вида, на характер распределения их по территории и на формирование сообществ организмов, населяющих ту или иную территорию.

Экология находится в тесной связи со многими другими науками, так как она использует данные, полученные физиологами, биохимиками, генетиками, систематиками, анатомами, гистологами, морфологами, биогеографами, климатологами, почвоведом, гидробиологами.

Знание образа жизни вредных насекомых в различных условиях среды создает возможность профилактических мероприятий, препятствующих их размножению.

При определении очень многих агрономических мероприятий, таких, как сроки и методы вспашки, севооборота, поливы, подбор более устойчивых сортов и других, очень важное значение имеют экологические особенности вредных видов насекомых. Есть такие вредители сельского хозяйства, которые могут быть искоренены почти полностью рациональными приемами агротехники. Экология помогает определить не только способы, но и наилучшие сроки и места проведения тех или иных защитных мероприятий по борьбе с вредными насекомыми. Без знания экологии вредителей и их паразитов, хищников и возбудителей заболеваний не могут быть применены биоло-

гические методы борьбы с вредителями, основные на использовании антагонистических организмов.

9.2. Понятие о биосфере

Насекомые, как и другие организмы, населяющие нашу планету, обитают в оболочке Земли, называемой биосферой. Понятие о биосфере было введено австрийским ученым Э. Зюссом в 1875 г. Позже стройное учение о биосфере было развито русским ученым В. И. Вернадским, положившим начало ее геохимическому изучению. Биосфера – земная оболочка, занятая совокупностью организмов, населяющих Землю.

Эта оболочка включает:

- нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы), так называемую тропосферу, где активная жизнь может существовать до высоты 10–15 км; перенос покоящихся зачатков (*пропагул*) происходит до высоты свыше 20 км, т. е. уже в стратосфере;

- всю водную оболочку (гидросферу), в которой жизнь проникает до наибольших глубин Мирового океана, превышающих 11 км;

- верхнюю часть твердой оболочки (литосферы) – кору выветривания, имеющую мощность обычно 30–60, иногда 100–200 м и более. Корой выветривания называют совокупность геологических отложений, образованных продуктами разложения (окисления, гидратации и гидролиза) и выщелачивания горных пород различного состава, оставшуюся на месте ее возникновения или перемещенную на небольшое расстояние, но не утратившую связь с материнской породой. За пределами коры выветривания жизнь может быть обнаружена лишь в отдельных случаях. Так на глубине более 4500 м в нефтеносных водах были найдены микроорганизмы. Если

включить в биосферу и слои атмосферы, в которых возможен перенос покоящихся зачатков организмов, то ее пределы по вертикали составят 25–40 км.

Под биосферой лежит область осадочных пород, достигающая предельной мощности 5–6 км, но не образующая сплошного покрова. Эта область была названа стратисферой.

Стратисфера создана биосферой, поскольку в образовании осадочных пород огромную роль играют организмы. Эти породы возникают в водной оболочке Земли – гидросфере. Таким образом, главными агентами, создающими стратисферу, являются организмы, вода и ветер, перерабатывающий и перемещающий осадочные породы после их поднятия над уровнем воды. В пределах биосферы существуют области, в которых активная жизнь невозможна. Так, в верхних слоях тропосферы, а также в наиболее холодных и жарких районах земного шара организмы могут существовать лишь в покоящемся состоянии. Совокупность этих областей биосферы называется парабиосферой. Но и в тех областях биосферы, в которых организмы могут существовать в активном состоянии, жизнь распределена неравномерно. Непрерывный слой живого вещества, как его называл В. И. Вернадский, занимает водную толщу и узкой полосой простирается по границе литосферы и тропосферы, где он включает почву и подпочву с находящимися в них корнями растений, грибами, микроорганизмами и почвенными животными, и приземную часть тропосферы, в которой располагаются надземные части растений и переносится основная масса их пыльцы, спор и семян. Этот слой В. Б. Сочава назвал фитосферой, а Е. М. Лавренко – *фитогеосферой*, так как в нем основными накопителями энергии являются растения. Мощность фитосферы велика только в области океанов, где она достигает несколько более 11 км, на суше она

измеряется метрами или десятками метров, лишь в отдельных небольших по размерам регионах возрастая до 100–150 м. При этом в литосфере и гидросфере, а также на границах с тропосферой, организмы осуществляют весь цикл развития, в то время как в тропосфере, в отрыве от жидкой и твердой оболочек, живые существа могут находиться лишь временно, так как некоторые функции, например размножение, не могут быть здесь осуществлены. Тропосфера представляет среду, в которой совершается передвижение организмов, нередко при помощи специально приспособленных для этого зачатков.

Для биосферы характерно не только присутствие живого вещества. По Дж. Хатчинсону, она обладает также следующими тремя особенностями: во-первых, в ней в значительных количествах содержится жидкая вода; во-вторых, на нее падает мощный поток энергии солнечных лучей; в-третьих, в биосфере находятся поверхности раздела между веществами, находящимися в трех фазах – твердой, жидкой и газообразной. В связи с этим для биосферы характерен непрерывный круговорот вещества и энергии, в котором активнейшую роль играют организмы.

Хотя точные подсчеты количества живого вещества в биосфере отсутствуют, но примерный порядок его величин известен. Биомасса растений заметно превышает биомассу животных и составляет по одним данным 10¹⁹ г, по другим – 10¹⁹–10²¹ г, в то время как биомасса животных по одним данным равна примерно 10¹⁶ г, по другим – меньше биомассы растений на 4–5 порядков.

Роль различных групп организмов в создании и переработке продукции различна. Выделяют три основные группы организмов: продуценты – зеленые растения, осуществляющие фотосинтез, и бактерии, осуществляющие хемосинтез, т. е. организмы, дающие первичную продукцию; консументы – организмы, потребляющие пер-

вичную или вторичную продукцию, т. е. потребляющие готовое органическое вещество и переводящие его в другие формы органического вещества (животные, паразитические растения и др.); редуценты (деструкторы) – организмы, живущие за счет мертвых органических веществ и разлагающие их до минеральных веществ (многие бактерии, грибы и простейшие животные).

В свою очередь, консументы подразделяются на три подгруппы: консументы первого порядка

- растительноядные организмы,
- фитофаги, потребители органического вещества, доставляемого растениями

- (в т.ч. огромное число насекомых – фитофагов);

- консументы второго порядка

- хищники и паразиты, питающиеся растительноядными организмами (также весьма распространенные у насекомых);

- консументы третьего порядка – хищники и паразиты, питающиеся хищными животными и паразитами (известны у насекомых);

- представители последних двух групп называются зоофагами (организмы, питающиеся насекомыми, называются энтомофагами). Это подразделение в известной степени условно: имеется значительное количество животных всеядных, эврифагов (или миксофагов), питающихся и растительной, и животной пищей.

Кроме того, животные, как указывает М. С. Гиляров, не только переводят органическое вещество из одного вида в другой, но и выделяют значительное количество минеральных или органических легкоминерализующихся веществ, т.е. являются не только консументами, но и в некоторой степени редуцентами.

9.3. Среда обитания насекомых

Средой для насекомых являются все неорганические и органические тела и климатические условия тех мест, в которых они обитают. Все разнообразные элементы среды принято разделять на биотические и абиотические. Биотическую среду составляет живое окружение – комплекс животных и растений; абиотической средой являются метеорологические и почвенные условия, последние обычно называют эдафическими. Различают также антропогенные, или антропические факторы – деятельность человека. Экологические факторы действуют на организмы по-разному – одна часть этих факторов создает для них необходимые условия существования, а другая часть не является необходимой для организмов.

Учитывая это, А. С. Мончадский подразделил все факторы на две основные группы:

1 Факторы, изменяющиеся закономерно, периодически. К ним относятся суточные и сезонные воздействия света, тепла, влаги, растительной пищи, а также взаимодействия особей одного и того же вида между собой. Это главным образом абиотические, гидро-эдафические (водно-почвенные) и частью биотические факторы. Их воздействие вызывает у организмов приспособительные реакции, нередко совершенные

2 Факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности. К их числу относятся такие воздействия, как влияние естественных врагов – паразитов, хищников и возбудителей болезней, а также деятельность человека. Это в основном биотические и антропические факторы. Вследствие слабой приспособленности к воздействию этих факторов или полного ее отсутствия роль их может сильно сказываться на условиях существования организмов и динамике их численности.

Виды по своим требованиям к среде неодинаковы и часто резко различаются друг от друга. Одни из них, например, более требовательны к теплу, т.е. являются теплолюбивыми, или *термофилами*, другие же относятся к холодолюбивым, или *криофилам*. Различают также влаголюбивых – *гигрофилов* и сухолюбивых – *ксерофилов*, обитателей растительного покрова – *фитофилов* и обитателей поверхности или толщи почвы – *геофилов* и т.д.

Потребность вида в тех или иных условиях окружающей среды называется экологическим стандартом, им определяется распределение видов по определенным участкам территории и отчасти их географическое распространение. Степень приспособленности насекомых к колебаниям отдельных элементов окружающей среды называют экологической пластичностью или экологической валентностью вида.

Виды, обладающие высокой экологической пластичностью, называют эврибионтными; виды требовательные к определенным условиям обитания – стенобионтными.

Большую экологическую пластичность по отношению к отдельным факторам внешней среды обозначают соответствующим термином с прибавлением в начале слова частицы эври-, малую пластичность – прибавлением в начале слова частицы *стено-* (по-гречески, соответственно, – широкий и узкий). По отношению к температуре, например, виды насекомых могут быть эвритермными или стенотермными. Малотребовательные к условиям освещения виды называются *эврифотобионтами*, другие виды, наоборот, являются *стенофотобионтами* и т.п.

При определении влияния отдельных факторов среды на насекомых различают следующие основные градации в силе раздражений: минимум, ниже которого данная фаза развития существовать не может, пессимум, когда

насекомое хотя и не погибает, но находится в угнетенном состоянии, оптимум – обеспечивающий наиболее благоприятные условия жизни, и максимум, выше которого насекомое погибает.

9.4. Совместное действие факторов среды

Все факторы среды находятся во взаимодействии друг с другом и действуют на насекомое не изолированно, а как единое целое, точно так же, как и насекомые оказывают влияние на весь комплекс окружающей среды. Общий комплекс взаимосвязанных условий среды называется голоценным фактором, или фактором единства. Весь комплекс факторов внешней среды – биотических и абиотических, при всем многообразии их действия на популяции того или иного вида, в настоящее время обычно называют экосистемой этого вида.

На каждую популяцию воздействуют самые разнообразные факторы, насекомые являются, как правило, подвижными животными, поэтому численность популяции зависит от скорости размножения, способности к выживанию в различных условиях и от способности к миграции. Численность популяции в результате есть величина непостоянная, и если бы можно было выделить вклад каждого фактора в наблюдаемые изменения, можно, вероятно, было бы гораздо точнее сосредоточить внимание на исследовании стадий, определяющих изменение плотности популяции и их стабильность. А затем строить на этом, например, методы борьбы с вредителями.

Анализ ключевых факторов основан на использовании k -значений, которые отражают среднюю силу воздействия различных факторов смертности, указывая, какой ключевой фактор вызывает изменение популяции и какие факторы скорее регулируют, а не

просто определяют численность. Анализ выживания насекомых определенного вида на разных стадиях развития может быть представлен как таблица выживания.

9.5. Температура как фактор среды

Хотя все абиотические и биотические факторы внешней среды влияют на насекомых комплексно, но влияние отдельных факторов в этом комплексе не равноценно. Из абиотических факторов большое значение для насекомых имеют температура, влажность, осадки, свет и ветер. Так как насекомые являются пойкилотермными животными, и температура их тела в очень большой степени зависит от температуры окружающей среды, поэтому влияние температурного фактора среды в жизни насекомых имеет очень большое значение. Температура тела насекомого и его состояние закономерно изменяются при изменении внешних температур. Активная жизнедеятельность насекомого возможна лишь в пределах определенного диапазона температур, который у разных видов может быть различным.

Развитие насекомого может протекать лишь в пределах определенных температурных границ – верхней и нижней. Эти границы называются *верхним и нижним порогами развития*. Температуры, лежащие выше нижнего порога развития и не выходящие за пределы верхнего порога, получили названия *эффективных температур*. Определение суммы эффективных температур (C) невозможно без знания нижнего порога развития (t_1). Если наблюдаемая температура среды (t) равна, напр., 25 градусов, нижний порог = 10 градусам, то их разница – $t - t_1 = 15^{\circ}C$ – это сумма эффективной температуры. Сумма тепла, необходимая для развития каждого вида может быть определена путем перемножения эффективной темпера-

туры на продолжительность развития в днях (п) Таким обр., $C = (t - t_1) n$

Приспособление насекомых к температуре среды часто выражается в их перемещении. В странах с умеренным и холодным климатом большинство насекомых залегает в зимнюю спячку в более защищенные от морозов места, например, под чешуйки коры деревьев, в опавшую с деревьев листву, почвенные насекомые уходят в более глубокие непромерзающие слои почвы. При температурах среды, превышающих оптимальные, многие насекомые перемещаются в более прохладные, сильно затемненные места, например, в пустынных местностях в часы сильного нагрева почвы многие насекомые забираются на растения или зарываются в песок на глубину, где находятся влажные, менее нагреваемые слои. По предложению Вильямса, температура, привлекающая большинство особей в популяциях получила название термического преферендума.

Несмотря на пойкилотермность, многие насекомые могут регулировать температуру своего тела. Это происходит за счет образования эндогенного тепла, формируемого при повышении обмена веществ. Это возможно несколькими способами, одним из которых является усиление дыхания. Так, например, жуки-скарабей при передвижении по поверхности почвы поддерживают устойчивую температуру тела, несколько превышающую температуру окружающей среды, а перед взлетом происходит быстрое эндогенное разогревание до 35–40°C за счет повышения частоты дыхательных движений. Вторым является разогрев тела с помощью мускульного теплообразования, которое широко распространено у ночных бабочек и перепончатокрылых. Необходимая для взлета температура достигается у них дрожанием крыльев, переходящим затем в активные взмахи. Скорость согревания

зависит от температуры среды, но во всех случаях вибрация крыльев повышает температуру тела, а это, в свою очередь, усиливает частоту движения крыльев, что быстро доводит температуру тела до «стартового» уровня, составляющего 37–39°C. В дальнейшем эта температура удерживается на все время активного полета. У одиночных пчел известна реакция на изменение температуры, не связанное с активным движением крыльев, разогрев тела происходит за счет увеличения потребления кислорода при снижении температуры. У общественных насекомых, особенно это выражено у медоносных пчел, температура внутри гнезда поддерживается на постоянном уровне за счет непрерывного движения большого количества особей и трепетания их крыльев. В развитых гнездах шмелей и общественных ос рабочие особи могут разогреваться на ячейках с личинками и куколками расплода, выделяющими тепло при активном питании.

При перегревании тела насекомые, как правило, уходят в укрытия, те же, которые не могут это сделать, например, стрекозы, принимают такое положение тела относительно солнца, которое позволяет подставлять под лучи минимальную площадь поверхности тела. У некоторых насекомых, например, у некоторых тропических совок, наблюдается повышение испарения жидкости через дыхальца и ряд специальных отверстий в кутикуле на груди.

В динамике численности и распространении насекомых очень большое значение имеют холодостойкость, или способность переживать воздействие пониженных температур. Она не является величиной постоянной для одного и того же вида и в сильной степени изменяется в зависимости от его физиологического состояния и биохимических особенностей. С другой стороны, разные виды обладают различной холодостойкостью; одни из них,

особенно виды из более теплого климата, гибнут при сравнительно незначительных опусканиях температуры ниже 0°C, другие же способны выдерживать значительное охлаждение до – 30–50 и даже до – 80°C. Объясняется это тем, что у многих насекомых гибель наступает вскоре после начала кристаллизации воды в их теле, по достижении критической точки, или точки максимального переохлаждения, тогда как у многих других видов имеется способность к глубокому охлаждению, при котором они выдерживают воздействие температур, лежащих значительно ниже критической точки. Разные фазы развития насекомых обладают резко отличающейся холодостойкостью.

Значительно большая холодостойкость свойственна тем фазам, которые уходят на зимовку. Но даже зимующие фазы развития с умеренным и холодным климатом сильно отличающейся холодостойкостью в зависимости от физиологического состояния насекомого, от подготовленности его к зимней спячке. Насекомые, не прошедшие подготовительного периода к зимовке, не могут выдерживать такие низкие температуры, как во время естественной зимовки. Подготовка к зимовке выражается, прежде всего, в уменьшении общего количества воды в тканях тела и полостных жидкостях, что приводит к концентрации растворов находящихся в них веществ и, особенно, к уменьшению содержания так называемой свободной, не связанной коллоидами влаги. Коллоидно-связанная вода плотнее свободной воды, она резко отличается от нее по своим свойствам, и превращается в лед при значительно более низких температурах. Помимо роли связанной воды существенное значение в повышении холодостойкости приписывается также и интермицеллярной воде, которая заполняет ультрамикроскопические капиллярные пространства в протоплазме. Интермицел-

лярная вода, как и связанная, обладает большой способностью к переохлаждению в силу физических причин. Известно, что помещенная в капилляры обыкновенная вода может быть тем сильнее переохлаждена, чем меньше диаметр капилляров. Очень большое значение для холодостойкости насекомых имеют также темпы их охлаждения, чем меньше скорость охлаждения, тем выше холодостойкость.

Большую роль у насекомых в перенесении низких температур играет глицерин, также выступающий в качестве антифриза. У зимующих стадий ряда видов накопление в тканях и гемолимфе этого вещества снижает точку переохлаждения до $-26-37^{\circ}\text{C}$ и даже ниже. При этом во внеклеточной жидкости образуются мелкие кристаллы льда с медленно растущими пористыми отростками и свободно циркулирующей между ними жидкостью. Кристаллы льда внутри клеток образуются лишь при крайне низких температурах (порядка -60°C). Кроме того, глицерин, проникая в клетки, нормализует осмотическое давление. Накопление глицерина имеет хорошо выраженный сезонный характер: он отсутствует в тканях летом и в значительных количествах накапливается к зиме – у некоторых муравьев до 10%, а у ос даже до 30%. В опытах с муравьями было показано и прямое влияние температуры: при переносе зимующих муравьев в теплую комнату ($+20-+25^{\circ}\text{C}$) глицерин исчезал, а при возвращении в холодную (до -5°C) вновь накапливался.

У некоторых насекомых, адаптация к низким температурам происходит за счет усиленного опущения тела, как например, у шмелей, что позволяет им затрачивать меньше энергии на разогрев тела и активно существовать в условиях тундр и высокогорий. У дневных бабочек разогрев происходит за счет широких крыльев, которые как солнечные батареи активно аккумулируют тепло и

разогревают тело за счет циркуляции гемолимфы. Этому также способствует и окраска крыльев, способная поглощать лучи либо инфракрасного спектра, либо ультрафиолетового.

9.6. Явление переохлаждения, холодостойкость насекомых

Большое значение для выживания насекомых при их сильном охлаждении имеет явление переохлаждения, открытое П. И. Бахметьевым. При переохлаждении соки тела сохраняются в жидком состоянии при температурах, типичных для замерзания жидкостей. Бахметьев показал, что при достижении некоторого температурного предела, критической температурной точки, или критической температуры, до которой соки тела насекомого могут переохлаждаться без образования кристаллов льда, происходит освобождение скрытой теплоты тела, и температура насекомого быстро повышается почти до 0°C. После этого начинается уже замерзание соков тела, и когда температура снова снижается примерно до того уровня, при котором происходило освобождение скрытого тепла, наступает смерть насекомого. Температурная зона, лежащая между критической температурной точкой и температурной точки гибели насекомого называется *зоной анабиоза*. Состояние анабиоза характеризуется замедлением обмена веществ. Степень холодостойкости насекомых связана со степенью их возможного переохлаждения. Она, в свою очередь, зависит от физиологической подготовленности к холодному периоду года. Есть, однако, теплолюбивые насекомые, погибающие без переохлаждения даже при низких положительных температурах. Большинство насекомых погибает уже в самом начале выпадения кристаллов льда в соках тела насекомого - гораздо раньше вторичного по-

нижения температуры тела до точки максимального переохлаждения. С другой стороны, известны и случаи оживления после практически полного замерзания соков тела, до температуры около -200°C .

Необходимо, однако, помнить, что хотя насекомые и считаются пойкилотермными животными, в известных пределах у них возможна саморегуляция температуры тела, путем видоизменений обмена веществ. Кроме того, об особенности поведения, прежде всего, способность отыскивания строительства специальных убежищ для зимовки, позволяет насекомым избежать негативных природных воздействий.

9.7. Влажность как фактор среды

По имеющимся сведениям, содержание воды в теле насекомого составляет от 46 до 92 %. Она необходима в качестве растворителя для пищеварения, циркуляции питательных веществ, выноса экскретов, для регуляции осмотического давления, а также регуляции теплообмена. Вода удаляется из организма при дыхании, испарении с поверхности тела, при экскреции посредством мальпигиевых сосудов и некоторыми другими способами. Поступает вода в тело насекомых при питании. В условиях более высокой влажности среды торможение осуществляется слабее, чем при низкой влажности. Удержание в организме влаги требует специальных механизмов: морфологических, физиологических и экологических. К числу первых относятся водонепроницаемая эпикутикула, восковой налет, особое строение дыхания, образование кокона и др.

Физиологические механизмы – это отсасывание воды из пищеварительных остатков задней кишкой, поглощение влаги покровами, поступление влаги с пищей. Так при дефиците влаги насекомые выбирают для питания

наиболее сочные корма. Экологические приспособления проявляются в перемене местообитаний – вертикальных миграций в почве, перемещения в пониженные сырые места наземных форм. Целям регуляции водного обмена служат и некоторые случаи сезонного диморфизма. Существуют и поведенческие механизмы регуляции водного режима. Известно, например, что цикады-пенницы, образующие слюноподобную пенистую массу, во влажном климате развиваются открыто на стеблях растений, в сухих же местностях во влагищах листьев.

Отчасти условиями влажности объясняется и большая активность ночных и сумеречных насекомых в соответствующее время суток. Например, кровососущие комары семейства *Culicidae* во влажных затененных лесах активны и днем, а голодные самки весной и осенью, когда влажность воздуха выше, чем летом, питаются в любое время суток. Летняя спячка и сезонная диапауза, в которую впадают все особи популяции в определенный период, также во многих случаях объясняются приспособлением насекомых к условиям малой влажности. Усиленное выделение медвяной росы также рассматривается как приспособление к жизни в условиях недостаточной влажности воздуха.

По степени требования к влажности среды насекомые неоднородны, и среди них можно различить три группы видов: крайне влаголюбивых, *гигрофилов*; средне влаголюбивых, *мезофилов*; и сухолюбивых, *ксерофилов*. Может наблюдаться и такое положение, когда в одних фазах развития насекомое является ксерофилом, а в других – гигрофилом, мезофилом.

Осадки и влажность влияют на темпы смертности, плодовитость, сроки онтогенеза насекомых, на их подвижность, распределение по биотопам, образование сообществ, географическое распространение.

Заболевание и гибель насекомых могут происходить и при несоответствующем количестве влаги в питающих растениях. Многие тли, например, листовая яблоневая или акациевая при питании на листьях с малым содержанием влаги погибают. Косвенное влияние осадки влажность оказывают также, благоприятствуя развитию или угнетая развитие паразитов и хищных насекомых. Дожди, например, препятствуют деятельности насекомоядных птиц; Высокая влажность среды благоприятна для размножения паразитирующих на насекомых, клещей, и т. д.

Действие влажности на насекомых тесно связано с другими факторами, особенно с температурой. Так при отклонении температуры от оптимальной для данного вида и данной фазы насекомого, влажность обычно влияет отрицательно.

При высокой температуре высокая влажность препятствует теплорегуляции, а при низких может снижать их холодостойкость. В ряде случаев влажность может влиять на выживаемость насекомых даже при достаточно высоких температурах, например, смертность зимующих в почве гусениц яблонной плодожорки и куколок озимой совки увеличивается при высоком увлажнении почвы даже без ее промерзания, тогда как в сухой почве они способны переживать даже отрицательные температуры.

9.8. Почва как среда обитания насекомых

Почва сыграла важную роль в эволюции насекомых как промежуточная между водной и воздушной средой. Вместе с тем, почва это место обитания или поверхность передвижения многих современных видов. Ряд видов насекомых практически не покидают почвы. Это, прежде всего, первичнобескрылые. Из высших насекомых почти постоянно находятся в почве, например, термиты или

медведки. Ряд видов вторично приспособились к постоянному обитанию в почве.

Это, например, корневые тли. Многие насекомые проводят в почве личиночный, а часто и куколочный период. Среди них многие виды жужелиц, чернотелок, пластинчатоусых, листоедов, ряд усачей, долгоносиков, муравьиных львов, долгоножек, слепней, пчелиных и др. Многие виды только окукливаются в почве или зимуют в ней. Весь комплекс организмов, находящихся в почве, называют *эдафоном*, а факторы почвы – эдафическими (от греческого слова *эдафос* – почва).

Насекомые, обитающие на поверхности почвы, называются *герпетобионтами* или *напочвенными*.

Все насекомые – герпетобионты относятся к разряду мезофауны, т. е. обладают средними размерами. Свойства почвы определяют видовой состав и численность обитающих в ней или на ней насекомых, сами же насекомые в результате жизнедеятельности также оказывают на почву большое воздействие.

Взаимоотношений насекомых с почвой, их разделяют на (*геобионтов*, постоянных обитателей почвы, *геофилов*, обитающих в почве только в одной своей фазе, и *геоксенов*, временно посещающих почву.)

Важнейшим постоянством почвы является механический состав, определяющий режим влажности, температуру и аэрацию. Например, к песчаным почвам приурочен специфический комплекс насекомых – *псаммобионтов*, обладающих рядом специфических морфологических приспособлений. Многие виды не выдерживают структурных изменений почвы, связанных с ее обработкой и заселяют только ценные и залежные участки.

9.9. Пища как фактор среды и влияние ее на насекомых

Важнейшую роль в жизни насекомых играют их взаимоотношения с различными живыми организмами – животными и растениями. Все они являются биотическими факторами среды. Важнейшим их аспектом являются пищевые связи насекомых.

Пища необходима насекомым для увеличения размера их тела при онтогенезе, для развития их половых продуктов и для восполнения энергетических затрат при их жизнедеятельности. Пища оказывает прямое или косвенное воздействие на плодовитость насекомых, быстроту развития, подвижность, диапаузу, темпы смертности насекомых, на характер их группировок, на их географическое распространение, на строение их органов и величину тела. У многих кровососущих двукрылых обнаружено особое явление, получившее название гонотрофического цикла, суть которого в том, что развитие яиц зависит от питания самок. На плодовитость насекомых может влиять не только питание имаго, но и питание личинок самок.

Зависимость продолжительности развития насекомых от количества и качества пищи также с несомненностью установлена для многих видов. Недостаток пищи обычно задерживает развитие насекомых. Известны, однако, случаи ускорения индивидуального развития при недостатке пищи. Так у гусениц бабочек последнего возраста он обычно стимулирует их преждевременное окукливания.

Обилие подходящей пищи, если другие факторы среды не оказывают заметного угнетающего влияния, благоприятствуют массовому размножению насекомых.

Качество пищи даже у многоядных видов отражается на их жизнеспособности. Снижение его может влиять на сезонный цикл развития насекомых. Световой порог их

активной жизни при оптимальной температуре при этом сдвигается в сторону укорачивания светового дня.

Поиски необходимой или наиболее подходящей пищи заставляют насекомых распределяться на территории, в соответствии с распределением кормовых ресурсов и занимать в биотопах различные экологические ниши. Растения привлекают определенные виды питающихся ими насекомых, а те – своих паразитов и хищников. Навоз, разлагающиеся растительные вещества, трупы животных и т.д. имеют свою специфическую фауну насекомых. Трофические связи могут обуславливать не только их большие перемещения, но и быть основной причиной миграций за пределы биотопа, в котором они обитали. Иногда переселения насекомых, связанные с питанием, носят правильный сезонный характер, особенно четко это выражено у многих тлей. Питание личинок может определять пол или касту полиморфных насекомых. Хорошо известна зависимость физиологического развития имаго от принимаемой пищи у пчел, когда из личинки выкармливаемой пергой (смесью нектара и пыльцы растений) вырастает рабочая пчела-самка с недоразвитой половой системой, а из личинки, выкармливаемой «маточным молочком» вырастает плодовитая самка.

По характеру питания насекомых разделяют на монофагов, питающихся однородной пищей, и полифагов – многоядных, способных питаться разнородной пищей. Многоядность насекомых в большинстве случаев ограничена. При большой ограниченности в выборе, например, когда насекомые питаются на растениях одного ботанического семейства, их называют *олигофагами*. Полифагов, способных питаться растительной пищей, называют *фитофагами*, питающихся только животной пищей – *зоофагами*, питающихся разлагающимися растительными веществами – сапрофагами, питающихся навозом –

копрофагами. Между *зоофагией*, *фитофагией*, *сапрофагией* и *копрофагией* у некоторых насекомых нет четкого разграничения. Факторами, определяющими пищевую специализацию и избирательную способность по отношению к характеру пищи являются особенности метаболизма разных видов и стадий развития насекомых, потребность их к качественному составу жиров, белков, углеводов, наличию определенных минеральных веществ, воды, а также определенных витаминов.

Зачастую, что особенно характерно для насекомых с полным превращением (*Holometabola*), пищевая специализация имаго и личинок сильно отличаются. Например, гусеницы большинства чешуекрылых являются фитофагами, тогда как имаго являются *антофилами*, либо не питаются вовсе. Личинки большинства ос являются хищниками, поедая мертвых или парализованных жертв (как правило, насекомые и их личинки или паукообразные), тогда как имаго ос питаются цветочным нектаром, соком растений или сладкими выделениями тлей. Причем пища имаго не только не усваивается личинками ос, но и способна вызывать их гибель, как, например, у пчелиного волка. Имаго филанта, отлавливая медоносных пчел для выкармливания личинок, обязательно предварительно высасывают весь нектар, собранный жертвой, поскольку его присутствие в пчеле вызывает гибель личинки.

Зависимость строения насекомых от характера принимаемой ими пищи проявляется, прежде всего, в строении их ротового аппарата. Ротовой аппарат может быть приспособлен для употребления твердой пищи (грызущий тип) или жидкой (сосущий, колюще-сосущий, режуще-сосущий, лижущий типы). В связи со способом добывания пищи специализируется и мускулатура, жевательная либо глоточная, видоизменяется и пищеварительный тракт. У плотоядных насекомых длина кишечника

относительно короче, чем у растительоядных видов. Наиболее длинный кишечник характерен для насекомых копрофагов. В зависимости от необходимости отыскать подходящую пищу находится иногда и подвижность насекомых. Особенно это характерно для личинок, форма тела которых и развитость ног зависят от типа и способа питания. Например личинки, обитающие внутри пищевого субстрата (зерновки, многие долгоносики, мухи, наездники), или личинки, выкармливаемые взрослыми особями (пчелы, осы, муравьи), у которых необходимость разыскивать пищу отсутствует, они не имеют ног и практически не способны к самостоятельному передвижению. С другой стороны, хищные личинки, вынужденные самостоятельно охотиться на более или менее подвижную добычу, имеют хорошо развитые ходильные конечности и способны активно передвигаться (бегать или плавать) в поисках добычи. Таковы личинки жуужелиц, стафилинов, плавунцов, коровок, златоглазок.

9.10. Экологические связи насекомых с растениями

Экологические связи насекомых с растениями выражаются, в основном, в питании за счет различных частей растений, косвенно также в питании за счет животных-фитофагов и в паразитизме, а в редких случаях в хищничестве некоторых растительных организмов на насекомых. Во многих случаях растения используются насекомыми в качестве убежища от неблагоприятных метеорологических условий, или укрытия от их естественных врагов. Некоторые насекомые могут расселяться по территории с семенами и опавшими частями растений. Известны случаи симбиоза насекомых с одноклеточными

грибами и бактериями, живущими в полости тела насекомых.

Значение насекомых для растений определяется питанием на них насекомых, влиянием насекомых на численность и жизнеспособность других растительных животных, переносом насекомыми возбудителей заболеваний растений, влиянием насекомых на почвенные процессы. Некоторые растительные организмы, в свою очередь, развиваются непосредственно на насекомых, таковы в частности энтомофторовые и некоторые одноклеточные грибы. Многие бактерии также развиваются за счет насекомых. Есть и высшие насекомоядные растения, способные усваивать белковые вещества. Насекомые помогают расселению растений по территории. Растения и насекомые взаимно обуславливают географическое распространение. Питание насекомых на растениях далеко не во всех случаях относится к антагонистическим отношениям, особенно велико положительное взаимное значение питания насекомых-опылителей, в этом случае создаются симбиотические связи.

Основной вред причиняется насекомыми растениям при их питании, однако, он может происходить и в результате поражения тканей растений яйцекладками самок. Крупные хлопковые цикады приводят в отдельные годы к массовому усыханию вершин растений, перерезая при яйцекладке проводящие сосудистые пучки стеблей. При питании чаще всего совершается перенос возбудителей заболеваний насекомыми. Особенно часто переносится ряд опасных вирусных болезней. Насекомые могут способствовать также заболеванию растений грибными и бактериальными болезнями. Согласно учению академика Е. Н. Павловского, существуют природные очаги трансмиссивных заболеваний. Такими очагами являются места с исторически сложившимся комплексом возбу-

дителей заболеваний, их переносчиков и заражаемых хозяев. Все эти компоненты биоценозов взаимно приспособлены друг к другу, они имеют синхронное развитие, хозяева и переносчики имеют соответствующую подвижность и численность, обеспечивающие постоянные контакты. Примерами заболеваний насекомых грибными болезнями могут служить эпизоотии, вызываемые энтомофторовыми грибами, из важнейших вредителей ими поражаются личинки люцернового листового долгоносика, гусеницы златогузки саранчовые, свекловичный долгоносик. Не меньшее значение имеют бактериальные заболевания насекомых.

В некоторых случаях повреждение растений не связано с питанием на нем насекомых, например, пчелы рода *Megachila* строят гнезда в готовых полостях тростника, ежевики и ряда других растений с мягкой сердцевинной стебля, выгрызая и вычищая ее. При этом ячейки внутри трубчатой полости они изготавливают из кусочков листьев некоторых растений, вырезая идеально правильные овалы и круги с краю листовой пластинки и изготавливая из них стенки и дно ячеек. За подобную деятельность их называют пчелы-листорезы.

В качестве примера насекомоядных растений можно назвать болотное растение росянку, улавливающее насекомых клейкими выделениями многочисленных желез листа, эти выделения содержат пищеварительные ферменты; водное растение пузырчатку, охотящуюся на водных насекомых, а также большое количество тропических растений, основными из которых можно назвать венерину мухоловку и различные виды непентесов. Как у насекомых по отношению к болезнетворным растительным организмам, так и у растений по отношению к нападению вредящих им насекомых, а также предаваемых ими заболеваний, должны вырабатываться защитные приспособ-

собительные реакции. Так у насекомых вырабатывается фагоцитоз к некоторым болезнетворным микроорганизмам. Фагоциты служат для уничтожения инородных органических тел. У некоторых насекомых выявлена секреция бактерицидных веществ. Подобно высшим животным, насекомые обладают гуморальной реакцией – способностью крови вырабатывать антитела, вступающие в реакцию с проникающими в кровь чуждыми белками (антигенами) и их обеззараживающие. Перитрофическая мембрана средней кишки, образуемая у многих насекомых из выделений кишечника, непроницаема для многих бактерий, поглощаемых вместе с пищей.

С другой стороны, некоторые анатомические черты растений, такие, как толщина кутикулы, опушенность, некоторые физиологические признаки являются адаптациями по отношению к поедающим их насекомым. В последнее время установлено, что у растений, подвергшихся нападению листогрызущих насекомых, энергия дыхания резко увеличивается, а это обеспечивает ускорение восстановительных процессов. Регенерационная способность растений обеспечивающая, более или менее быстрое восстановление объеденных насекомыми листьев, ветвей и корней, несомненно, является защитной реакцией. Для избежания нападения вредных насекомых на растения может иметь значение быстрота созревания. На насекомых оказывают отпугивающее действие фитонциды, выделяемые растениями. Так, например, смешанные посевы вики и чеснока, лука или конопли, меньше страдают от акациевой огневки.

Эволюция цветковых растений и насекомых привела к созданию энтомофилии – опылению цветков насекомыми. Так возникли образование нектара у растений и аромат цветков, привлекающие насекомых, а также строение цветков, удобное для опыления насекомыми, и ле-

пестки цветков, окрашенные в цвета, видимые насекомыми. У насекомых в связи с их питанием нектаром и сбором пыльцы возникло соответствующее устройство хоботка, а у специфических опылителей – особенное строение задних ног и органов чувств. Классическим примером опылительной роли насекомых в жизни растений является завоз красного клевера в Австралию, где не удавалось получить семян этого растения до тех пор, пока туда не были завезены шмели, практически единственные насекомые, способные его опылять. Еще одним примером симбиоза является взаимодействие одного из видов бражников (*Sphingidae*) и лианы, произрастающей на Мадагаскаре. Цветки этой лианы имеют очень длинный венчик, что позволяет брать из них нектар и попутно опылять их лишь этому бражнику, хоботок которого достигает 30 см в длину. При этом гусеницы бражника являются монофагами и питаются листьями данной лианы.

Насекомых, не способных к опылению посещаемых ими цветков, называют *дистропными*, не имеющих специального поведения, необходимого для опыления цветков, но иногда переносящих на себе пыльцу с цветка на цветок, относят к *аллотропным*, специфических опылителей называют *эутропными*.

Полезные для растений и насекомых связи устанавливаются тогда, когда они обеспечивают более широкое расселение видов. Разнос семян и спор на поверхности тела животных носит название *эктозоохории*. С другой стороны, и растения помогают расселению насекомых. В опавшей осенью листве деревьев залегают на зимовку многие насекомые. Уносимые ветром листья могут содержать на себе и находящихся на них насекомых.

Насекомые причиняют растениям вред питанием, откладкой яиц, переносом грибных, бактериальных и вирусных болезней. Наиболее обычны и заметны повреж-

дения, вызванные питанием насекомых. Насекомые обычно специализированы на тех или иных органах, избирая для питания либо листья, либо плоды, древесину, корни и другие части растений. Повреждающие листья виды называются *филлофагами*, плоды – *карпофагами*, древесину – *ксилофагами*, корни – *ризофагами*.

Все типы повреждений можно разделить на две большие группы – повреждения без дополнительной подготовки растения (I) и повреждения с подготовкой растения вредителем для питания (II).

Группа I

1. Повреждения листьев и хвои

1.1 Грубое объедание – повреждение всего листа, без выбора;

1.2 Выборочное объедание – частичное использование субстрата в пищу (дырчатое прогрызание или перфорация, скелетирование);

1.3 Минирувание – образование ходов в пластинке листа живущей в нем личинкой;

1.4 Появление пятен в местах сосания;

1.5 Скручивание и гофрирование листьев.

2. Повреждение скелетных частей

2.1 Выедание ходов в древесине, лубе или коре;

2.2 Деформация стеблей, ветвей или побегов;

2.3 Отмирание верхушечного листа;

2.4 Подгрызание стебля у основания.

3. Повреждение корней

3.1 Объедание корней или их перегрызание;

3.2 Выедание ходов в корнях, корне - и клубнеплодах;

3.3 Выедание клубеньков на корнях бобовых.

4. Повреждение генеративных органов и почек

4.1 Наружное объедание почек;

4.2 Внутреннее выедание почек и бутонов;

4.3 Объедание цветков, завязей и семян (наружное и внутреннее);

4.4 Минирование плодов;

4.5 Наколы (трубковерты);

4.6 Сосание;

4.7 Повреждение семян при хранении или после посева.

Группа II

Листовые гнезда, трубки, комки (кравчики), галлы (листовые, стеблевые и корневые).

Методы защиты растений

Когда вредный вид достигает достаточно высокой плотности, начинает ощущаться наносимый им ущерб и естественно возникает необходимость сократить численность данного вредителя. Борьба с вредителями растений (сельскохозяйственных и лесных) осуществляется разнообразными методами и техническими средствами. Они рассчитаны на то, чтобы предупредить повреждения растений вредными организмами и уничтожить последних при массовом их появлении. Основной проблемой защиты растений является разработка различных методов борьбы с вредными насекомыми, болезнями сельскохозяйственных и лесных растений, кроме того, формирование системы мероприятий по защите, а также предотвращения и снижения уровня вредоносности этих видов. Поэтому основными задачами защиты растений как науки является нижеследующее:

1. проведение мероприятий по сокращению численности вредных насекомых и болезней у растений;
2. создание иммунитета у растений против заболеваний и повреждений, наносимых вредными насекомыми;
3. не допущение распространения карантинных заболеваний, вредных видов и сорняков;

4. уничтожение вредных насекомых различными способами;
5. сохранение и использование полезных насекомых против вредных видов;

Проявления ущерба, вызываемых вредными насекомыми могут быть самыми разнообразными. Наиболее заметным является дефолиация растительности, вызываемая насекомыми с грызущим ротовым аппаратом; такие насекомые лишают растения значительной части листвы или побегов; столь же тяжелые последствия может иметь потеря растением корней или повреждение любых его частей. Насекомые с сосущим ротовым аппаратом потребляют соки растений или содержимое растительных клеток; некоторые насекомые выделяют токсины, отравляющие растение, или переносят различные патогенные организмы от одного растения к другому. В некоторых случаях вред приносят откладка насекомыми яиц. Поэтому в настоящее время первой задачей прикладной энтомологии и защиты растений остается сокращение численности вредных видов насекомых (членистоногих вообще) до уровня, при котором устраняются или предотвращаются материальные потери.

Против вредителей сельхозкультур и лесных насаждений используются различные методы борьбы – это агротехнический, химический, механический, биофизический, биологический, генетический, эндокринологический методы .

Агротехнический способ борьбы заключается в проведении в основном агротехнических мероприятий в системы интегрированной борьбы против вредителей. т.е. установление правильного чередования выращиваемых культур, это особенно эффективно в отношении насекомых, личинки которых питаются на корневых частях растений, уничтожение сорняков – очистка почвы пар-

ванием, так как эти сорняки могут служить хозяевами насекомым, вредящим сельхозкультур, посев вокруг полей отвлекающих от основных культур растений, использование более стойких сортов против повреждений насекомыми и т.д. Таким обр., против ряда вредителей (совки, цикады, гессенская мушка, жуки-блшки рода *Diabrotica* и др.) могут оказаться полезными специальные методы агротехнического возделывания: очистка почвы парованием, чередование культур, определенное время посева или сбора урожая, а также использование резистентных (устойчивых) или толерантных к нападению насекомых сортов растений.

Для уничтожения насекомых нередко используются «прямые» методы борьбы. Простейшими из них являются *физические меры*, в том числе удаление насекомых с растений вручную или использование *механических приспособлений (механический способ борьбы)* для поимки или уничтожения насекомых. Вручную собирали крупных гусениц, вроде хлопковой, озимой совки, табачного или томатного (пятиточечного) бражников. Проведение подобных мероприятий возможно в связи с невысокой, как правило, численностью гусениц и их крупными размерами, облегчающими поиск. Гнезда личинок на деревьях могут быть срезаны и уничтожены (напр., американской белой бабочки). Для отлова мух, а также ночных бабочек вредных видов применяются разные типы ловушек с «лабиринтами». Вокруг стволов фруктовых деревьев привязывают пояса из ткани или бумаги, создавая места зимовки или окукливания для яблонной плодовой мушки; эти пояса регулярно осматривают и спрятавшихся там насекомых уничтожают. Чтобы помешать заползанию на деревья бескрылых самок бабочек или личинок, стволы обвязывают поясами из сетки, газа или клейких материалов. Против мигрирующих бескрылых насекомых,

вроде кобылок или клопов-наземников, приносящих ущерб полевым сельскохозяйственным культурам, широко использовались различные механические препятствия, например борозды в почве или барьеры из дерева или бумаги. Облучение инфракрасным светом применяется на мельницах и зерновых элеваторах. А в период жаркой летней погоды температуру в помещениях поднимают на несколько часов почти до 60 градусов, что убивает всех насекомых внутри здания. Для привлечения и уничтожения насекомых, особенно бабочек, пользуются световыми ловушками, хотя эффективность этого метода очень ограничена.

Химический способ борьбы. После второй мировой войны началось широкое использование синтетических инсектицидов для снижения ущерба причиняемого насекомыми сельскохозяйственным культурам и для предотвращения эпидемий болезней, передаваемых насекомыми. Одни препараты проникают внутрь тела насекомого легче, другие – труднее. Например, яды-фумиганты попадают в трахеи в форме газа. Органические растворители, например, масла, легко проникают через наружный покров, поэтому присутствие масла в смеси для опрыскивания обычно увеличивает токсичность последней. Повышение эффективности применения инсектицидов связано со многими проблемами. Во-первых, инсектицид необходимо применять строго в определенное время, иногда (как при борьбе с личинками комаров) в течение всего нескольких дней. Во-вторых, важны погодные условия в момент обработки, так как опрыскивание и опыливание не могут проводиться в дождь и при сильном ветре; иногда обработка не может выполняться при высоких температуре и влажности, так как при этих условиях возможны ожоги некоторых культур инсектицидами. Но некоторые инсектициды высокотоксичные для человека, другие могут

представлять потенциальную опасность, особенно для лиц, занятых их применением, что связано с возможностью попадания больших количеств инсектицида на кожу. Инсектициды следует применять осторожно также потому, что они могут причинять вред не только насекомому, но и его хозяину, а накопление инсектицидов в почве, воде и различных продуктах растительного и животного происхождения может привести к серьезным последствиям для человека и животных.

Поэтому углубление исследований по оценке влияния пестицидов на окружающую среду заставило постоянно совершенствовать ассортимент препаратов, выдвигая на одно из первых мест критерий их безопасности для полезных элементов биоценозов и для человека. В значительной степени удовлетворить эти требования смогли новые типы препаратов, создаваемые на основе биологически активных веществ, управляющих важнейшими процессами жизнедеятельности насекомых, и, в частности, синтетические аналоги гормонов насекомых, регулирующих метаморфоз, линьку, диапаузу, репродуктивное развитие и др. Этот способ называется эндокринологическим методом борьбы. Уже синтезированы многочисленные соединения, имитирующие активность ювенильных гормонов, линочного гормона, созданы ингибиторы синтеза хитина, найдены первые антигормональные препараты. На основе этих групп биологически активных веществ созданы и переданы в сельскохозяйственные и медицинские организации первые препаративные формы для использования в практической борьбе с вредными насекомыми. Механизм действия аналогов гормонов основывается на том, что в ходе онтогенеза насекомых титры гормонов не остаются постоянными и подвержены резким изменениям даже на протяжении одной фазы развития. Поэтому искусственное нарушение

нормальной динамики титра гормонов на разных этапах онтогенеза путем введения экзогенных гормональных факторов (можно и топикально) или антигормональных препаратов, приводит к резкому изменению последовательности и направленности ростовых и дифференционных процессов, таким образом, направляя развитие организма по тому или иному каналу или вызывая дисгормонию, в итоге можно привести к гибели организма. Но эффект от экзогормонального воздействия можно получить лишь в те моменты, когда титр собственного гормона снижен до порогового уровня, а от введения антигормонального препарата, - наоборот, лишь при высоком уровне гормона, периоды повышенной чувствительности насекомых к отдельным гормональным препаратам чередуются с периодами практически полной нечувствительности к их действию. Эти периоды высокой чувствительности к аналогам гормонов (ювеноиды и др.) получили название «чувствительных», или «критических периодов». В каждой фазе развития критические периоды отличаются большей видоспецифичностью как по срокам наступления, так и по их продолжительности, что связано с видовыми особенностями динамики титра эндогенных гормонов, регулирующих процессы дифференциации и гистогенеза у разных объектов исследования.

Однако ни один из существующих методов не универсален, т.е. не пригоден для борьбы против всех вредителей растений, при любых условиях, в любое время и любом месте. Не существует также метода, применение которого избавило бы лесное хозяйство раз и навсегда от того или иного вредителя. Борьбы с вредителями только тогда может иметь успех, когда она ведется систематически всеми доступными методами и средствами. При этом тактика борьбы может меняться. Она зависит от видового состава вредителей, степени вреда, приносимого

отдельными видами, экологических и природных условий лесного массива.

Биологический метод борьбы

Существующие способы биологической борьбы можно разделить на 3 категории: *1. использование паразитов, паразитоидов или хищников насекомых; 2. использование патогенных организмов и 3. генетическая борьба.* Таким образом, термин «биологическая борьба» в более узком смысле подразумевает использование паразитов, паразитоидов, хищников и патогенных организмов в борьбе против вредных насекомых.

Возможность разведения и распространения естественных врагов для борьбы с вредными насекомыми волновало воображение энтомологов на протяжении многих лет. Но усилить естественно существующий уровень биологической регуляции численности вредного вида крайне сложно, и в тех случаях, когда нам не грозят значительные потери урожая, это неоправданно дорого. Поэтому, методы биологической борьбы носят главным образом превентивный, а не корректирующий характер.

Каждый вид, вероятно, имеет множество паразитов и хищников, сдерживающих его численность на его родине. Когда происходит случайный завоз вредителя в другую страну, он попадает туда, как правило, без своих паразитов. Освободившись от своих врагов, вредитель способен беспрепятственно размножиться на новом месте. Для того, чтобы успешно бороться с таким завезенным вредителем, следует установить, какие враги могут эффективно сокращать его численность до минимальных размеров. Наличие таких врагов может обеспечить постоянный контроль численности вредного насекомого и избавить от необходимости ежегодного проведения более дорогостоящих мероприятий. Обычно идеальный результат достигается редко. Наиболее выдающимся достижением

подобного рода можно считать проведение борьбы с завезенным в США австралийским желобчатым червецом путем ввоза и акклиматизации его паразита – австралийской божьей коровки родолии (*Rodolia cardinalis Muls.*).

Результаты многочисленных исследований показывают, что на успех или неудачу биологических методов может влиять большое число факторов. Числу таких факторов относятся экологические требования паразитов, их влияние друг на друга, специфичность в отношении хозяина, скорость роста популяции, характер распределения и многое другое. Для достижения высокой эффективности мероприятий необходимы также хорошо обученный персонал и большое количество специального оборудования, а также сбор паразитов или хищников за рубежом и доставка их в целостности и сохранности.

Наблюдаемые в природных условиях сильные вспышки грибковых и бактериальных болезней например, клопа-черепашки (*Eurygaster integriceps*) и других вредных насекомых позволяют энтомологам надеяться на возможность борьбы с этими насекомыми путем расспространения в их популяциях патогенных организмов. При рассмотрении грибных болезней насекомых можно привести успешный пример акклиматизации в субтропиках Кавказа гриба ашерсонии против цитрусовых белокрылки.

Новым методом считается генетическая борьба, начиная, с 50-х годов был испробован этот метод биологической борьбы. Этот метод включает в себе осуществление двух мероприятий: 1. Облучение, например, куколок мух гамма-лучами, с тем чтобы получить стерильных, но активных куколок и сексуально агрессивных самцов, и 2. массовое разведение и выпуск таких самцов в природные популяции вредителя. Другой подход к генетической борьбе связан с воздействием на механизм определения пола у

вредителя, так что в результате получается очень мало самок.

Таким образом, основными методами биологической борьбы с вредителями являются: *микробиологический метод, акклиматизации естественных врагов, сезонная колонизация энтомофагов и содействие местным энтомофагам.*

Близким к методу акклиматизации является *внутриареальное расселение* естественных врагов, т.е. их переселение в новые районы распространения вредителя, где данные естественные враги еще отсутствуют.

Сезонная колонизация состоит в искусственном разведении энтомофагов с последующим ежегодным их выпуском в начале развития вредителя; в дальнейшем этот энтомофаг самостоятельно развивается в течение сезона и подавляет вредителя. Примером может служить разведение и выпуск яйцеда – трихограммы (*Trichogramma evanescens* Westw.) из хальцидовых.

Содействие местным энтомофагам составляет важную задачу биологического метода. Местные энтомофаги являются обычными обитателями сельскохозяйственных угодий или прилегающих к ним участков и могут приносить существенную пользу, если их численность будет достаточной. Меры содействия местным энтомофагам могут быть весьма разнообразными. Например, посев медоносов и многолетних бобовых, посадка цветущих нектароносных кустарниковых создают благоприятные условия для дополнительного питания энтомофагов и повышения их плодовитости.

Существенное значение в сохранении энтомофагов и в удешевлении борьбы с вредителями может иметь ограничение или отказ от химической борьбы с вредителями, сильно зараженными энтомофагами; однако конкретные практические приемы такого сочетания химичес-

кой защиты с деятельностью энтомофагов разработаны недостаточно.

9.11. Экологические связи насекомых между собой и с другими животными

Взаимоотношения насекомых между собой и с другими животными биоценоза можно подразделить на следующие группы:

Симбиоз (мутуализм) – обоюдно полезное сожительство разных видов животных. Пример – взаимоотношения муравьев и тлей. В полости пищеварительной системы многих насекомых обнаружены симбиотические животные. Наиболее характерным примером подобного симбиоза могут служить термиты, питающиеся мертвой древесиной. Их особенностью, однако, является полное отсутствие ферментов ее утилизирующих, и жизнь и пищеварение термита невозможны без симбионтов простейших-жгутиконосцев, обитающих в средней кишке и разлагающих целлюлозу. Причем работают эти симбионты настолько эффективно, что термиты способны питаться практически чистой целлюлозой без каких-либо добавок в виде белка и витаминов. Молодые особи термитов такой флоры не имеют и не способны усваивать пищу без этих простейших. Особенностью взаимоотношений большинства видов социальных насекомых является трофоллаксис, т.е. обмен пищей, благодаря которому в процессе обмена полупереваренным кормом, отрываемым встречающимися особями термитов они получают необходимую прививку кишечными симбионтами.

Синийкией называют сожительство, полезное для одного вида животных и не имеющее значения для другого. Так, например, описано много видов насекомых, укрывающихся в муравейниках и гнездах термитов. Пер-

вые получили название мирмекофилов, вторые – термитофилов.

Комменсализмом (или нахлебничеством) называется такая форма сожительства, при которой один вид живет за счет пищевых запасов другого, не принося в свою очередь пользы. В некоторых случаях комменсализм может приносить как временные неудобства, так и определенную пользу обоим видам. Например, личинки жуков тычинкоедов (*Antherophagus*) развиваются в гнездах шмелей.

При этом они не повреждают гнездо, не уничтожают запасы корма и расплод, а выполняют функции своеобразных санитаров или уборщиков, поедая гнездовой мусор, который скапливается в гнездах и состоит из мертвых насекомых, остатков разрушенных коконов и пр. Однако жуки для откладки яиц не занимаются самостоятельным поиском шмелиных гнезд, а используют хозяев, т.е. рабочих шмелей в качестве транспортного средства. Жуки находятся на цветках энтомофильных растений, питаются пыльцой и при появлении шмеля вцепляются ему в хоботок своими мандибулами, причем настолько прочно, что могут оставлять вмятины на хитиновых покровах. Аэродинамика шмеля при этом нарушается, и он вынужден добираться до гнезда «пешком», принося с собой жука.

Паразиты характеризуются питанием одного вида организмов за счет тканей тела или переваренной пищи другого, называемого хозяином первого, причем хозяин сразу не погибает в результате нападения паразита. Паразитизм бывает факультативным и облигатным. Для факультативных паразитов возможно существование и в отсутствие хозяина. При облигатном паразитизме другой способ питания отсутствует, но следует иметь в виду, что у ряда насекомых паразитический образ жизни нередко свойственен лишь некоторым фазам развития. Паразиты, питающиеся за счет своего хозяина снаружи его тела,

называются *эктопаразитами*, или *наружными паразитами*, а живущие внутри тела хозяина – эндопаразитами или внутренними паразитами.

Различают паразитов временных и стационарных. Временные находятся на своем хозяине только в периоды питания, а стационарные обитают снаружи или внутри тела хозяина длительное время или даже всю жизнь. Паразитические насекомые могут иметь на себе своих собственных паразитов, которые называются паразитами второго порядка или сверхпаразитами. Они, в свою очередь, могут иметь своих паразитов, называемых паразитами третьего порядка или сверхпаразитами второго порядка.

На насекомых паразитирует целый спектр животных – это жгутиковые, саркодовые, споровики, кокцидии, гемоспоридии, микроспоридии, ресничные инфузории, сосальщики, нематоды, клещи и сами насекомые. Влияние паразитов на численность их хозяев усугубляется тем, что иногда на один и тот же экземпляр хозяина нападает несколько видов паразитов, такое явление называется **суперпаразитизмом** или **копаразитизмом**.

Разновидностью паразитизма можно считать **клептопаразитизм**. При этом виде взаимоотношений паразит не оказывает непосредственного воздействия на хозяина, однако использует его запасы корма, которого, как правило, не достаточно для благополучного развития и хозяина и паразита. При этом за счет более высоких темпов роста паразит успевает закончить свое развитие раньше хозяина, который либо погибает от отсутствия корма, либо оказывается ущербным, не способным пережить зимовку или утрачивает функции размножения. Подобное поведение характерно для большого количества одиночных пчел. В некоторых клептопаразитических отношениях паразит использует не только запасы корма, но и проявляет агрессию по отношению к хозяину, например, сначала

съедает яйцо или личинку хозяина, а затем уже пользуется его запасами.

Разновидностью клептопаразитизма можно считать и взаимоотношения шмелей и шмелей-кукушек (*Psithyrus*). Шмели-кукушки, в отличие от настоящих шмелей (*Bombus*) не имеют рабочих особей, не способны основывать семьи и заниматься сбором нектара и пыльцы из-за отсутствия анатомо-морфологических приспособлений. Цветки они посещают только для собственного питания. Самка шмеля-кукушки проникает в гнездо хозяина в раннюю фазу развития семьи, когда рабочие шмели еще не вышли из куколок или их немного, убивают самку-основательницу и, если они оказывают сопротивление, молодых рабочих шмелей, пользуясь преимуществом в размерах и агрессивности. После этого самка шмеля-кукушки откладывает собственные яйца, а отрождающихся личинок выкармливают рабочие шмели-хозяева, воспитанные основательницей. Причем каждый вид шмелей-кукушек имеет своего собственного хозяина, реже несколько видов шмелей одного подрода.

Хищничество отличается от паразитизма тем, что жертва сразу погибает от нападающего на нее хищника. Хищные насекомые встречаются во многих отрядах, большинство из них полифаги и олигофаги, но встречаются и монофаги.

Наиболее широкой многоядностью отличаются скакуны, жужелицы, ктыри. Если хищное насекомое нападает на экземпляр своего же вида, то это называется **канибализмом**. В противоположность многоядным хищникам можно привести примеры большой избирательности в выборе жертвы, практически специализации. К таким монофагам можно отнести филанта (*Philantus*), который выкармливает своих личинок убитыми медоносными пчелами. Наиболее известными олигофагами среди хищ-

ников являются имаго и личинки божьих коровок (*Coccinellidae*), которых по типу предпочитаемой добычи условно делят на тлевых (питающихся тлями), к каковым относится обычная семиточечная коровка и червецовых (питающихся, соответственно, червцами), например, родолия. Преимущественно тлями питаются также личинки златоглазок и некоторых мух-сирфид. Эта особенность хищников специализироваться на определенной добыче позволяет широко и успешно использовать их в качестве одного из основных элементов биологической борьбы с вредителями.

Хищники, истребляющие насекомых, преимущественно относятся к паукам, сенокосцам, фалангам, насекомым, земноводным, рептилиям, птицам и млекопитающим. Причем и среди них встречаются виды специализированные на питании насекомыми, например земноводные, многие виды птиц и паукообразных, так и животные, употребляющие их в пищу эпизодически.

Рабовладительство – такой вид сосуществования встречается только среди некоторых видов муравьев, которые захватывают личинок и куколок из других муравейников. Так увеличивая население своего муравейника за счет рабочих особей – рабов, которые выполняют все гнездовые работы, охотятся, ухаживают за преимагинальными стадиями вида-хозяина, у которого каста рабочих муравьев отсутствует.

Конкурентными отношения отдельных видов насекомых между собой и с другими животными называются в тех случаях, когда сходные их потребности к условиям существования полностью не удовлетворяются. Например, при недостатке одного вида пищи. Конкурентные отношения оказывают большое влияние на характер размещения и перемещения насекомых по территории, одни из конкурентных видов могут даже вытеснять другие на

новые, иногда менее благоприятные для их жизни участки. В ряде случаев насекомые вынуждены переходить на альтернативные источники корма, например с наиболее продуктивных растений шмелей с более коротким хоботком вытесняют виды с более длинным хоботком. Причем зачастую агрессивных столкновений между конкурирующими видами не происходит, просто конкурент теряет возможность брать нектар из-за его более полного сбора длиннохоботковым конкурентом. При интродукции вида в новую местность, естественные враги и конкуренты могут создать т.н. биотический барьер.

Все экологические связи насекомых между собой и с другими животными вызывают различного рода приспособления (коадаптации) к совместному существованию. Эти приспособления выражаются в морфологических и анатомических изменениях, в физиологических особенностях, стацимальном размещении.

9.12. Антропогенные факторы среды и их влияние на насекомых

Различные элементы воздействия человека на окружающую среду называются антропогенными или антропическими факторами. Воздействие человека и его хозяйственной деятельности на насекомых представляет одну из самых мощных форм экологического воздействия. Выступая в качестве преобразующего природу фактора, деятельность человека коренным образом изменяет сложившиеся тысячелетиями природные взаимоотношения насекомых со средой.

Деятельность человека является преобразующим природу фактором, в результате которого изменяются природные взаимоотношения организмов со внешней средой. Хозяйственной деятельности человека относятся распашка

и освоение под сельхозкультуры целинных земель, вырубка лесов, осушение болот и орошение степей и пустынь, пастьба скота и др.

Так, освоение целинных земель под посевы приводит к изменению фауны и к безвозвратному вымиранию ряда целинных видов, кроме того, способствует возрастанию численности отдельных видов, которые в дальнейшем становятся вредителями. Например, цикадовые, клопы, жуки, перепончатокрылые на 1 кв. метр целинной степи по численности в 2 раза больше, чем пшеничное поле. А распашка и освоение целинных земель создает невозможные для существования условий не только полезных и безвредных видов, но и для таких вредителей как мароккская саранча и жуки-кравчики и т.д.

Использование земельных участков под выпас скота вносит также характерные изменения в фауне насекомых и в численности отдельных видов. А именно, пастьба скота приводит к разреживанию растительного покрова и уплотнению поверхностного слоя почвы, что в результате приводит к иссушению почвы, более сильному ее прогреванию, возникновению сухого и жаркого микроклимата. Такое использование пастбищ создает оптимальные условия для развития ксерофильных видов и способствует вытеснению более влаголюбивых – *мезофильных* видов. Кроме того, на сильно выбитых скотом пастбищах возникают очаги вредных видов, как саранчевые, которые могут переходить на посевы и сильно повреждать их.

Таким образом, всякое освоение земель и преобразование местной природы дает двойной эффект: гибель и вымирание безвредных видов, полезных и некоторых вредных видов, а самое главное, при этом возрастает численность вредителей. Поэтому в настоящее время путем познания экологических закономерностей воздействия человека на природу разрабатываются наиболее рацио-

нальные приемы и пути использования различных земельных угодий.

Помимо указанных способов воздействия человека на природу, в частности на фауну насекомых, следует особо отметить различные агротехнические мероприятия и проникновение иноземных (адвентивных) видов. Например, химическое воздействие, которое осуществляется двумя способами – применением удобрений и химических средств борьбы с сорными растениями – гербицидов и применение инсектицидов. Обычно удобрения и гербициды прямого влияния на насекомых не имеют, их роль может сказаться через посредство растений. Напр., удобрение ускоряет рост растений и влияет на их физиологическое состояние, что повышает устойчивость к вредителям. А применение гербицидов приводит к уничтожению сорняков, т.е. кормовой базы многих насекомых-фитофагов, в том числе вредителей.

В отношении инсектицидов следует указать, что помимо большой положительной роли в истреблении вредителей, они могут иметь и нежелательные последствия. Например, гибель полезной энтомофауны, опылителей растений, почвообразователей и др. Поэтому во время разработки и использовании различных методов борьбы с вредными насекомыми используются интегрированные способы – сочетание различных методов борьбы – биологический, химический, агротехнических, эндокринологический и др.

9.13. Местообитание как экологическое явление

Основными формами пространственного распределения животных на земной поверхности является заселения местообитаний и географическое распространение. Избирательное отношение видов к факторам среды определяет

избирательность к заселяемым участкам. Участок территории, занятый популяцией вида и характеризующийся определенными экологическими условиями называется местообитанием или *станцией вида*. Набор заселяемых видов станций характерен для каждого вида и может служить важнейшим видовым отличительным признаком, не менее значимым, чем морфологические и другие отличия. В пределах родственной группы насекомых, как показывают исследования, невозможно подобрать два вида, которые заселяли бы один и тот же комплекс станций. Это свойство видов избирательно заселять те или иные станции представляет важнейшую экологическую закономерность, называемую *принципом стациальной верности*. В ряде случаев местообитание вида обозначается понятием биотоп. Однако обычно под понятием биотоп подразумевается участок территории, заселенный сообществом организмов, т. е. их комплексом. Такие сообщества взаимосвязанных между собой организмов обозначаются понятием *биоценоз*. Иначе говоря, биотоп представляет собой единицу местообитания биоценоза, а не вида.

Однако принцип стациальной верности действителен на самом деле лишь в условиях ограниченного диапазона пространства и времени. В широком их диапазоне возникает прямо противоположное явление – закономерное изменение видами своих местообитаний. Эта закономерность называется *принципом смены местообитаний*. Различают несколько ее составляющих. Зональная смена станций характерна для видов, заселяющих сразу несколько природных зон. При продвижении к северу такими видами избираются более сухие, хорошо прогреваемые открытые станции с разреженным растительным покровом, часто располагающиеся на легких песчаных или каменистых почвах. При продвижении к югу тот же вид заселяет более увлажненные и тенистые станции с густым растительным

покровом и мшистыми почвами. Вертикальная смена стадий аналогична зональной, но проявляется в горных условиях. Наиболее распространенной формой вертикальной смены стадий является переход видов на более ксерофитные стадии по мере повышения вертикального уровня. Зональная смена ярусов проявляется в том, что трансзональные виды в разных зонах занимают неодинаковые ярусы.

Так, в более сухих зонах они становятся из наземных частично или полностью почвенными видами. Другие виды при передвижении на север перемещаются из более высокого растительного яруса в более низкий. Смена местообитаний во времени связана с изменением микроклимата в течение одного сезона или ряда лет. При изменении климата в течение сезона происходит сезонная смена стадий. Например, переселение в период засухи насекомых на более увлажненные места.

Отклонение погодных условий из года в год приводит к годичной смене стадий. Так в более сухие и теплые годы происходит переселение видов во влажные места и наоборот.

Ареал вида – это область географического распространения вида. Т.е. географически увеличенная стадия, а значит зависит от избирательных требований вида к среде. Но в отличие от стадий ареал вида определяется не только современными экологическими условиями, но и геоисторическими воздействиями, т.е. изменениями физико-географических условий в прошлом – климата, растительного покрова, формы земной поверхности и др.

Роль климатических факторов в распространении насекомых проявляется по-разному. Прежде всего, оно сказывается на численности видов: более теплые и влажные области земли имеют, конечно, богатую фауну.

Таким образом, в распространении насекомых существенную роль играют климатические условия – температура (термический фактор), влажность и пищевой фактор. Одним из важных климатических границ на территории Евразии является январская изотерма в -20°C . И изотерма средних абсолютных минимумов температуры – 25°C . Эти две изотермы ограничивают распространение к северу и к востоку многих особей холодостойкой европейской фауны например, капустная белянка, озимая совка, кольчатый шелкопряд и др. Поэтому они распространяются в Европейской части, но отсутствуют на северо-востоке и не заходят в Западную Сибирь, но некоторые виды встречаются в Средней Азии и на юге Дальнего Востока. Но надо знать, что северная граница распространения вида определяется не только минимальными зимними температурами, но и количеством тепла за вегетационный период, т.е. суммой эффективных температур, необходимой для развития одного полного поколения.

Роль влажности хотя также существенна в распространении насекомых, но не всегда может быть выявлена с должной наглядностью. Например, ареал марокканской саранчи. Этот вид распространен от юга Украины, включая Крым, далее восток и в Предкавказья, отсюда простирается до Закавказья, юга Средней Азии и юго-восточного Казахстана. Т.е. на территории, отличающейся особенностями весеннего увлажнения. Таким образом, данный вид будучи сухолюбивой среднеземноморской фауной, не терпит излишней весенней влажности (против нормы в 100 мм), так как ее перезимовавшие в почве яйца при этом гибнут от грибных заболеваний, а это вызывает резкое снижение численности саранчи.

Пищевой фактор же в распространении насекомых наиболее резко сказывается на узко специализированных видах – олигофагах и особенно монофагах. Например,

пшеничный трипс встречается всюду, где возделывается пшеница, репная белянка – всюду, где есть капуста, а яблонная плодожорка – ее ареал совпадает с областью распространения яблони.

9.14 Основы биоценологии насекомых

В природе организмы живут не изолированно друг от друга, а в виде особых сообществ или биологических комплексов – биоценозов. Биоценоз – исторически сложившаяся в данных условиях группировка организмов. Раздел экологии, изучающий биоценозы и закономерности их развития, называется биоценологией. Биоценоз имеет свои типичные и устойчивые признаки и характерный состав населения. Как было отмечено выше для биосферы, состав биоценоза складывается из двух основных групп организмов – автотрофных растений – продуцентов, и гетеротрофных животных. последних разделяют на консументов – растительноядных и плотоядных животных, и т. н. редуцентов – преимущественно бактерий, подвергающих процессу гниения и брожения, отмершие растения и животные. Как среди продуцентов, так и среди консументов выделяется группа видов с повышенной численностью, постоянно встречающаяся в биоценозе. Такие основные виды среди продуцирующих растений не только создают в биоценозе основную органическую продукцию, но и придают ему характерный внешний вид.

Преобладающие виды консументов обозначают понятием *предоминанты* или *просто доминанты* (в ботанике для обозначения преобладающих видов, придающих физиономичность территории, употребляется термин *эдификатор*). Любой биоценоз может быть кратко охарактеризован по составу доминирующих видов. Это открывает

перспективы быстрого и экономного изучения биоценозов путем выявления видов-предоминантов.

Важнейшая особенность биоценоза – способность к саморегулированию, удерживанию основных и характерных его свойств во времени и пространстве.

Биоценоз представляет высшую форму жизни в биосфере, и его существование, как устойчивой саморегулирующейся системы определяется притоком и количеством солнечной энергии. Биоценоз нельзя представить себе вне занимаемой им территории – биотопа. Иногда совокупность биотопа и биоценоза обозначается понятием биогеоценоз, применяется также термин экосистема.

Биоценозы различаются уровнем своей организации. Основной таксономической единицей является *элементарный биоценоз, или биоценоз первого порядка*. Это те конкретные биоценозы, с которыми приходится иметь дело при изучении биологических комплексов в природе. Совокупность биоценозов первого порядка объединяются в биоценозы второго и последующих порядков, к числу которых относятся *формации и ландшафтные зоны*. *Высшей категорией биоценозов является весь животный мир Земли – геомерида*. Другие формы биоценозов связаны с воздействием человека. Под влиянием хозяйственной деятельности первичные биоценозы претерпевают существенные изменения, становятся вторичными. Наиболее распространены **агробиоценозы** – посевы и посадки культурных растений. Агробиоценозы существенно отличаются от первичных биоценозов ненормально высоким доминированием отдельных видов. Устойчивость растительного покрова, да и всего комплекса организмов в агробиоценозе поддерживается деятельностью человека, без которого агробиоценоз самостоятельно существовать не может, а регулярное изъятие биологической продукции в виде урожая постоянно восполняется применением соот-

ветствующей агротехники. Смена агробиоценоза происходит в результате вмешательства человека, заменяющего один вид культурного растения другими.

Установившиеся для данной климатической зоны зрелые биоценозы называются климатическими. Другую группу составляют быстро изменяющиеся или серийные биоценозы; они по составу организмов более просты, скоротечны, сменяются серией последующих биоценозов в направлении климатических биоценозов. Такая смена одних серийных биоценозов другими получила название *экологической сукцессии*.

Изменение численности особей различных видов, в настоящее время является одним из основных задач в исследованиях, так как в результате этого выясняются некоторые общие закономерности. Это изменение количества и плотности особей принято обозначать понятием *динамика популяций*, а раздел экологии – *популяционной экологией*.

Весь процесс изменения численности – от его начала через максимум до конца спада – иногда обозначается понятием *грация*. Познание закономерностей популяционной динамики вредителей и разработка вопросов ее теории имеет большое практическое значение для составления прогнозов возможных массовых появлений этих вредителей.

Изменение численности видов объясняется в основном двумя причинами: 1) изменчивостью самой внешней среды, выходящей за пределы нормы требований и приспособлений вида к факторам среды; 2) изменением плодовитости и выживаемости особей под воздействием внешней среды.

Плодовитость насекомых и их способность к размножению часто очень велика и эту способность обычно

обозначают понятием *потенциал размножения, или биотический потенциал*.

О роли факторов среды и механизма сдерживания численности особей в популяциях существуют различные точки зрения. Среди этих теорий наиболее распространена теория эколога К.Чэпмана, который рассматривал все факторы среды как враждебные организму силы природы – они обозначались как *сопротивление среды*.

Другие исследователи считают, что численность особей в популяциях определяется 2 категориями факторов – *нереактивными* (абиотические факторы, которые действуют на популяцию вне зависимости от плотности особей в них) и *реактивными* (т.е. регулирующие численность особей в популяциях – это биотические факторы среды, в частности естественные враги и пища).

Различают в основном 3 типа динамики популяций – *устойчивый, сезонный и многолетний*.

Устойчивый тип динамики численности характерен для видов с более или менее постоянной численностью в течение всего вегетационного периода. Высокая выживаемость в течение года у этих видов при данном типе сопряжена с низкой плодовитостью, которая достаточна для поддержания более или менее постоянного уровня численности во все сезоны года (сюда относятся вредные насекомые – хрущи, хлебные жуки, жуки-щелкуны и их личинки – проволочники, жуки-чернотелки и др.).

Сезонный тип динамики численности характерен для видов с резко возрастающей плотностью популяций в течение одного сезона. Это поливольтинные виды и некоторые высоко плодовитые моновольтинные виды: капустная моль, хлопковая совка, тли, плодожорка, комнатная муха, гессенская муха, шведская муха и др.

Многолетний тип популяционной динамики отличается значительной сложностью и разнообразием прояв-

лений. А именно, при данном типе изменение численности особей, плотности в популяциях и заселенности стаций охватывает период в несколько лет и сопровождается прохождением серии фаз популяционной динамики. Различают нижеследующие фазы популяционной динамики:

1) *фаза минимума*, или депрессии – численность насекомого минимальна, а значить, вред незначителен;

2) *фаза подъема*, или нарастания (продромальная) – численность и плотность особей в популяции под влиянием благоприятных условий увеличивается, и вредитель расселяется на новые места обитания, но вред проявляется еще незначительно;

3) *фаза максимума*, или *массовой вспышки* (эруптивная) – насекомое достигает наибольшей плотности в популяциях и находится в состоянии экологического и физиологического оптимума и причиняет особо значительный вред;

4) *фаза спада*, или кризиса – численность начинает снижаться под влиянием неблагоприятных условий (в основном биотических – естественные враги, недостаток пищи), плотность в популяциях и число заселенных стаций уменьшается, вредоносность резко снижается.

Общая продолжительность полного цикла всех фаз популяционной динамики при многолетнем типе достигает у моновольтинных видов мин.4 лет; а у многих видов 6-10 лет и более.; у би- и тривольтинных 2-3 года.

9.15 Понятие о фауне

Фауна определяется как исторически сложившаяся совокупность видов животных, обитающих в данной области и входящих во все ее биогеоценозы.

Она объединяет все виды животных той или иной области (района, местности), хотя они и входят в различные биогеоценозы. Энтомологическая составляющая фауны называется *энтомофауной*. Фауна может объединять виды с совершенно различными экологическими требованиями, заселяющие совершенно различные местообитания. Вместе с тем нельзя причислять к местной фауне виды, сознательно завезенные человеком и содержащиеся в зоопарках, аквариумах и т. д. Виды же, завезенные случайно, а также преднамеренно (*интродуценты*), но одичавшие или существующие без помощи человека, необходимо учитывать в составе местной фауны. К таковым в первую очередь относятся вредители, попавшие из других стран или районов (колорадский жук в европейской части России, гессенская мушка в Северной Америке и др.).

В понятие фауны вкладывается не только систематическое, но и географическое содержание. Вот почему сам принцип ограничения должен быть географическим (фауна материка, острова, природного региона с разнообразными местными условиями), а не топографическим. К примеру, неправомерно говорить о фауне отдельного лесного массива, луга, озера, болота. Однако это делается, когда речь идет об уникальных участках, таких, как озеро Байкал.

Фауна характеризуется определенными, свойственными только ей признаками, позволяющими сравнивать ее с другими фаунами. Самым важным признаком любой фауны является ее видовой состав. Каждое фаунистическое исследование начинается с учета видов, обитающих в пределах изучаемого района, т.е. с инвентаризации фауны. Количество видов, входящих в состав фауны, отражает ее богатство.

На основании изучения фаун и их сравнения делаются важные зоогеографические выводы. Как оказалось,

главнейшей особенностью фауны являются ее связи с соседними, а также с более отдаленными фаунами. Эти связи можно охарактеризовать показателями общности систематического состава фауны, которая обычно выражается в процентах. Однако нередко общие виды представлены местными формами – подвидами, или они (при небольшом количестве) заменяются близкородственными викарными видами. Подобные факты указывают на то, что, хотя сравниваемые фауны развивались на одной основе, в дальнейшем пути их развития разошлись. Сравнение фаун может быть проведено на уровне видов, родов и даже семейств. Последнее целесообразно при изучении различных крупных фаунистических регионов.

Каждая фауна обладает определенной систематической структурой, иначе говоря, специфичным распределением видов между родами, семействами и более высокими систематическими единицами. Для суждения о структуре фауны и последующего сопоставления ее со структурой других фаун необходимо иметь большой объем данных по всем группам животных.

Структура фауны познается не только через количественное соотношение различных систематических единиц. Серьезное значение имеет также ее географический анализ, т.е. установление сходства и различий в распространении входящих в нее видов. Виды, отличающиеся сходным распространением, представляют географические элементы фауны. Соответственно характеру распространения эти элементы носят определенные названия: северные, южные, западные, восточные. Такие названия пригодны для географического анализа фаун лишь ограниченных территорий. Если же рассматриваются ареалы видов той или иной фауны в целом, то наименования географических элементов будут другими. Например, для характеристики особенностей распространения

элементов фауны Средней Азии, которые О. Л. Крыжановский использовал термины: *эндемичные, суб-эндемичные, средиземноморские, среднеазиатские, нагорно-оазиатские, палеарктические* и т.д. В зоогеографической литературе широко применяются термины: европейско-сибирский, восточносибирский (ангарский), центрально-азиатский, бореальный и др. Термин «заносные», или «*адентивные элементы*», означает, что данные виды натурализовались благодаря заносу извне и не являются единой географической группой.

Таким образом, географический анализ фауны дает представление о типе распространения входящих в нее видов. Но для познания фауны этого мало.

Таким образом, основой данной лекции является нижеследующее:

Уровни экологии:

1. экология особей;
2. экология популяций;
3. экология сообществ.

Классификация экологических факторов:

1. абиотические факторы

- физические поля,
- климатические факторы,
- свойства воды и почвы.

2. биотические факторы

Абиотические факторы – принципы воздействия

Непосредственное влияние – фактор влияет на насекомое механически или изменяет уровень обменных процессов и состояние внутренней среды организма.

Сигнальное влияние – само изменение фактора незначительно и не оказывает ощутимого воздействия на организм, но эти изменения служат сигналом, предвестником серьезных для организма изменений среды.

1. стенотопные виды - обитающие в биотопах со строго определенными условиями;
2. эвритопные – широкий диапазон условий местобитаний.

Этолого-климатические адаптации – совокупность поведенческих реакций, направленные на поиск и выбор оптимальных условий среды.

Экологический закон минимума или лимитирующего фактора.

Свет

1. Непосредственное воздействие света на насекомых

Фотопреферендум насекомого зависит от:

- вида насекомого и его образа жизни
- возраста и физиологического состояния организма,
- температуры и влажности воздуха,
- времени суток
- сезона;
- уровня нервного возбуждения.

Группы насекомых, разделенных по их фотопреферендуму:

- 1) виды, которые всегда предпочитают находиться в освещенной зоне
- 2) виды, нейтральные по отношению к свету
- 3) виды, предпочитающие находится вне зоны освещенности

Менотаксис – способность двигаться под определенным углом к лучам света.

Астротаксис – ориентация по небесным телам с поправкой на время.

2. ультрафиолетовое излучение

Температура

1. непосредственное воздействие;
2. сигнальное воздействие.

Температурные зоны:

1. зона активной жизни – от 3 до 40 °С;
2. нижняя зона переживания (зона холодового оцепенения);
3. нижняя смертельная (летальная) зона;
4. зона витрификации;
5. верхняя зона переживания (зона теплового шока);
6. верхняя смертельная зона.

1. *устойчивые к замерзанию насекомые* – после замерзания внеклеточной жидкости они остаются живыми.

2. *неустойчивые к замерзанию* – гибнут после замерзания.

Влияние температуры на скорость развития насекомых

пороговая температура развития ($t_{\text{порог}}$), наблюдаемая температура (t), **эффективная температура ($t_{\text{эфф}}$)**

$$t_{\text{эфф.}} = t - t_{\text{порог}}$$

тепловая постоянная (С) – сумма эффективных температур:

$$C = (t - t_{\text{порог}})n, \text{ где } n - \text{число дней развития}$$

Сумма эффективных температур за сезон (Э)

$$\text{Э} = \sum_0^n (t - t_{\text{порог}})$$

Влияние температуры на морфологию и окраску

- влажность;
- атмосферное давление;
- ветер;
- сила тяжести;

- электрические факторы атмосферы;
- геомагнитное поле;
- геомагнитные бури

Биотические факторы

I. Внутривидовые отношения

Эффект группы.

Массовый эффект.

Внутривидовая конкуренция:

1. территориальное поведение
2. внутривидовая иерархия – выделение доминирующих и подчиненных особей.
3. некоторые другие особые формы взаимодействий особей.

II. Межвидовые отношения

Отрицательные взаимоотношения популяций

1. Конкуренция

Активная конкуренция (интерференция видов)

Пассивная конкуренция (эксплоатация)

Принцип Г.Ф. Гаузе – два вида, имеющие сходные требования к условиям существования, совместно обитать не могут.

Выделяют варианты взаимодействия двух видов.

1. экологические ниши полностью разобщены,
2. экологические ниши частично совпадают, *график*;
3. экологическая ниша одного вида включает в себя нишу другого или они полностью перекрываются.

2. Хищничество и паразитизм

Суперпаразитизм (перезаражение)

Гиперпаразитизм

Клептопаразитизм (воровской паразитизм)

Положительные взаимоотношения популяций

- а) Мутуализм (симбиоз)
- б) Синокия (сожительство)
- в) Комменсализм (нахлебничество)

Насекомые и растения

Классификация экологических факторов

А. Факторы климатические температура свет	периодические первичные	Абиотические факторы	Факторы, не зависящие от плотности популяций
относительная влажность осадки	периодические вторичные		
другие факторы			
Б. Факторы физические (неклиматические) факторы водной среды	периодические вторичные или непериодические		
В. Факторы пищевые	в основном периодические вторичные	Биотические факторы	Факторы, зависящие от плотности популяций
Г. внутривидовые взаимодействия			
взаимодействия между разными видами	непериодические		

Тема для самостоятельного изучения

1. Повреждение растений и вредоносность.
2. Способы использования насекомых.

Контрольные вопросы

1. Взаимоотношения насекомых со средой обитания.
2. Температура как фактор среды.
3. Понятие об эффективной температуре.
4. Явление переохлаждения, холодостойкость насекомых.
5. Влажность как фактор среды.
6. Действие света на насекомых.
7. Почва как среда обитания насекомых.
8. Значение насекомых в почвообразовании.
9. Особенности взаимоотношений насекомых с водной средой.
10. Пища как фактор среды и влияние ее на насекомых.
11. Экологические связи насекомых между собой и с другими животными.
12. Методы борьбы с вредными насекомыми.
13. Антропогенные факторы среды.
14. Местообитание как экологическое явление. Понятие о фауне.
15. Ареал и закономерности расселения насекомых.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Бей-Биенко Г.Я.* Общая энтомология. Учебник. СПб.: Проспект науки, 2008. – 486 с.
2. *Захваткин Ю.А.* Курс общей энтомологии: Учебник. Изд.2-е.- М.:Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009.- 368
3. *Варли Дж.К.* и др. Экология популяций насекомых. М., 1978.- 225 с.
1. *Девяткин А.М.,* Белый А.И., Замотайлов А.С. Практикум по сельскохозяйственной энтомологии. Краснодар: КубГАУ, 2007. – 220 с.
2. *Девяткин А.М.,* Белый А.И., Замотайлов А.С., Оберюхтина Л.А. Сельскохозяйственная энтомология: краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2012 (2014). – 308 с.
3. *Замотайлов А.С.,* Попов И.Б., Белый А.И. Экология насекомых. Краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2009. – 184 с.
4. *Каплин В.Г.* Основы экотоксикологии. М.: Колос, 2007. – 231 с.
5. *Чернышев В.Б.* Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций. М.: Триумф, 2012. – 232 с.
6. *Чернышев В.Б.* Экологическая защита растений. М.: Изд-во МГУ, 2005. – 132 с.



Хокума Фарман кызы Кулиева
доктор биологических наук, профессор

Родилась 3 сентября 1950 г. в г. Баку в семье военного врача. В 1975 г. окончила Биологический факультет Азербайджанского государственного университета им.С. М. Кирова (ныне Бакинский государственный университет).

В 1975 году поступила в аспирантуру Института зоологии НАН Азербайджанской Республики. Защитила диссертации – кандидатскую в 1983 г., докторскую в 1999 г. Получила научные звания – старшего научного сотрудника в 1992 г., профессора – 2007 г.

Преподает дисциплины «Зоология беспозвоночных» (русский и азерб. секторы), «Энтомология и защита растений» (русский сектор), «Охрана беспозвоночных животных» (русский и азерб. секторы), «Физиология насекомых», «Экология насекомых», «Медицинская энтомология» (русский и азерб. секторы), «Лесная энтомология» (азерб сектор), «Энтомологические методы исследования».

Научный стаж работы 41 лет, педагогический 17 лет; автор научных статей (101), монографий (4), учебников (3), учебных пособий (6), программ (18), практических рекомендаций и внедрений (3), изобретений (2).

Х.Ф. Кулиева является с 2000 г. сопредседателем Специализированного совета по защите докторских диссертаций при Институте зоологии НАН Азербайджанской Республики, а с 2010 г. секретарем Координационного совета по научным работам Института зоологии НАН Азербайджанской Республики.

С 2011 года является экспертом Международной академии науки и высшего образования (“International Scientific expert” No exp.11-001:13-092).

Х.Ф. Кулиева отмечена почетными грамотами Министерства образования Азербайджана и Бакинского государственного университета.

В 2013 году она удостоена диплома «In the forefront of science» № DA-013/0138, а в 2014-2016 гг. диплома «Sophist» № DS-014/0115, № DS-015/0111, № DS-016/0052 (London, United Kingdom).