



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ



Ю.А.ЗАХВАТКИН

КУРС ОБЩЕЙ ЭНТОМОЛОГИИ

Рекомендовано Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений по специальности 310400 «Защита растений»



МОСКВА «КОЛОГ» 2001

УДК 632.7(075.8)
ББК 44.6
З-38

Редактор *И. А. Фролова*

Рецензент доктор биологических наук *А. И. Шаталкин* (Зоологический музей МГУ)

Захваткин Ю. А.
З-38 Курс общей энтомологии. — М.: Колос, 2001. — 376 с.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
ISBN 5—10—003598—6

Учебник содержит систематизированное изложение оригинального курса лекций по общей энтомологии.

Рассмотрены морфология, анатомия, физиология и систематика насекомых. Особое внимание уделено проблемам биологии размножения и развития, экологии популяций и их структуре. Специально обсуждаются вопросы динамики численности популяций, стратегии их воспроизводства и ограничения вредоносности в агроценозах.

Для студентов сельскохозяйственных вузов и университетов, специализирующихся по защите растений, преподавателей биологии.

УДК 632.7(075.8)
ББК 44.6

ISBN 5—10—003598—6

© Ю. А. Захваткин, 2001
© Издательство «Колос», 2001

ПРЕДИСЛОВИЕ

●

Последний отечественный учебник по общей энтомологии, опубликованный мной в 1986 г. и востребованный не только сельскохозяйственными вузами, но и биологическими факультетами университетов, уже давно распродан и недоступен для будущих специалистов по защите растений. За истекшее время, отмеченное новыми достижениями в энтомологии и защите растений от вредителей, произошли радикальные изменения в технологиях сельского хозяйства, стратегии защитных мероприятий и самом обществе, что потребовало подготовки нового учебника. Вполне понятно, что традиционная структура и рубрикация текста, выработанные несколькими поколениями профессоров — авторов прежних учебников и руководств, вряд ли требуют ревизии. Накопленный в течение десятилетий опыт преподавания позволил мне ввести в текст новые материалы, переработать разделы, которые представляли трудности для студентов или обрели новую актуальность.

С особой благодарностью я вспоминаю безвременно ушедших учителей — А. А. Захваткина (Языкова), В. Н. Беклемишева, Е. С. Смирнова, П. Г. Светлова — профессоров старой школы, воспоминания о которых живут в памяти, греют сердце. Их мысли я освоил и включил в этот текст, не умея отделить от своих собственных, не претендуя ни на авторство, ни на приоритеты. С неизменной преданностью и признательностью благодарю моего первого читателя и критика, жену и добрую помощницу Е. Г. Землякову.

Профессор Ю. А. Захваткин

ВВЕДЕНИЕ

●

ПРЕДМЕТ И ПРОБЛЕМЫ ЭНТОМОЛОГИИ

Наука о насекомых — энтомология (от греч. entomon — насекомое, logos — учение) обрела статус самостоятельной дисциплины благодаря исключительно важной роли своих объектов в природе и хозяйственной деятельности человечества. Так, хорошо известно, что среди вредителей сельскохозяйственных культур преобладают насекомые; иные животные — многоножки, клещи, нематоды, грызуны и моллюски играют более скромную роль. Обособившись от зоологии в прошлом веке, но сохраняя с ней теснейшие связи, энтомология дифференцировалась на общую и прикладную, причем различия в сферах приложения накопленных знаний привели к выделению сельскохозяйственной, лесной, медицинской и ветеринарной энтомологии, а также близких к ним технологических дисциплин, таких, как пчеловодство и шелководство.

Сельскохозяйственная энтомология разрабатывает меры по ограничению численности и вредности насекомых в агроценозах и таким образом включается в защиту растений, научной основой которой является экология, а важнейшими разделами наряду с энтомологией — фитопатология, изучающая болезни растений, и гербология, исследующая вредоносные сорняки. В свою очередь, защита растений как система научно обоснованных мероприятий входит в общую технологию возделывания сельскохозяйственных культур, то есть служит специфической подотраслью растениеводства.

Меняя сложившиеся в биоценозах отношения и связи организмов, сельскохозяйственное производство подчас провоцирует размножение и расселение вредителей, распространение болезней и сорняков, но в то же время противопоставляет этим негативным следствиям более или менее эффективные защитные мероприятия. Однако обусловленные этими причинами ежегодные потери урожая составляют примерно четвертую его часть и возрастают по мере увеличения урожайности культур и расширения посевных площадей. За последние десятилетия потери от вредоносных насекомых по меньшей мере удвоились, хотя объем направленных против них обработок посевов возрос в 10 раз. К этому времени уже были внесены миллионы тонн пестицидов, а их концентрация в атмосфере превысила $0,001 \text{ мг/м}^3$. Однако отказ от их применения без сопоставимых по своей эффективности альтернатив повлек бы хроническое голодание населения многих стран. Такова ситуация на сегодняшний день.

Очевидно, что важнейшей задачей энтомологии как раздела защиты растений является поиск альтернативных способов сокращения

повсеместных обработок сельскохозяйственных угодий пестицидами. Необходимость удовлетворения пищевых потребностей растущего населения Земли требует радикального изменения стратегии защиты растений, современные успехи которой в производстве и использовании пестицидов чреваты множеством серьезных проблем.

Желая приблизиться к решению этой задачи, попробуем найти критерии, позволяющие понять и оценить своеобразие насекомых, поскольку их способность к восприятию сигналов, ускользающих от наших органов чувств, разнообразие форм, громадная численность, древность происхождения, специфичность реакций, форм поведения во взаимоотношениях с себе подобными, врагами, союзниками и конкурентами выходят за пределы обычных аналогий и требуют других масштабов, степеней и мер.

ЗНАЧЕНИЕ И СВОЕОБРАЗИЕ НАСЕКОМЫХ

Если предположить, что с одним ударом сердца проносится 50 лет, то в этом масштабе измерения вся история человеческой цивилизации сведется к одному часу, в то время как история существования насекомых будет насчитывать не менее пяти лет.

Древность насекомых сопоставима с древностью геологических процессов, сформировавших облик нашей планеты. Древнейшие ископаемые отпечатки датированы девоном и свидетельствуют о том, что почти $3 \cdot 10^8$ лет назад уже существовали крылатые насекомые. Позднее они были свидетелями появления и вымирания динозавров, испытали последовательные смены климата, смещения земной оси, периоды повышенной радиации. Они были современниками дрейфа континентов и горообразовательных циклов, появления и развития покрытосеменных растений, формирования почв. За время существования насекомых произошла эволюция млекопитающих и птиц, сформировались человек, его речь и культура.

Включившись в биогенный круговорот веществ, энергии и особей не менее чем за $7 \cdot 10^8$ лет до наших дней, во времена кембрия, отмеченные появлением почти всех типов животного царства, предки современных насекомых специализировались как консументы — потребители органического вещества, производимого продуцентами, зелеными растениями. Со временем эти насекомые стали подвергаться нападению более хищных собратьев по эволюции и, непрестанно совершенствуясь, первыми из обитателей Земли обрели крылья.

К началу планомерной хозяйственной деятельности человека насекомые расселились по всем доступным местообитаниям и, видимо, вполне освоились с ролью важнейших поселенцев суши — исконных хозяев лесов и лугов.

В настоящее время существует не менее 10^6 видов и 10^{18} отдельных особей насекомых. Ежегодно описывают и регистрируют более 7000 новых видов, и каждый час выходит новая работа по энтомологии.

Многие фундаментальные исследования, определившие облик современной биологии, были выполнены на насекомых, но еще большее число работ направлено на изыскание средств ограничения численности тех видов, которые, вынуждая человечество к обременительным затратам, уничтожают или повреждают значительную часть производимой им продукции.

Развернувшиеся широким фронтом энтомологические исследования приносят свои плоды. Массовые вспышки размножения многих видов, обрекавшие в прежние времена страны и народы на голод, успешно сдерживаются средствами служб защиты растений. Многие насекомые, сопутствующие человеку с самых ранних стадий его эволюции, становятся все более и более редкими и, видимо, обречены на гибель. Нет сомнений в успешном исходе этой борьбы, но необходимо предвидеть все возможные последствия.

Представьте себе мир, лишенный насекомых... и ярких красок опыляемых ими растений, их плодов и семян. В оскудевших, безмолвных лесах, наполняемых некогда пением птиц, в смраде разлагающихся трупов и экскрементов, погребаемых ранее насекомыми-санитарами, или же среди тусклой растительности лугов и полей преобладали бы совершенно иные, агрессивные формы жизни. Очевидно, что не может быть и речи о полном истреблении насекомых. Ведь многие из них незаменимы как верные помощники человека, как элементы природы, производящие подчас малозаметную, но столь необходимую работу, которую невозможно выполнить никакими другими средствами. Среди миллионов видов насекомых лишь 15 000 вредят и докучают человеку.

РАЗВИТИЕ ЭНТОМОЛОГИИ В РОССИИ

Развитие энтомологии в России имеет давние истоки и с самого начала было связано с решением прикладных проблем. Одной из первых попыток систематизации имеющихся сведений стало «Рассуждение о вредных насекомых для полей и лугов и о средствах отвращать вред, от сих животных происходящий», опубликованное Дмитрием Воздвиженским в 1839 г. Этому предшествовали научные изыскания наших соотечественников, освоивших опыт античного и средневекового естествознания.

Первые свидетельства внимания человека к насекомым зафиксированы в ассирийской клинописи и египетских папирусах, содержащих драматические описания нашествий саранчи. О массовом размножении и многоядности «прузей» (саранчовых) повествуется в древнейшем летописном своде «Начальном» (1073 г.) и в «Повести временных лет». В системе животных Аристотеля Стагирита (IV в. до Р.Х.) насекомые отнесены к группе «животные без крови». Планомерные исследования анатомии и развития насекомых были выполнены лишь через два тысячелетия Марчелло Мальпиги (1628—1694) и

Яном Сваммердамом (1637—1680), предложившим классифицировать их по способу превращения. В XVIII в. Рене Антуан Реомюр (1683—1757) открыл партеногенез (девственное размножение) у тлей (1737), а Карл Линней (1707—1778) усовершенствовал классификацию и описал фауну насекомых Швеции (1761). Примечательно, что в это же время одни из первых выпускников Московского университета М. И. Афонин и А. М. Карамышев были посланы для продолжения образования к знаменитому шведу. Через 5 лет М. И. Афонин защитил диссертацию «О применении естествознания в общественной жизни», получившую высокую оценку учителя. В январе 1770 г. профессор М. И. Афонин, возглавивший в Московском университете кафедру натуральной истории, начал чтение курсов лекций по зоологии, ботанике и минералогии. Научным исследованиям кафедры немало содействовали щедрые пожертвования известных на Руси горнопромышленников и заводчиков Демидовых.

Экспедиции, организованные Российской академией наук в 1763—1774 гг., обогатили науку новыми данными о флоре и фауне. Руководивший ими П. С. Паллас (1741—1811) подробно описал строение, образ жизни и вредоносность многих насекомых. Одновременно с ним И. И. Лепехин (1740—1802) исследовал кровососущих двукрылых; он отметил их обилие после захода солнца и рекомендовал использовать для защиты от гнуса пропитанные дегтем накомарники. Им же была разработана теория шелководства. В 1784 г. В. Ф. Зуев (1754—1794) представил в Академию наук «Теорию превращения насекомых, примененную к другим животным» и отредактированный П. С. Палласом первый русский учебник по естествознанию «Начертание естественной истории».

Постепенно обретая статус научной дисциплины, энтомология обогащалась все новыми и новыми фактами, которые черпала из работ натуралистов, путешественников, любителей естественных наук. В 1751 г. С. П. Крашенинников (1711—1755) закончил свой труд «Описание земли Камчатки». В главе «О насекомых и гадах» он не только отмечал докучливость гнуса, но и описал сезонные явления в жизни насекомых, условия их существования, которому «не благоприятствуют мокрота, дожди и ветра», и личиночный паразитизм оводов. В 1794 г. П.-Ж. Бюкхозом была издана «История насекомых, вредных для человека, для скота, для хлебопашества и садоводства с присовокуплением тех средств, коими можно их истреблять или предохранять себя от оных, также способствовать тому злу, которое могут они причинять».

В деятельном общении с западноевропейскими натуралистами российские естествоиспытатели обрели признание и авторитет. «Опыт Московской фауны» — защищенная в 1801 г. докторская диссертация И. А. Двигубского (1772—1840), впоследствии избранного ректором Московского университета, существенно пополнила описания П. С. Палласа и С. П. Крашенинникова. В 1804 г. для чтения курса естественной истории в Москву был приглашен профессор Гет-

тингенского университета Г. И. Фишер фон Вальдгейм. Этот незаурядный исследователь уже в 1805 г. организовал Московское общество испытателей природы. Он внес большой вклад в восстановление коллекций и фондов, погибших при московском пожаре 1812 г. В 1819 г. Г. И. Фишер фон Вальдгейм был избран директором Общества сельского хозяйства. В 1851 г. он опубликовал пятитомную «Энтомографию России». К этому же периоду относится исследовательская деятельность профессора К. Ф. Рулье (1814—1852), который изучал озимую совку с характерных для его научного творчества экологических позиций.

В 1859 г. по примеру Франции (1832) и Англии (1833) в России было создано Русское энтомологическое общество, консолидирующее усилия энтомологов-профессионалов и многочисленных любителей. Имена последних нередко сохранялись лишь на этикетках, сопровождающих собранные ими материалы, и в скупых ссылках на авторство в сравнительно немногочисленных публикациях. Не имея возможности упомянуть их всех, отметим великого князя Николая Михайловича (Романова), известного конструктора в области ракетно-космической техники М. К. Тихонравова, инженера А. В. Цветаева, дипкурьера Н. Н. Филиппова, известного металлурга Б. В. Старка, писателя В. В. Набокова. Основателем и первым президентом общества стал великий эмбриолог и натуралист К. М. Бэр — автор работ по биологии и географии, а также оригинальной, предвосхитившей номогенез теории эволюции, организатор энтомологических исследований.

Существенным вкладом русских ученых в развитие энтомологии явилось открытие педогенеза у галлиц (Н. П. Вагнер, 1862), искусственного партеногенеза (А. Н. Тихомиров, 1886), зародышевых листков (А. О. Ковалевский, 1871) и возбудителей микозов насекомых (И. И. Мечников, 1879), что привлекло внимание к возможности использования микробиологических средств защиты растений. В этот же период Э. К. Брандт проводил блестящие исследования нервной системы насекомых, а В. И. Мочульский путешествовал по разным странам, открывая все новые и новые виды. Как энтомолог-профессионал он также исследовал наиболее распространенных вредителей сельскохозяйственных культур, изыскивая средства для ограничения их численности и вредоносности.

К концу XIX в. в энтомологии сложилась добрая традиция совмещения теоретических исследований с удовлетворением запросов практического земледелия и здравоохранения. В 1866 г. в Петровской земледельческой и лесной академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия) К. Э. Линдеман (1844—1928) начал чтение самостоятельного курса лекций по энтомологии, издав впоследствии учебник «Основы общей энтомологии» (1902), а Ф. П. Кеппен опубликовал трехтомную «Сводку по вредным насекомым» (1881—1883). В 1894 г. известный систематик и биолог И. А. Порчинский возглавил в Департаменте земледелия Бюро по энтомологии, координи-

рующее исследования вредных видов и разработку мер борьбы с ними. В 1904 г. В. П. Пospelов организовал в Киеве первую в нашей стране энтомологическую станцию. В последующие годы такие станции появились во многих других районах. Так, в 1911 г. в Ташкенте В. И. Плотниковым была организована Туркестанская энтомологическая станция — предшественница Узбекского института защиты растений.

Среди энтомологов начала нашего века следует выделить Н. А. Холодковского (1858—1921), Н. М. Кулагина (1860—1940), Б. П. Уварова (1888—1970), Н. Н. Богданова-Катькова (1894—1955), славных своими трудами и плеядами учеников.

Н. А. Холодковский — преемник Э. К. Брандта в Военно-медицинской академии в Петербурге, ученый-энциклопедист и поэт, оставил нам фундаментальный «Курс энтомологии теоретической и прикладной» (1896; 4-е издание вышло в 1931 г.), «Учебник зоологии и сравнительной анатомии» (1905; 5-е издание вышло в 1939 г.), поэтичные «Биологические очерки» и превосходный перевод «Фауста» И. В. Гете. Его учениками были: А. А. Силантьев (1868—1918) — известный специалист по биологии вредителей сельскохозяйственных культур, орнитологии и охотоведению; И. Я. Шевырев (1859—1920) — крупнейший авторитет в области лесной энтомологии, расшифровавший сложные аспекты биологии жуков-короедов; Е. Н. Павловский (1884—1965) — паразитолог, разработавший учение о природной очаговости трансмиссивных болезней человека, и многие другие представители ленинградской школы энтомологов.

К этой школе принадлежали также Г. Г. Якобсон (1871—1928) — крупнейший систематик, специализировавшийся по жесткокрылым; Н. Я. Кузнецов (1873—1948) — автор двухтомной «Физиологии насекомых», систематик, палеонтолог и зоогеограф; Б. Н. Шванвич (1889—1957), создавший энциклопедический «Курс общей энтомологии» (1949) и открывший прототип рисунка крыльев бабочек; Г. Я. Бей-Биенко (1903—1971) — крупнейший знаток прямокрылых, автор хорошо известной «Общей энтомологии»; А. С. Данилевский (1911—1969), труды которого по фотопериодизму насекомых приобрели всемирную известность; Н. Ф. Мейер (1889—1946) — один из наиболее авторитетных специалистов по биологическому методу защиты растений; И. В. Кожанчиков (1904—1958) — известный эколог и физиолог насекомых и многие другие.

Н. М. Кулагин — преемник К. Э. Линдемана в Московской сельскохозяйственной академии, организовавший здесь (в 1920 г.) и в Московском университете (в 1924 г.) кафедры энтомологии. Автор капитальной сводки «Вредные насекомые и меры борьбы с ними» (1927—1930) и курсов лекций по зоологии и систематике насекомых, Н. М. Кулагин участвовал в создании московской школы энтомологов. Один из ближайших его учеников В. Ф. Болдырев (1883—1957) открыл сперматофорное оплодотворение у насекомых и опубликовал «Основы защиты сельскохозяйственных растений от вредителей и

болезней» (1936). Кроме того, он был инициатором применения авиации в защите растений. К ученикам Н. М. Кулагина можно причислить З. С. Родионова (1886—1949), разработавшего совместно с А. А. Захваткиным (Языковым) практические меры по защите запасов от амбарных вредителей. А. А. Захваткин (1905—1950) известен как основатель отечественной акарологии, систематик и автор оригинальных концепций происхождения многоклеточных животных и их онтогенеза, теории эмбрионизации и интеграции жизненных циклов, типов превращения у насекомых и серии работ по паразитам вредных саранчовых.

Б. П. Уваров, работавший с 30-х годов XX в. в Англии, содействовал авторитету отечественной энтомологии как организатор и президент Всемирного противосаранчового исследовательского центра (Лондон), крупнейший специалист по биологии и экологии прямокрылых, открывший явление фазового полиморфизма и автор двухтомной монографии «Саранчовые и кузнечиковые», Б. П. Уваров реализовал программы по борьбе с саранчовыми сначала в нашей стране, а впоследствии и во всем мире.

Н. Н. Богданов-Катьков, научные интересы которого имели прикладную ориентацию, известен прежде всего как основатель и директор Института прикладной зоологии и фитопатологии (ИЗИФ). Организованый в 1922 г. для повышения квалификации агрономов, уже имеющих опыт практической работы по защите растений, этот институт обеспечил сельское хозяйство страны необходимыми для него кадрами профессионалов и конкретными технологиями защитных мероприятий. Наряду с другими центрами подготовки энтомологов ИЗИФ в немалой степени содействовал решению практических задач и повышению авторитета энтомологии как научной дисциплины.

Всемирное признание и авторитет отечественной энтомологии наряду с упомянутыми ранее обеспечили труды В. В. Алпатова, К. В. Арнольди, Б. Л. Астаурова, Э. Г. Беккера, Н. С. Борхсениуса, Г. А. Викторова, А. И. Воронцова, В. В. Гуссаковского, В. П. Дербеневой-Уховой, Т. С. Дединой, И. И. Ежикова, Л. С. Зимина, А. Н. Кириченко, О. Л. Крыжановского, Б. С. Кузина, Н. В. Курдюмова, И. З. Лившица, Г. А. Мазохина-Поршнякова, А. В. Мартынова, С. И. Медведева, А. К. Мордвилко, М. Н. Никольской, Д. А. Оглоблина, Н. Г. Олсуфьева, Н. Н. Плавильщикова, М. Н. Римского-Корсакова, Б. Б. Родендорфа, Э. Э. Савздарга, Е. С. Смирнова, С. П. Тарбинского, В. П. Тыщенко, С. С. Четверикова, А. А. Штакельберга, В. Н. Шеголева и многих, многих других. Со временем историки науки оценят по достоинству значение каждого из упомянутых ученых, а также еще двух крупнейших энтомологов современности — В. Н. Беклемишева (1890—1962) и М. С. Гилярова (1912—1985).

В. Н. Беклемишев, его сотрудники и ученики реализовали программу по ликвидации основных очагов малярии в нашей стране. Крупнейший морфолог современности, эколог, систематик, он внес

те с тем известен как оригинальнейший мыслитель, энциклопедист, человек высочайшей и редкостной духовной культуры. В. Н. Беклемишев — автор «Основ сравнительной анатомии беспозвоночных», многократно переиздаваемых и переведенных на многие языки, и опубликованной лишь в наши дни (через 60 лет после написания) «Методологии систематики».

М. С. Гиляров — основатель почвенной зоологии, известен своими трудами по теоретической и прикладной энтомологии и как автор своеобразной концепции происхождения насекомых. Возглавляя Всесоюзное энтомологическое общество, он содействовал организации энтомологических исследований в нашей стране, стимулировал развитие новых направлений.

В настоящее время, предъявляющее особые требования к энтомологии и защите растений, центрами подготовки профессионалов остаются кафедры Московского и Санкт-Петербургского университетов, Московской сельскохозяйственной академии и Санкт-Петербургского аграрного университета, соответствующие кафедры в университетах, академиях и институтах государств Содружества. Научные исследования по сельскохозяйственной энтомологии ведутся в отраслевых институтах защиты растений и карантина, периодически публикующих сборники научных трудов своих сотрудников. Кроме того, для энтомологических публикаций предназначены центральные и региональные издания — «Энтомологическое обозрение», «Защита и карантин растений» и многие другие.

За несколько веков существования энтомологии как науки были достигнуты выдающиеся успехи в познании мира насекомых, и есть все основания рассчитывать на дальнейший прогресс этой важной и увлекательной биологической дисциплины. На каждого из нас приходится не менее $2 \cdot 10^8$ особей насекомых, и наше отношение к ним определяется прогрессом в энтомологических исследованиях, в умении осмыслить и оценить реальное значение и своеобразие мира насекомых.

ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ ЭНТОМОЛОГИИ

Научно-техническая революция, сопровождаемая быстрым накоплением информации, не миновала лабораторий и кабинетов энтомологов. Концентрация творческой атмосферы, отражаясь в выборе направлений и оценке результатов исследований, привела к сокращению сроков жизни гипотез, проблем и научных программ. Для беглого просмотра ежедневно публикуемых работ не хватает времени. Разумеется, лишь немногие из них представляют равный интерес для всех специалистов. Дифференциация отдельных направлений в энтомологии — следствие плодотворного развития нашей науки — значительно упрощает выбор нужных сведений, но требует умения ориентироваться среди множества проблем, подходов и методов. Некото-

рые проблемы и подходы мы уже отмечали, но, желая составить более глубокое представление о взаимоотношениях отдельных проблем и разделов энтомологии, об их взаимодействии с сопредельными дисциплинами, обратимся к следующим рассуждениям методологического плана.

Приступая к изучению насекомых (и любых других объектов), мы в первую очередь обращаем внимание на их облик и внешние признаки и, пытаясь понять хотя бы самые общие свойства их строения и организации, вступаем в область морфологических проблем и законов. Наши глаза воспринимают не менее 90 % доступной нам информации об окружающем мире, и поэтому морфология, т. е. наука о форме и формах, уже накопила громадное число зримых, очевидных и относительно простых фактов. Вполне естественно, что именно морфология прежде всего и приступила к систематизации этих фактов, их сравнению и трактовке. Вполне естественно и то, что все существующие системы и классификации организмов основаны почти исключительно на признаках строения, т. е. морфологических фактах.

Однако содержание любого объекта не исчерпывается строением, поэтому на следующем уровне и этапе исследования, привлекая широкий арсенал экспериментальных средств, мы стремимся понять назначение выявленных ранее структур, их работу и функции в организме. При этом мы переходим в область проблем и фактов физиологии, менее простых и очевидных, включающих и тончайшие ферментные взаимодействия в органах чувств, и процессы основного метаболизма, и сокращения мышц.

Однако организм не только и не просто функционирующая структура. Он теснейшим образом связан всевозможными взаимодействиями и отправлениями с окружающей средой. Выясняя различные аспекты этих связей и взаимодействий, глубину приспособленности каждого конкретного существа к окружающим его условиям, мы оказываемся в сфере экологических проблем и, продолжая анализ далее, обнаруживаем, что структуры, связанные со средой и регулирующие в соответствии с ее режимами свои функции, постоянно изменяются в ходе развития. Анализ этих изменений составляет предмет интересов эмбриологии или онтогенетики, и, таким образом, мы приближаемся к пониманию организма как саморазвивающейся структуры, приспособляющей свое существование и функционирование к внешним обстоятельствам. Среди окружающих нас объектов неживой природы мы видим некоторые приближения к этому состоянию в созданных человеком компьютерах, которые, однако, не обладают свойственной живой природе способностью к эволюции, к такому самосовершенствованию, которое могло бы без участия человека привести к воспроизводству поколений все более и более совершенных автоматов.

Итак, мы перечислили пять важнейших подходов в исследовании биологических объектов, среди которых особенно многообразны на-

секомые. Разумеется, мы не исчерпали всего набора подходов и проблем, последующая дифференциация которых привела к выделению еще более частных биологических дисциплин, нашедших свои приложения и в энтомологии. Морфология, физиология, экология, эмбриология (онтогенетика) и эволюция (филогенетика) насекомых как разделы энтомологии соучаствуют в общем прогрессе биологических знаний, а на некоторых рубежах занимают авангардные позиции.

Быстрое развитие энтомологии значительно обогатило традиционные аспекты зоологических исследований и не нарушило исконной связи двух этих дисциплин. Вклад энтомологии в общую зоологию оказался особенно плодотворным в области систематики, в попытках построения естественной системы организмов. Трудно переоценить значение этой работы — ведь любое научное исследование и начинается, и достигает сокровенной глубины в систематизации фактов, объектов, понятий.

По традиции и приведенным выше соображениям для построения системы обычно используют наглядные факты морфологии. Однако все чаще и чаще систематики-специалисты привлекают и факты экологии, физиологии, индивидуального развития и своеобразия эволюционных путей и судеб классифицируемых организмов. Очевидно, что естественная система, давая объяснение различиям и сходствам организмов в том виде, как они сложились в ходе эволюции, должна учитывать и объединять вообще все факты и все признаки. Ведь по положению в системе нам следовало бы предсказывать все свойства объектов, и замечательным примером такого рода, своеобразным образцом является система всех форм (286) кристаллов, открытая Е. С. Федоровым, или периодическая система химических элементов Д. И. Менделеева.

Дальнейшую дифференциацию разделов энтомологии мы проведем по принципу соподчинения структур и уровней организации, считая, что энтомолог-анатом исследует отдельные аппараты, органы, системы органов насекомого, гистолог — различного рода ткани, цитолог — слагающие их клетки и органеллы. Последние детально изучаются биохимиком и специалистом по молекулярной биологии, вплоть до отдельных макромолекул, более дробный анализ которых уже проводится химиком. Мы можем выделить анатомию, гистологию и цитологию насекомых как разделы общей энтомологии, но, видимо, оставим за ее рамками молекулярную биологию, поскольку на этом уровне исследований противопоставление насекомых другим живым организмам по большей части теряет смысл. Ведь именно молекулярной биологией и биохимией представлены важнейшие свидетельства единства органического мира, его универсальности.

Расчленению организма на соподчиненные структуры противопоставляется иной подход, при котором сам организм рассматривается как элемент, как часть целого, и если каждая особь входит в состав популяции, то популяция в свою очередь и наряду с популяциями других видов включается в биоценоз, в экосистему. Экосистемы раз-

ных рангов и уровней организации являются слагаемыми биосферы. Однако в обоих случаях, т. е. расчленяя организм на соподчиненные структуры либо биосферу на отдельные сообщества и индивиды, мы говорим об общих принципах организации жизни, и, например, представлениям о структуре популяций, экосистем или тканей и органов соответствует общий морфологический подход. Правда, морфология организма изучена несравненно полнее, чем структура (морфология) экосистем, популяций и сообществ. Далее представлениям о формировании надорганизменных уровней жизни, их развитии, созревании и деградации соответствуют подходы, близкие онтогенетике, хотя и не принято говорить об «эмбриологии» сообществ и экосистем. Между тем примеры экологических сукцессий и формирования сообществ подчас переключаются с примерами развития организмов. Так или иначе, но и сама постановка вопросов о «физиологии» популяций и экосистем, их индивидуальном развитии и эволюции позволяет находить многозначительные параллели с развитием, физиологией или эволюцией организмов (клеток, органелл), более обстоятельный анализ которых проводится в общей теории систем.

Существующие системы насекомых, охватывая громадное множество видов, еще далеки от совершенства, но все же превосходят по своей целостности, логичности и простоте системы многих других, менее изученных организмов. В этом отношении неоценимую услугу профессионалам оказывают энтузиасты, очарованные миром насекомых, красотой и многообразием их форм. К более глубокому анализу проблем систематики мы вернемся в одной из заключительных глав, сейчас же ограничимся демонстрацией лишь некоторых достижений и прокомментируем положение насекомых в общей системе органического мира. При этом наши комментарии неизбежно окажутся неполными и заведомо краткими — ведь система организмов стремится вобрать в себя как можно больше информации и выразить ее с предельной лаконичностью.

ПОЛОЖЕНИЕ НАСЕКОМЫХ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

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

Принадлежность насекомых к империи ядерных соответствует признанию, что клетки их тела имеют оформленные ядра с хромосомами и другие органеллы, облеченные двуслойными биологическими

мембранами (митохондрии), что они располагают специфическими формами репликации ДНК, транскрипции и трансляции генетической информации, а процессы биосинтеза белка на их рибосомах блокируются дифтерийным токсином. Наряду с другими свойствами, отличающими всех представителей империи (растения, грибы, животные), они противопоставляются доядерным (Prokaryota) специфичными формами клеточного деления (митоз, мейоз) и жизненными циклами, предполагающими развитие полового процесса и полового размножения. В соответствии с этим они демонстрируют признанные в генетике и биохимии стандарты, поскольку сами послужили главными объектами исследований такого рода.

Всех насекомых как животных (царство Zoа) отличают гетеротрофность и положение в цепях питания на уровне потребителей (консументов), а также особые формы метаболизма и формирования конечных продуктов азотистого обмена наряду с такими характерными проявлениями активности, как поиск и овладение ресурсами существования и воспроизводства.

Отмечая положение насекомых в пределах подцарства Metazoa, мы характеризуем их как многоклеточных существ со специфическим циклом воспроизводства, включающим гаметический мейоз и половое размножение, своеобразный онтогенез, приводящий на ранних фазах дробления яйца к формированию большого числа однородных клеток, дифференцирующихся впоследствии более или менее синхронно. В этом отношении они противопоставляются простейшим (Protozoa), отличающимся разнообразием жизненных циклов и последовательностью в дифференциации формирующихся поколений.

Отнесение насекомых к разделу Bilateria определяется билатеральной (двусторонней) симметрией их тела. Ее возникновение в противоположность радиальной симметрии кишечноротовых обусловлено приобретением способности к сохранению ориентации организма в направлении поступательного движения. В соответствии с универсальным принципом симметрии Пьера Кюри билатеральная симметрия возникает всякий раз, когда два конца тела животного испытывают разные воздействия со стороны среды и сами несут по отношению к ней разные функции. Таким образом, дифференцируются передний (головной) и задний (хвостовой) концы тела, его верхняя (спинная), нижняя (брюшная) и зеркально симметричные правая и левая стороны. Вполне понятно, что активное поступательное движение требует участия мышц, которые у всех Bilateria развиваются из мезодермы — третьего зародышевого листка, и поэтому их можно считать трехслойными и противопоставить двуслойным кишечноротовым, имеющим лишь два листка — эктодерму и энтодерму. Самые примитивные из ныне живущих Bilateria — плоские черви, из которых многие являются опасными паразитами животных и человека. За ними следуют представители типа круглых червей, многочисленная и разнообразная группа которых относится к вредителям растений.

Первичноротые, наиболее совершенными из которых являются насекомые, противопоставляются вторичноротым на основании судьбы бластопора — первичного рта развивающегося организма. Он сохраняет свой статус и становится ротовым отверстием сформированного животного, приобретающего анальное отверстие на противоположном конце тела. У вторичноротых, венцом которых становятся млекопитающие, ротовое отверстие у взрослого животного образуется не изо рта зародыша, а возникает заново. Таким образом, планы строения тех и других сопоставимы лишь при вращении всех координат на 180 градусов.

Категория типа, введенная в биологическую систематику Ж. Б. Ламарком, предполагает общность плана строения всех его представителей и соответственно возможность их сравнения друг с другом в общих координатах. Тип членистых объединяет членистоногих разных групп с кольчатыми червями, в частности с наиболее примитивными из них, которые рассматриваются в качестве исходных, прототипических форм. Иными словами, тело насекомого (и любого другого членистоногого) и тело кольчатого червя построено из гомологичных структур (рис. 1), а именно: предротового сегмента (акрона), большого числа более или менее однообразных сегментов туловища и заднего сегмента (тельсона). Нервная система представлена надглоточным и подглоточным ганглиями, связанными друг с другом окологлоточным нервным кольцом и брюшной нервной цепочкой лестничного типа; кровеносная система, становясь незамкнутой у членистоногих (в связи с сильным развитием трахейной системы, обеспечивающей

транспорт кислорода), сохраняется в виде спинного сосуда, а по бокам центрально расположенного кишечника из двух лент мезодермы развиваются сомиты, дающие начало скелетной и висцеральной мускулатуре и у кольчатого червя, и у членистоногого. Как было сказано ранее, приобретение мезодермы связывается с активным поступательным движением при помощи системы мышц. Однако преобладающее развитие третий зародышевый листок

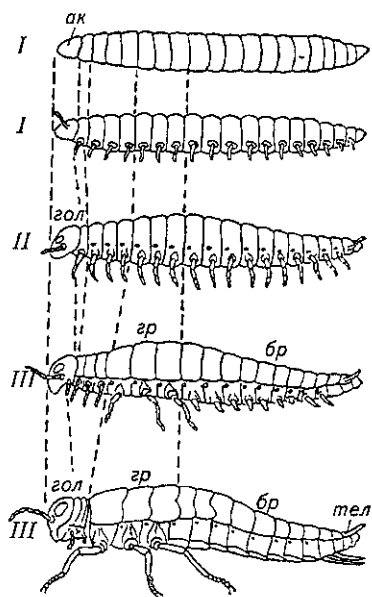


Рис. 1. Единство плана строения членистых: гипотетическая схема возникновения отделов тела насекомых (по Бей-Биенко, 1966):

I — кольчатый червь; II — многоножка; III — насекомое, ак — акрон (предротовой сегмент); тел — тельсон (задний сегмент тела); гол — голова; гр — грудь; бр — брюшко. Пунктирные линии отмечают границы гомологичных сегментов тела

(мезодерма) получает в связи с формированием вторичной полости тела — целома, имеющего собственный эпителий. В свою очередь, все эти приобретения становятся основой развития метамерии, сегментации тела — признака, наиболее характерного для всех членистых. До сих пор нет единого мнения о происхождении метамерии. Является ли она результатом не доведенного до конца бесполого размножения, приспособлением к червеобразному движению либо возникла по другим причинам — пока не ясно.

Так или иначе, но общий план строения выражен наиболее полно и в наиболее чистом виде у примитивных кольчатых червей, которые в этом отношении служат таким же прототипом для членистоногих, как, например, ланцетник для всех хордовых животных. Примечательно, что близкие примитивным кольчещам олигомерные (малосегментные) формы послужили прототипом и для моллюсков.

Самые примитивные из существующих ныне членистоногих — листоногие раки, тело которых образовано головой (протоцефалом) и червеобразным туловищем, каждый сегмент которого имеет пару двуветвистых конечностей (рис. 2). При более подробном анализе можно отметить, что протоцефалон составлен слившимися с акроном первым сегментом туловища, а конечности трех последующих сегментов (так называемого гнатоцефалона) преобразованы в челюсти. Дальнейшие преобразования этого, еще весьма близкого к кольчатым червям состояния развигывались по следующим направлениям: протоцефалон (акрон + первый сегмент туловища) и гнатоцефалон (три последующих сегмента) сливаются друг с другом в более сложный головной отдел — синцефалон, а в туловище выделяются грудь и брюшко, образованные соответственно из восьми и шести семи сегментов. Заметим, что здесь выделению отделов тела сопутствовала или даже предшествовала дифференциация двуветвистых конечностей на антенны, челюсти и ноги. У высших ракообразных грудной отдел сливается с головой (синцефалом) в головогрудь, а конечности брюшного отдела либо редуцируются, либо преобразуются в половые придатки и структуры, не связанные с передвижением.

Несколько иной ход событий регистрируется у хелицерных (см. рис. 2) — потомков вымерших еще в силурийский период трилобитов, которые по однообразию придатков на всех сегментах червеобразного тела не уступали примитивным кольчатым червям, хотя им были свойственны действительно членистые конечности, а кольчещам — нечленистые выросты стенки тела (параподии). Наряду с осуществлением локомоторной и дыхательной функций конечности трилобитов, снабженные у основания челюстными придатками, могли участвовать в пережевывании пищи. Их членистое тело было разделено на голову, составленную слившимися с акроном четырьмя сегментами, и однообразное многочлениковое туловище, в то время как тело примитивных хелицерных, например скорпионов, разделено на три отдела: просому, состоящую из семи сегментов, и 12-сегментную опистосому, подразделенную на два равных по числу сегментов отде-

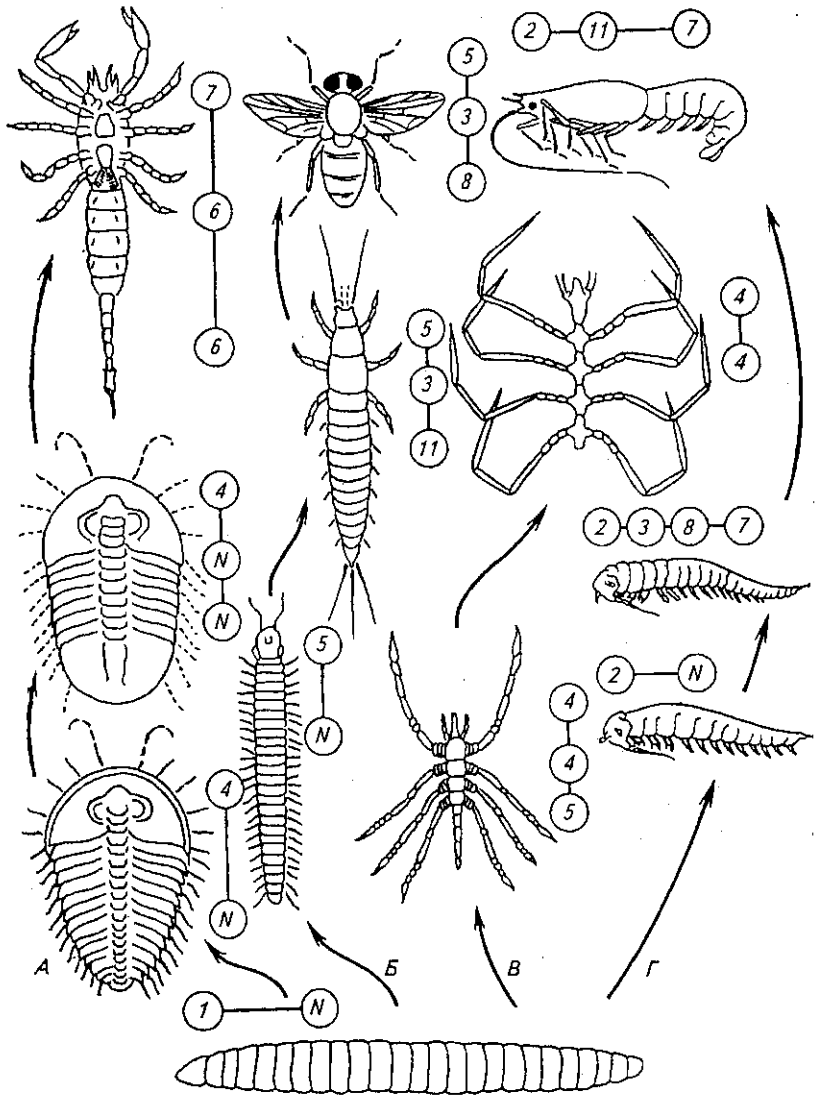


Рис. 2. Эволюция плана строения членистоногих животных:

А — трилобиты и хелицеровые; Б — многоножки и насекомые; В — морские пауки; Г — ракообразные; N — неопределенное число сегментов. Цифры в кружках — число сегментов в дифференцирующихся отделах тела

ла — мезосому и метасому. У большинства современных хелицеровых, например у пауков, метасома редуцируется, а у клещей все выделившиеся ранее отделы сливаются друг с другом без видимых границ. Отметим, что здесь дифференциация конечностей по сравнению с ракообразными запаздывала, и оформляющиеся отделы тела первоначально не различались по строению принадлежащих им конечностей. Среди хелицеровых преобладают хищники, включая пауков — энтомофагов, однако некоторые клещи известны как опасные вредители растений.

Переходя к многоножкам и насекомым, объединяемым в надкласс неполноусых, мы видим, что наиболее примитивные представители этой группы членистоногих уже имеют совершенную голову, образованную слившимися с акроном пятью или шестью сегментами, и червеобразное туловище с одноветвистыми конечностями (см. рис. 2). Выведение насекомых из многоножек предполагает сокращение и стабилизацию общего числа сегментов туловища и дифференциацию в нем грудного и брюшного отделов, составленных соответственно из трех и одиннадцати сегментов. При этом конечности брюшных сегментов либо редуцируются, либо преобразуются в половые придатки и прочие образования, теряющие исходную функцию передвижения. У более совершенных насекомых редукции подвергаются и отдельные сегменты брюшка.

Таким образом, в каждой группе членистоногих животных мы регистрируем сходные преобразования формы тела, которые сводятся к уменьшению (олигомеризации) и стабилизации числа сегментов, выделению сегментарных комплексов (тагм) — отделов тела (тагматизация) и пополнению переднего из них — головы (цефалон) — включением прилежащих сегментов туловища (цефализация). Вместе с тем обнаруживается и своеобразие каждой группы, которые различаются и по конечному числу сегментов тела, и по составу выделяемых тагм, и по последовательности дифференциации конечностей, то есть сходные тенденции преобразования форм реализуются по-разному. Поэтому можно предположить, что каждая группа членистоногих формировалась на основе организации кольчатых червей самостоятельно и независимо от любой другой группы.

Проведенный обзор положения насекомых в системе органического мира, их взаимоотношений с членистоногими других групп и некоторых эволюционных тенденций демонстрирует возможности и отдельные достижения систематики. Однако ни древность происхождения, ни совершенство плана строения при всей важности и многозначительности этих свойств не обеспечили членистоногим других групп положения, сравнимого с положением насекомых. По-видимому, насекомые формировались как наземные существа в те далекие времена, когда суша еще не была освоена их врагами и конкурентами. Мелкие размеры, интенсивный и своеобразный метаболизм, совершенство рецепции, энергия размножения и наконец приобретение крыльев выделили насекомых среди иных беспозвоночных животных.

МОРФОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ



ПЛАН СТРОЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Тело насекомого (рис. 3) образовано тремя отделами: головой, грудью и брюшком, которые в соответствии с их назначением и преобладающими функциями можно было бы назвать: рецепторным отделом, воспринимающим пищу и информацию о внешней среде (голова); локомоторным отделом, обеспечивающим перемещение организма в пространстве (грудь); висцеральным отделом, вместившим внутренностей насекомого, — кишечника, полового аппарата, жирового тела и прочих органов, осуществляющих метаболические процессы (брюшко).

Сформированные в результате дифференциации равномерно сегментированного тела предков, близких по строению к кольчатым червям и многоножкам (см. рис. 2), отделы тела насекомого сохраняют в более или менее явном виде разделение на сегменты. Особенно отчетлива членистость брюшного отдела, который у примитивных насекомых включает не менее 11 сегментов. Менее отчетливы сегменты (три), вошедшие в состав грудного отдела, голова же не имеет различных границ между отдельными сегментами; их можно выявить только при специальном сравнительно-морфологическом анализе и лишь у наименее измененных в ходе эволюции представителей класса.

Разделение тела на сегменты, связанные между собой эластичными мембранами, обеспечивает возможность червеобразных изгибаний даже при весьма жестких покровах, которые наряду с защитой внутренних органов служат опорой и местом прикрепления мышц, то есть выполняют роль внешнего скелета — прочного, но подвижного. При малых размерах тела внешний скелет намного прочнее внутреннего и вовсе не так тяжел, как может показаться на первый взгляд.

У членистоногих животных каждый сегмент тела имеет пару придатков, обслуживаемых системой мышц, развившихся из парных целомических мешков, а также нервный узел (ганглий) и камеру спинного сосуда. Некоторым сегментам соответствуют парные органы выделения (целомодукты) и половые органы — гонады. Наряду с межсегментными перетяжками они служат признаками отдельного сегмента, которые наиболее полно выражены у кольчатых червей. У насекомых сохраняются лишь немногие из них, причем наиболее стабильный и явный признак — наличие межсегментных границ — не в полной мере отвечает постоянно кольцеобразов. При сильном развитии мускулатуры, связанном с наземным существованием, возникает необходимость в прочном при-

креплению мощных мышц к покровам, и роль опорных площадок выполняют межсегментные впячивания покровов, упрочнение которых препятствует смещениям сегментов друг относительно друга и изгибаниям тела. Однако вместо теряющих подвижность межсегментных границ у насекомых формируются вторичные сочленения, проходящие вблизи заднего края сегментов.

Таким образом, видимая внешняя сегментация тела насекомых не совпадает с сегментацией кольчатых червей, не имеющих столь мощной мускулатуры.

Соотношения между первичной сегментацией кольчатых червей и вторичной сегментацией насекомых можно продемонстрировать схемой, приведенной на рисунке 4. Наиболее сильные изменения такого рода испытывают грудные сегменты, в которых сосредоточены мышцы крыльев и ног: исходные межсегментные сочленения, служащие для них опорой, преобразуются в глубокие жесткие фрагмы, причем для предотвращения деформаций стенки сегментов дополнительно укрепляются швами и перегородками. Глубоко вдаваясь в полость сег-

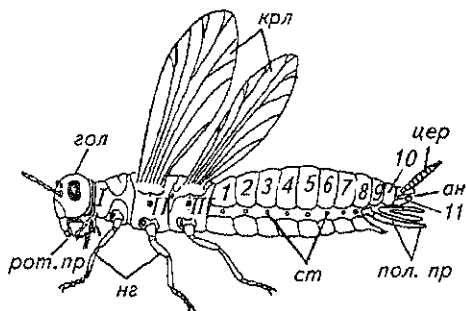


Рис. 3. План строения насекомого:

гол — голова; I, II, III — последовательные сегменты грудного отдела; 1—7 — прегенитальные; 8, 9 — генитальные; 10, 11 — постгенитальные сегменты брюшка; крл — крылья; ил — ноги; пол. пр — половые придатки; цер — церки; рот. пр — ротовые придатки; ан — анальное отверстие; ст — стигмы

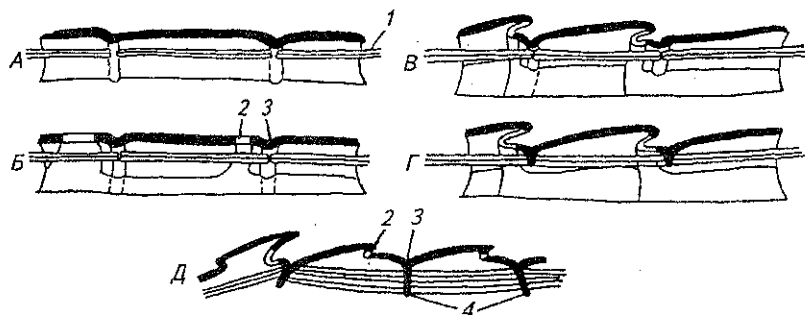


Рис. 4. Схема вторичной сегментации туловища насекомого (по Шванвичу, 1949, с изменениями):

А — исходное состояние (покровы тела мягкие); Б — склеротизация покровов и формирование вторичных межсегментных борозд; В — телескопическое сдвигание сегментов; Г — образование фрагм; Д — усиление фрагм в крылоносных сегментах с особенно мощной мускулатурой; 1 — продольные спинные мышцы; 2 — вторичные межсегментные борозды; 3 — первичные межсегментные борозды; 4 — фрагмы

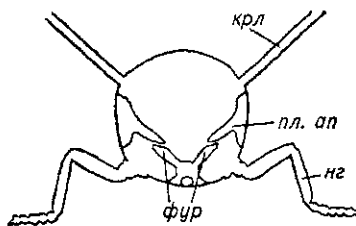


Рис. 5. Внутренний скелет грудного сегмента насекомого:

крл — крылья; нг — ноги; фур — фурка;
пл. ап — плеуральные апофизы

мента, эти структуры выполняют роль внутреннего скелета, и степень его развития определяется развитостью мускулатуры. Это особенно наглядно у высших насекомых (рис. 5), отличающихся совершенством полета.

ГОЛОВА И ЕЕ ПРИДАТКИ

Голова насекомого (рис. 6) представляет собой плотную капсулу — эпикраниум, к которой причленяются ротовые придатки и антенны. Ее поверхность разделена швами на участки и с обеих сторон имеет выпуклые фасеточные глаза. Номенклатура отдельных швов и участков заимствована из анатомии человека и часто используется для определения насекомых в практической работе систематика.

Обычно самая верхняя часть эпикраниума представлена теменем (vertex), разделенным срединным эпикраниальным швом на правую и левую половины. Спускаясь на переднюю лицевую поверхность головы, эпикраниальный шов раздваивается на лобные швы, ограничивающие треугольный лоб (frons).

По обеим сторонам лба располагаются щеки (genae), переходящие без видимых границ в темя. Сзади они ограничиваются затылочным швом, служащим также задней границей темени. Позади затылочного шва за щеками именуются узкие защечки (postgenae), а за теменем — поле затылка (occiput). В свою очередь, и затылок, и защечки отделены заднезатылочным, или постмаксиллярным, швом от заднезатылка (postocciput), окаймляющего узким воротничком затылочное отверстие. На лицевой поверхности и с боков головной капсулы нижней границей лба, щек и зашек является шов, именуемый подо лбом эпистомальным швом, под щеками субгенальным и под защечками гипостомальным швом. Он отделяет ото лба широкий наличник (clypeus), с которым сочленена верхняя губа (labrum), а от щек и зашек узкие подщечки (subgenae) с верхними (mandibulae) и нижними (maxillae) челюстями насекомого. Непосредственно под заднезатылком причленяется нижняя губа (labium).

На лбу и темени многих насекомых находятся 1—3 маленьких дорзальных, или теменных, глазка, а у концов эпистомального и постмаксиллярного швов, то есть между лбом и наличником и над основа-

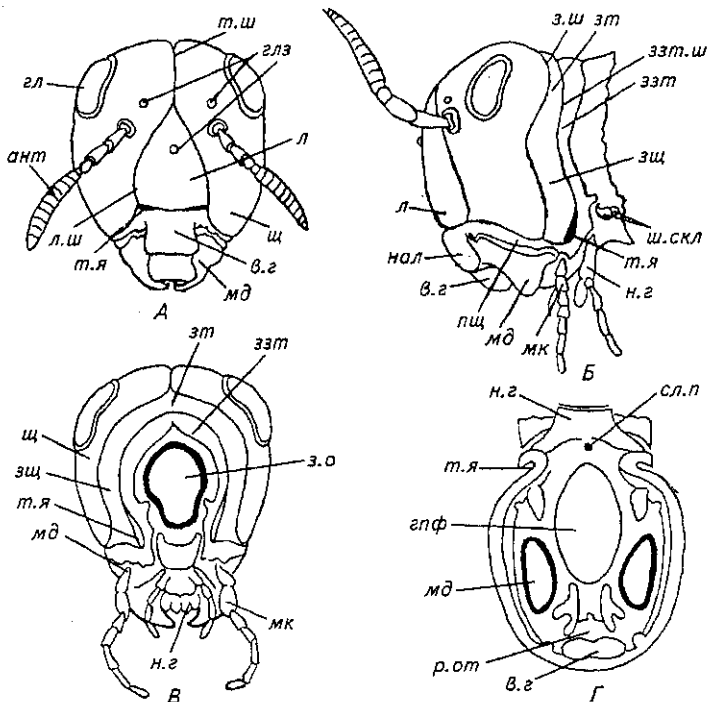


Рис. 6. Схема строения головы насекомых спереди (А), сбоку (Б), сзади (В) и снизу (Г) (по Snodgrass, 1935):

гла — глаза; ант — антенны; г.л.з. — глазки; в. г. — верхняя губа; мд — мандибулы; мк — максиллы; н. г. — нижняя губа; т. ш. — теменной шов; л. ш. — лобные швы; л — лоб; нал — наличник; щ. — щеки; пщ. — подщeki; зщ. — защeki; з.т. — затылок; з.ш.т. — заднезатылок; з.о. — затылочное отверстие; р.от. — ротовое отверстие; т.я. — тенториальные ямки; гпф — гипофаринкс; з.ш. — затылочный шов; з.ш.т.ш. — заднезатылочный шов; ш.скл. — шейные склериты; сл.п. — отверстие слюнного протока

ниями нижних челюстей, — глубокие тенториальные ямки. Эти ямки образованы впячиваниями покровов, которые проникают узкими рукавами внутрь головной капсулы и формируют ее внутренний скелет — тенторий (tentorium), показанный на рисунке 7. И тенторий, и швы эпикраниума придают голове насекомых особую прочность и служат опорой для мощных челюстных мышц и мышц глотки. Этим же целям отвечают общая консолидация и слияние головных сегментов друг с другом, не допускающие взаимных смещений и деформаций.

Основываясь на наиболее очевидных признаках сегментации, а именно на наличии придатков и межсегментных борозд, можно выделить в голове насекомого сегменты нижней губы (лабиальный, или постмаксиллярный, сегмент) и нижних челюстей (максиллярный сег-

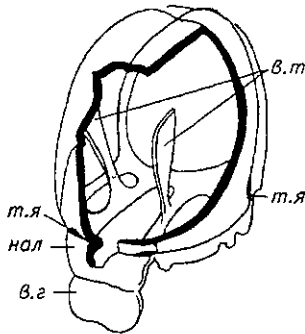


Рис. 7. Внутренний скелет головы (по Шванвичу, 1949):

нал — наличник; *в.г* — верхняя губа; *т.я* — тенториальные ямки; *в.т* — ветви тентория

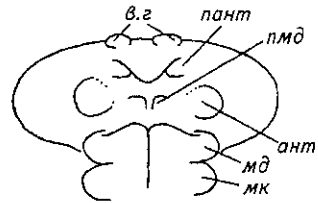


Рис. 8. Формирующиеся сегменты головы зародыша палочника:

в.г, *пант*, *ант*, *пмд*, *мд*, *мк* — зачатки сегментов верхней губы, преантенн, антенн, премандибулярного, мандибулярного и максиллярного сегментов соответственно

мент), ограниченные заднезатылочным и затылочным швами эпикраниума. Далее выделяется сегмент верхних челюстей (мандибулярный сегмент), который, однако, не отделен швом от вперидлежащего, премандибулярного, сегмента. Лишенный развитых придатков и собственных границ, этот сегмент выделяется на основании парных целомов и зачатков придатков, формирующихся у эмбриона, но редуцирующихся впоследствии (рис. 8). Возможно, что эти придатки соответствуют вторым антеннам ракообразных. Далее следуют сегменты антенн и преантенн, причем придатками последнего является верхняя губа, образованная слившимися друг с другом парными зачатками. Считая, что акрону членистоногих и предротовой лопасти кольчатых червей соответствует фронтотемпальная область головы насекомого (область лба и наличника), мы, таким образом, насчитываем шесть сегментов головного отдела, признаки которых выражены в разной степени.

Приведенная трактовка сегментарного состава головы насекомых не является общепринятой. Некоторые авторы насчитывают в голове насекомых до семи отдельных сегментов, другие — сокращают их число до пяти и даже четырех. До сих пор нет единой точки зрения о производных акрона и о придатках преантеннального сегмента, о природе его целомов и соответствии антенн либо туловищным конечностям, либо придаткам акрона. Эти вопросы имеют принципиальное значение для решения проблемы происхождения насекомых. Разнообразие структур головной капсулы насекомых, ее форм и пропорций не поддается сколько-нибудь схематичному и компактному описанию. Поэтому мы ограничимся рассмотрением лишь немногих характерных примеров, приведенных на рисунке 9. Особенно сильные изменения эпикраниума связывают с изменениями

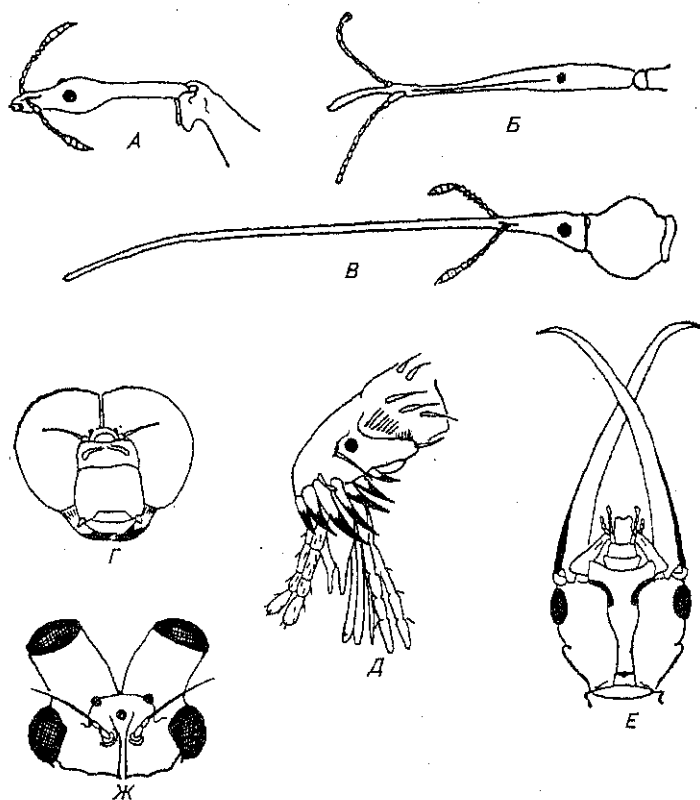


Рис. 9. Отдельные примеры видоизменения головы у насекомых:

A — жук *Apoderus longiceps*; *Б* — жук *Brenithis* sp.; *В* — жук *Anthiarhinus rectirostis*; *Г* — стрекоза; *Д* — блоха; *Е* — личинка коридала (*Neuroptera*); *Ж* — поденка (по разным авторам)

ротовых органов, глаз и антенн. На некоторых из них мы остановимся впоследствии, сейчас укажем только на различные способы постановки головы и ее сочленения с туловищем. Наиболее типичное состояние — гипогнатическое, при котором продольная ось эпикраниума перпендикулярна оси тела, а ротовые органы обращены вниз.

При более специализированном прогнатическом типе, свойственном многим хищникам, ротовые органы обращены вперед и ось эпикраниума совпадает с осью тела. Наконец, при опистогнатическом типе (у цикад и некоторых других насекомых) голова сильно скошена вниз и назад, а ее ось образует острый угол с осью тела (рис. 10).

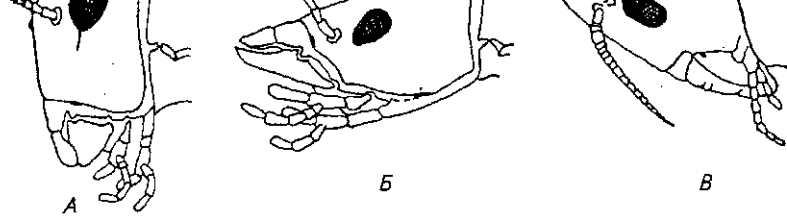


Рис. 10. Различные типы постановки головы у насекомых (по Шванвичу, 1949):

А — гипогнатический; Б — прогнатический; В — опистогнатический

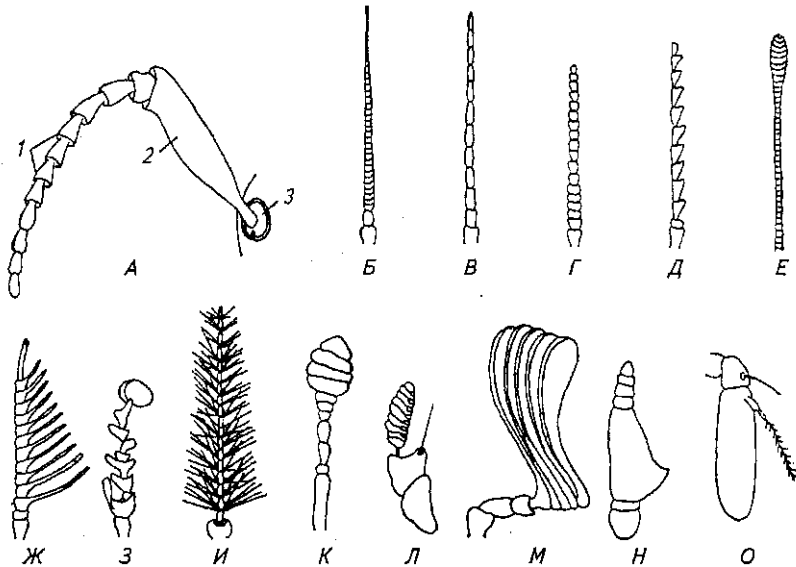


Рис. 11. Антенны насекомых:

А — общий план строения: 1 — жгут; 2 — ножка; 3 — основной членик. Антенны: щетинковидная (Б); нитевидная (В); четковидная (Г); пиловидная (Д); булабовидная (Е); гребенчатая (Ж); неправильная (З); перистая (И); головчатые жуков-мертвоедов (К), блох (Л); пластинчатая (М); с расчлененным члеником (у двукрылых) (Н) и щетинконосная (О) (по разным авторам)

Антенны насекомых представляют собой парные членистые придатки, обычно весьма подвижные и хорошо развитые. Лишь у личинок мух и некоторых перепончатокрылых, а также у самок веерокрылых и бабочек-мешочниц антенны редуцированы до небольших бугорков или дисков. Выполняя роль своеобразных локаторов, они могут считаться по совокупности отдельных рецепторов органами осязания и обоняния, а иногда и органами слуха, воспринимающими ультразвук. Полагают, что они соответствуют первой паре антенн ракообразных.

Положение антенн, как и их размеры и форма, весьма изменчиво у разных видов. Обычно антенны располагаются в неглубокой антеннальной ямке на темени, вблизи глаз или верхних челюстей насекомого и состоят (рис. 11) из основного членика (*scapus*), членика-ножки (*pedicellum*) и многочленикового жгута (*flagellum*). Подвижность основного членика обеспечивается мышцами, связанными с тенторием, однако он имеет и собственную мускулатуру, управляющую движениями ножки и жгута, членики которого обычно лишены мышц. Лишь у некоторых, наиболее примитивных насекомых членики жгута снабжены собственными мускулами и способны к самостоятельным движениям.

Нередко строение антенн используется в определении насекомых, и поэтому в практической систематике существуют специальные обозначения для разных их типов (см. рис. 11). Наиболее просты нитевидные и щетинковидные антенны, различающиеся тем, что последние утончаются к вершине. Далее выделяют четковидные антенны, жгут которых напоминает связку бус, пиловидные (одно- и двусторонние), гребенчатые, булавовидные, веретеновидные, пластинчатые и перистые. Наряду с ними различают коленчатые антенны с весьма длинным основным члеником, к которому под углом прикрепляются ножка и жгут, а также щетинконосные и неправильные. У некоторых видов насекомых антенны у самцов развиты сильнее, чем у самок, что связывают с необходимостью активного поиска последних, ведущих менее подвижный образ жизни. Подчас антенны принимают на себя, казалось бы, несвойственные им функции, например обеспечение дыхания и удержание добычи (жуки и личинки водлобов) или органов равновесия (клопы-гладыши).

Характеризуясь широчайшим разнообразием вариантов, ротовые органы насекомых в своей основе представлены грызущим ротовым аппаратом, свойственным прямокрылым (*Orthoptera*) и многим другим, относительно примитивным представителям класса (см. рис. 6). Напомним, что они являются придатками сегментов головы и, исключая непарную верхнюю губу, гомологичны парным туловищным конечностям. Верхняя губа, хотя и развивается из парных зачатков, считается либо новообразованием, либо преобразованными в ходе эволюции придатками акрона. Обычно она имеет вид широкой лопасти, сочлененной с наличником и несущей на своей внутренней поверхности своеобразные зубцы эпифаринкса, или надглоточника (рис. 12).

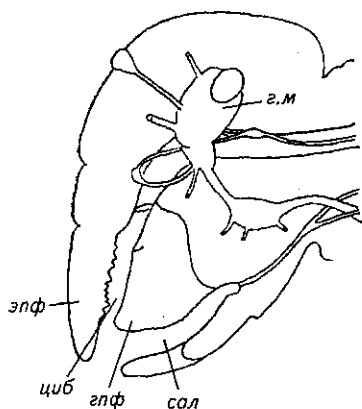


Рис. 12. Голова насекомого в разрезе (по Шванвичу, 1949):

г. м. — головной мозг; эпф — эпифаринкс; гипф — гипофаринкс; циб — цибарий; сал — слюварий

Верхние челюсти (mandibulae), или жвалы, показанные на рисунке 13, А, — придатки мандибулярного сегмента, играют основную роль в грызущем ротовом аппарате, откусывая и сминая частички пищи. В соответствии с этим у хищных насекомых они особенно прочны и имеют форму серпа, узкого и острого у вершины, но массивного и тупого у основания. Сочленяясь с головной капсулой двумя мышечками, они движутся в одной плоскости. У растительноядных форм жвалы более тупые и зазубренные и снабжены в основной своей части (коренной, или молярной) серией ребер и борозд, содействующих перетиранию пищи. У примитивных насекомых жвалы имеют лишь одно сочленение и способны к менее точным и силь-

ным движениям в разных плоскостях. Они непохожи на ноги насекомого, хотя и являются их гомологами, как парные придатки сегмента. Нижние челюсти (maxillae) грызущего ротового аппарата наиболее сложны по строению (рис. 13, Б). Они образованы основным члеником (cardo), стволиком (stipes), парой жевательных лопастей — наружной (galea) и внутренней (lacinia) — и членистым нижнечелюстным щупиком (palpus maxillaris), отходящим от стволика. Приводимые в движение системой мышц, все эти компоненты нижней челюсти принимают участие в пережевывании пищи, причем нижнечелюстной щупик является и органом вкуса. При сравнении его с двуветвистыми конечностями трилобитов и ракообразных можно прийти к мнению, что нижнечелюстной щупик отвечает их внутренним ветвям и, по-видимому, гомологичен придаткам грудных сегментов насекомого, то есть ногам. Вместе с тем есть основания сравнивать жевательную лопасть — лацинию — с мандибулой, так как жвалы некоторых многоножек имеют развитые стволик и основание, а у ряда ракообразных они сохраняют верхнечелюстной щупик.

Нижняя губа (labium), по существу, является второй парой нижних челюстей, но сросшихся друг с другом в основании. Действительно, каждому компоненту нижней челюсти соответствует определенная структура в нижней губе (рис. 13, В). Например, основным членикам максилл отвечает постментум (postmentum), разделенный на гомологичный стволикам подбородок (mentum) и подподбородок (submentum). Сопоставление жевательных лопастей с придатками прементума (praementum) позволяет соотнести

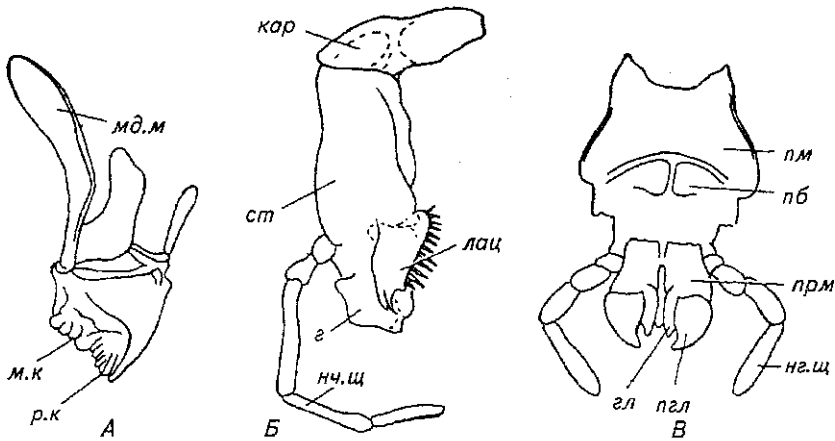


Рис. 13. Ротовой аппарат грызущего типа (по Gillot, 1980):

А — верхние челюсти (мандибулы): *мд. м* — мандибулярные мышечки; *м. к* — молярный (коренной) край; *р. к* — режущий край мандибулы; *Б* — нижние челюсти (максиллы): *кар* — карпо (основной членик); *ст* — стипес (стволик); *г* — галеа; *лац* — лациния; *нч. щ* — нижнечелюстной щупик; *В* — нижняя губа: *пб* — подбородок (ментум); *пм* — постментум; *прм* — прементум; *гл* — глоссы; *пгл* — параглоссы; *нг. щ* — нижнегубной щупик

лацинии с язычками (glossae) нижней губы, а галеа — с придаточными язычками (paraglossae). Сходство нижнегубных щупиков (palpi labiales) с нижнечелюстными очевидно и не требует комментариев.

Итак, грызущий ротовой аппарат образован верхней губой, двумя парами челюстей и нижней губой. Расположенные вокруг рта, они ограничивают предротовую полость, в которую в виде толстого и мягкого языка вдается подглоточник (hypopharynx) (см. рис. 12). Разделяя предротовую полость на два отдела — передний и задний, подглоточник противопоставляется надглоточнику (epipharynx) и вместе с ним участвует в сминании пищевого комка перед заглатыванием. В передний отдел, называемый цибарием (cibarium), открывается глотка, в задний, или саливарий (salivarium), — протоки слюнных желез.

Такова принципиальная схема грызущего ротового аппарата, с помощью которого насекомые, им обладающие, питаются твердой пищей, откусывая и дробя ее мощными челюстями. Вместе с тем грызущий ротовой аппарат служит общей основой для всех возможных модификаций ротовых органов насекомых. В конечном счете и хоботки бабочек-бражников, и острые стилеты клопов, и сверла мухи цеце и жигалок основаны на примитивных ротовых органах грызущего типа, свойственных и тараканам, и термитам, и прямокрылым, и веснянкам, и многим другим относительно примитивным насекомым.

РАЗНООБРАЗИЕ РОТОВЫХ АППАРАТОВ

Своеобразие грызуще-лижущего ротового аппарата перепончатокрылых (рис. 14) определено в эволюционных взаимодействиях с опыляемыми ими растениями. Сохранив все основные структуры прототипа (грызущего ротового аппарата), он сформировался за счет редукции одних компонентов или усиленного развития других. При этом в наименьшей степени изменились верхняя губа и мандибулы. С помощью мандибул, принимающих вид узких лопаточек, насекомые строят гнезда, а в покое мандибулы плотно прижимают сложенные под головной максиллы и нижнюю губу. Последние преобразуются в узкие лопасти, слагающиеся в удлиненный хоботок для всасывания нектара.

Кардо — основной членик максилл, представляет собой стержень, сочлененный с краем головной капсулы, с сильно измененным стволиком, несущим рудимент нижнечелюстного щупика. Особенно сильно развиты галеа, тогда как лацинии образуют небольшие эластичные створки у основания хоботка. Среди компонентов нижней губы можно выделить субментум, образующий вилочку (*logum*), между ветвями которой помещен треугольный подбородок, и прементум — вытянутую пластинку с причлененными у ее вершины длинными нижнегубными щупиками, короткими пароглоссами и тонкими, сросшимися друг с другом глоссами.

Таким образом, нижние челюсти и нижняя губа, сохранив все основные структуры грызущего ротового аппарата, сформировали хоботок, причем его дном стал прементум со своими придатками, а боковыми стенками — стволики и галеа максилл. Сгибаясь по продольному шву и налегая друг на друга краями, они замыкаются в узкую трубку, открытую с обоих концов у вершины и основания. Однако отверстие у основания, служащее для кормления личинок маточным молочком, способно плотно замыкаться лациниями в момент всасывания нектара. Вершинное отверстие хоботка остается незамкнутым, и из него выдаются сросшиеся глоссы. Густо покрытые щетинками, они заканчиваются своеобразной маленькой ложечкой и, вибрируя при погружении в нектарник, содействуют продвижению нектара вверх, к ротовому отверстию. Наряду с этим продвижение жидкой пищи по хоботку обеспечивается действием глоточного насоса.

Расположенные на одном уровне сочленения нижних челюстей и нижней губы (лабиомаксиллярные сочленения) позволяют хо-

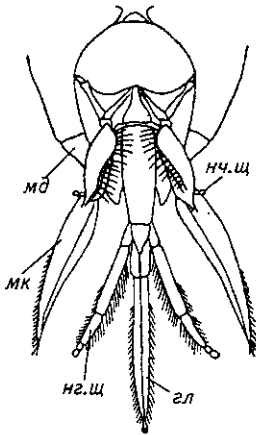


Рис. 14. Грызуще-лижущий ротовой аппарат перепончатокрылых. Обозначения те же, что на рис. 6, 13 (по Gillot, 1980)

ботку складываться в два колена и прижиматься мандибулами к голове. Вместе с тем, приведенный в рабочее состояние, развернутый хоботок благодаря гибкости околоротовой мембраны и вышеназванным сочленениям может сильно выдвигаться вперед и проникать в узкие глубокие венчики цветков. Среди обычных для нашей фауны перепончатокрылых-опылителей особенно длинным хоботком обладают шмели, и это позволяет им кормиться даже на культурных сортах клевера ползучего (красного), глубокие нектарники которого недоступны для пчел.

Особенно радикальные преобразования связаны с оформлением ротового аппарата чешуекрылых (рис. 15). Его основу составляет сильно вытянутые галеа. Свернутые в покое под головой плотной спиралью, они способны стремительно развернуться в длинный и тонкий хоботок, проникающий в глубокие венчики цветков. У некоторых бражников галеа превосходят длину тела.

Наряду с ними у многих бабочек сохраняются рудиментарные нижнечелюстные щупики, тогда как щупики нижней губы обычно хорошо развиты, несмотря на значительное сокращение других ее структур. Мандибулы незаметны, а редуцированная верхняя губа лишь прикрывает сверху основание хоботка. Отметим, что у примитивных форм, например у зубатых молей, мандибулы вполне развиты, как и другие компоненты грызущего ротового аппарата, но галеа сравнительно невелики. Существенно, что это примитивное состояние, близкое к описанной ранее схеме, связано рядом переходов с состоянием высокой специализации, весьма характерным для чешуекрылых; при этом последовательному удлинению галеа сопутствует последовательная редукция других компонентов грызущего ротового аппарата (рис. 16).

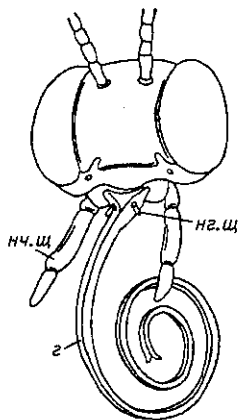


Рис. 15. Сосущий ротовой аппарат чешуекрылых. Обозначения те же, что на рис. 13 (по Шванвичу, 1949, с изменениями)

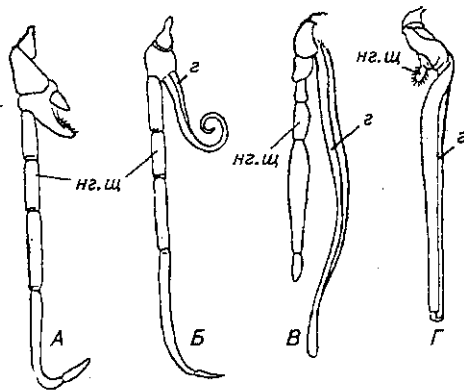


Рис. 16. Последовательные этапы формирования хоботка у чешуекрылых (по Шванвичу, 1949):

А — исходное состояние у Micropterygidae; Б — удлинение галеа у *Mnemonia auricana*; В — хоботок *Pronuba yuccasella*; Г — хоботок *Synanthedon exitiosa*. Обозначения те же, что на рис. 13

Несмотря на внешнюю простоту строения, сосущий хоботок бабочек весьма совершенен. Обе длинные и гибкие галеа соединены друг с другом по всей длине скользящим сочленением и плотно прилегают друг к другу свободными краями. Формирующаяся при этом трубка служит для проведения нектара, засасываемого мощным насосом, расположенным внутри головы и представленным видоизмененными стволками максилл. Вместе с тем галеа имеют собственные полости, сообщающиеся с полостью тела. С силой нагнетая в них полостную жидкость, бабочка быстро разворачивает тугую спираль хоботка, приводя его в деятельное состояние. Закончив питание, она ослабляет давление, и хоботок снова скручивается спиралью, как часовая пружина.

Итак, мы остановились на ротовых аппаратах двух типов: грызуще-лижущем перепончатокрылых и сосущем — чешуекрылых. Различаясь по набору структур и тенденциям эволюции, они тем не менее выполняют сходные функции, сводящиеся к всасыванию жидкой пищи. Рассматривая колюще-сосущие ротовые аппараты комаров и клопов, мы увидим иные преобразования исходного грызущего ротового аппарата, которые наряду со всасыванием жидкой пищи обеспечивают прокалывание ограничивающих ее оболочек.

Конструктивной основой колюще-сосущего ротового аппарата клопов и близких к ним равнокрылых служат четыре тонких стилета (рис. 17, 18). Соответствующие мандибулам и максиллам, они заключены в членистую нижнюю губу, выполняющую роль ножен, и в момент прокалывания покровов способны выдвигаться из нее (рис. 19).

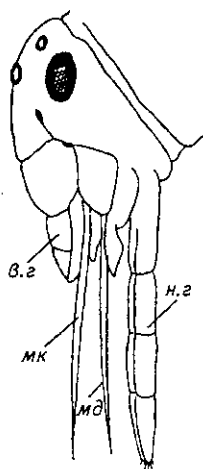


Рис. 17. Колюще-сосущий ротовой аппарат полужесткокрылых. Обозначения те же, что на рис. 6 (по Шванвичу, 1949)

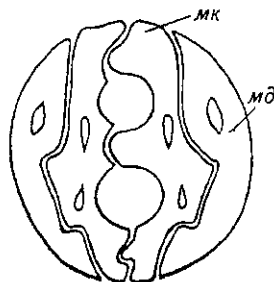


Рис. 18. Поперечный срез через стилеты ротового аппарата клопа. Обозначения те же, что на рис. 6 (по Шванвичу, 1949)

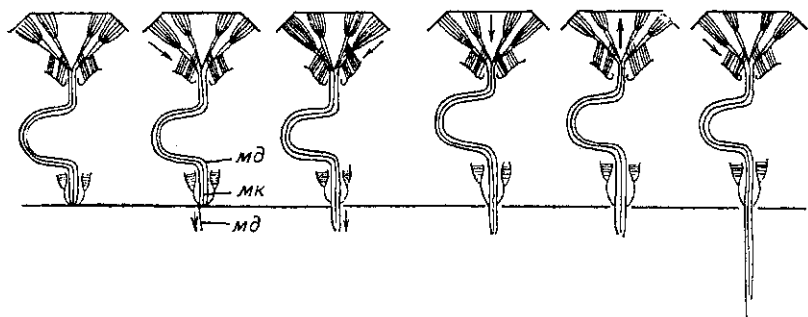


Рис. 19. Последовательные акты внедрения стилетов ротового аппарата клопов в ткани питающего организма. Обозначения те же, что на рис. 6 (по Weber, 1966)

При этом сначала продвигается вперед одна из мандибул, затем — вторая, и лишь после того, как они плотно укрепятся в тканях зазубренными краями, одним быстрым движением выдвигаются обе максиллы. Далее все операции повторяются заново, и так шаг за шагом клоп вводит стилеты в ткани питающего организма.

У некоторых форм стилеты намного длиннее тела и в покое свернуты широкой петлей или спиралью внутри головы. Для того чтобы ввести их целиком, насекомое после каждого внедрения стилетов плотно сжимает их нижней губой и, отводя голову назад, постепенно разворачивает спирали и петли. При этом стилеты не выдергиваются из ранки и при следующем внедрении проникают на еще большую глубину. Одновременно через канал, образованный противоположными желобками на внутренней поверхности максилл, в ранку вводится слюна, обладающая протеолитическими, а у паразитов и анестезирующими свойствами и способностью разжижать кровь животных и соки растений. Именно поэтому прокол может не вызвать болезненных ощущений, которые появляются лишь впоследствии. Наряду со слюнным каналом аналогичные желобки на максиллах образует канал для всасывания жидкой пищи (см. рис. 17).

Понятно, что прокалывание жестких покровов требует значительного усилия, которое трудно развить мелким, легковесным цикадкам и тлям. Однако опистогнатическая постановка головы позволяет смещать стилеты к центру тяжести тела, что облегчает выполнение этой задачи. Добавим, что максиллярные стилеты, по-видимому, соответствуют лациниям; другие компоненты ротового аппарата, а именно верхняя губа и рудиментарный гипофаринкс, не участвуют в проколе.

У низших двукрылых, например комаров, в отличие от полужесткокрылых и равнокрылых колпоще-сосущий аппарат образован шестью стилетами (рис. 20). Кроме тонких мандибул и максилл в прокалывании участвуют удлиненные верхняя губа и гипофаринкс. Первая напоминает косо срезанную иглу шприца и особенно прочна. Являясь

опорой для других стилетов, она вместе с тем предназначена для проведения пищи, тогда как более тонкий гипофаринкс — для проведения слюны. Осуществляя прокол, комар прочно цепляется за покровы коготками лапок и, надавливая на хоботок, пропиливает кожу зазубренными максиллами. Последние, видимо, гомологичны галеа и вместе с другими стилетами окружены, как футляром, нечленистой нижней губой (рис. 21).

Перейдем к рассмотрению наиболее своеобразного и универсального ротового аппарата насекомых — мускоидного, лижущего, или фильтрующего, хоботка высших мух (рис. 22). Представленный гипертрофированной нижней губой, он сохранил видоизмененные максиллы, гипофаринкс и верхнюю губу, но полностью утратил мандибулы. Основание хоботка, или его рostrum, образовано разросшимися краями головной капсулы, наличником, нижнечелюстным щупиком и максиллярным склеритом, служащим для складывания хоботка. Верхняя губа и гипофаринкс включены в гаустеллум. По-видимому, он соответствует прементуму, имеющему видоизмененные нижнегубные щупики — лабеллулы. И рostrum, и гаустеллум, и лабеллулы подвижно соединены друг с другом. Складываясь двумя коленами под головой, в недействительном состоянии они почти незаметны.

При разворачивании хоботка особой подвижностью отличаются лабеллулы, имеющие вид двух полукруглых присосок с расположен-

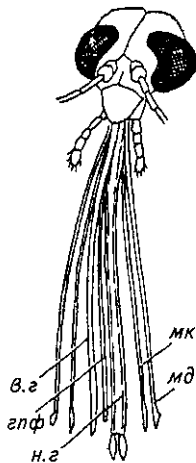


Рис. 20. Колошесосущий ротовой аппарат комаров. Обозначения те же, что на рис. 6 (по Шванвичу, 1949)

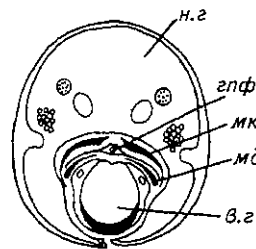


Рис. 21. Поперечный срез через хоботок комара. Обозначения те же, что на рис. 6 (по Weber, 1966)

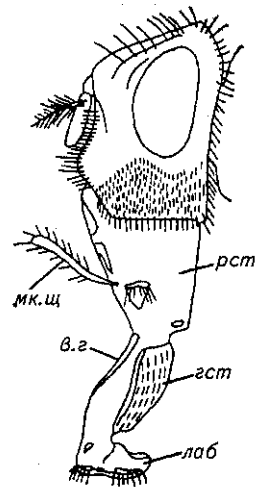


Рис. 22. Мускоидный (лижущий) ротовой аппарат высших двукрылых (по Шванвичу 1949):

в.г. — верхняя губа; мк.щ. — максиллярный щупик; рст. — рostrum; гст. — гаустеллум; лаб. — лабеллулы

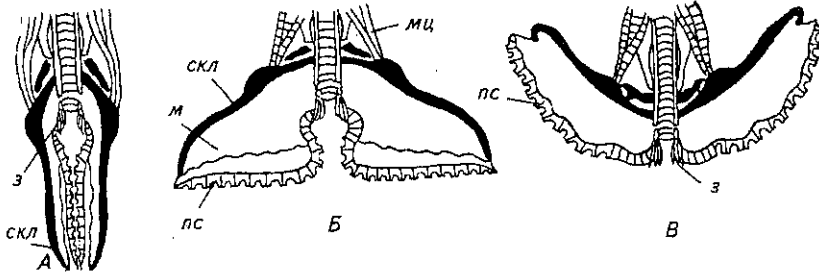


Рис. 23. Разворачивающиеся лабеллумы ротового аппарата высших двукрылых в положениях покоя (А), фильтрации жидкой пищи (Б), обскребывания субстратов (В):

з — зубы; пс — псевдотрахеи; м — гибкая мембрана; мц — мышцы; скл — склериты

ным между ними по центру отверстием для приема пищи (рис. 23). К этому отверстию подходят погруженные под поверхность лабеллумов псевдотрахеи — тонкие трубочки с мелкими порами, укрепленные полукруглыми склеритами. Через поры отфильтровывается полужидкая пища. Проникая в псевдотрахеи, она проходит через центральное отверстие в гаустеллум и рострум и в конце концов достигает глотки в голове насекомого. На границе центрального отверстия, между подходящими к нему псевдотрахеями, расположены крепкие зубы. При выворачивании лабеллумов они обнажаются и служат для дробления твердых субстратов, а при складывании погружаются внутрь.

Таким образом, наряду с фильтрацией полужидкой пищи и всасыванием воды мускоидный хоботок допускает питание твердой пищей, которая обычно разжижается выделяемой слюной. Благодаря мягкости всех компонентов и эластичности мембраны лабеллумов хоботок высших мух способен охватывать мелкие частички пищи, плотно прижиматься к субстратам и проникать в довольно узкие щели. Расположенные внутри него склериты и мышцы обеспечивают весьма разнообразные движения лабеллумов, складывание и разворачивание хоботка, а также всасывание пищи.

Широкое разнообразие функций мускоидного ротового аппарата обуславливает эволюционный прогресс высших двукрылых. Лишь неспособность к прокалыванию покровов несколько ограничивает набор используемых пищевых субстратов. За счет незначительных преобразований лабеллумов некоторые представители подотряда становятся кровососами.

Увеличение и увеличение числа зубцов у пищевого отверстия позволяют жигалкам и мухам цеце просверливать даже толстую кожу млекопитающих: плотно прижимая хоботок и попеременно выворачивая и вворачивая лабеллумы, эти насекомые процарапывают кожу до появления крови (рис. 24). Таким образом, в пределах названной группы реализуются почти все возможные для насекомых способы приема пищи.

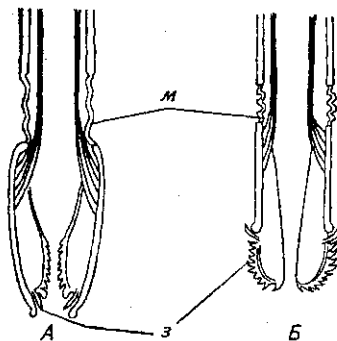


Рис. 24. Сверлящий ротовой аппарат высших двукрылых (жигалок и мухи цеце, видоизменено по Шванвичу, 1949):

А, Б — соответственно свернутый и развернутый хоботок. Обозначения те же, что на рис. 23.

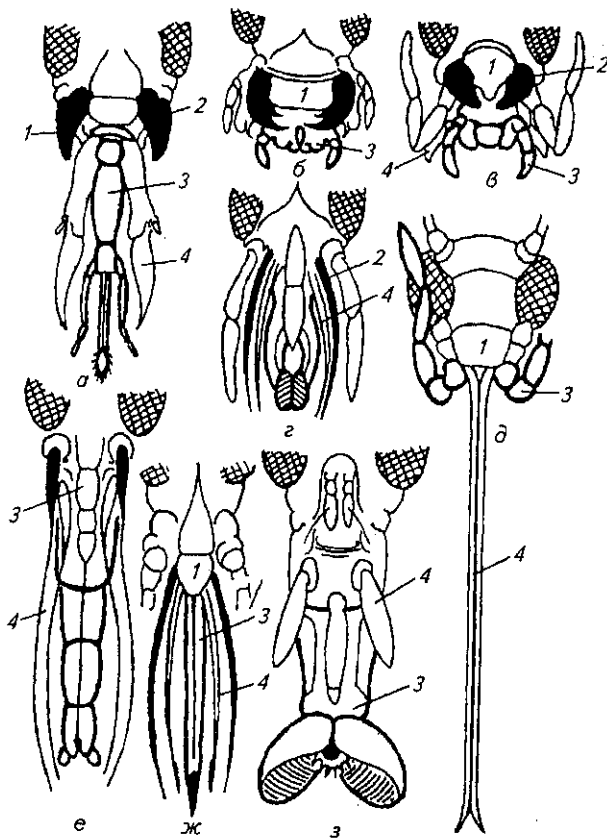


Рис. 25. Гомологии ротовых органов насекомых:

а — грызуще-лизущие; б — грызущие (ортоптероидные); в — грызущие (ручейников); г — режущие (слипней); д — сосущие (хоботок бабочек); е, ж — колюще-сосущие (клопов и комаров); з — лизущие (мух); 1 — верхняя губа; 2 — мандибулы; 3 — нижняя губа; 4 — максиллы

Нами рассмотрены лишь некоторые типы ротовых аппаратов, многие их модификации остались за пределами обсуждения. Однако приведенных сведений достаточно для демонстрации эволюционной пластичности отдельных структур и наиболее общих тенденций их преобразования. Соответствующие гомологии отдельных структур ротовых органов насекомых представлены на рисунке 25.

ГРУДНОЙ ОТДЕЛ И ЕГО ПРИДАТКИ

Сосредоточение локомоторных функций и сопутствующее развитие мышц крыльев и ног привели к обособлению и консолидации грудного отдела насекомых. Слагающие его сегменты, именуемые переднегрудью (prothorax), среднегрудью (mesothorax) и заднегрудью (metathorax), для прочности укреплены дополнительными швами и элементами внутреннего скелета (рис. 26).

Особенно сильно развились средне- и заднегрудь, на которых у подавляющего большинства имеются крылья. В меньшей степени изменилась лишенная крыльев переднегрудь.

Конструктивной основой грудного сегмента служат связанные друг с другом склериты: спинки — тергит (tergum), груди — стернит (sternum) и боковых стенок — плейрит (pleuron), которые подразделяются на более мелкие элементы внешнего скелета.

Однако прежде чем перейти к их описанию, напомним о несоответствии вторичной сегментации насекомых первичной сегментации кольчатых червей (см. рис. 4). Формирующееся в пределах истинного сегмента вторичное сочленение отделяет у заднего края тергита узкий постнотум (postnotum), который соединяется гибкой мембраной с его основной частью — нотумом (notum). Последний для противодействия деформации укреплен парой парапсоидальных швов и непарным V-образным швом, образующими неполную крестовину, препятствующую изгибам тергита (рис. 27). Ее передние ветви ограничивают поле прескутума (praescutum), или предщит, задние ветви — щитик, или скутеллум (scutellum), а пространство, заключенное между ними, называется щитом, или скутумом (scutum).

Сходным образом обеспечивается жесткость стернита. Расположенные на его поверхности Y-образный шов и стерральная складка, концы которой обозначены глубокими впачивани-

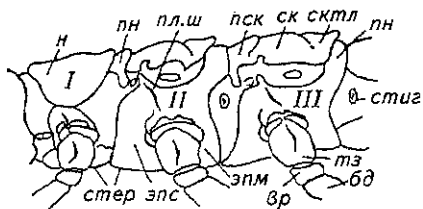


Рис. 26. Сегменты грудного отдела насекомых (по Шванвичу, 1949):

I — переднегрудь; II — среднегрудь; III — заднегрудь; н — нотум; пн — постнотум; п.ск. — прескутум; ск, ск.тл. — скутум и скутеллум; эпм, эпс — эпимеры и эпистерны плейритов; стер — стерниты; п.л.ш. — плейральный шов; тз — тазик; вр — вертлуг; бд — бедро; стг — стигмы

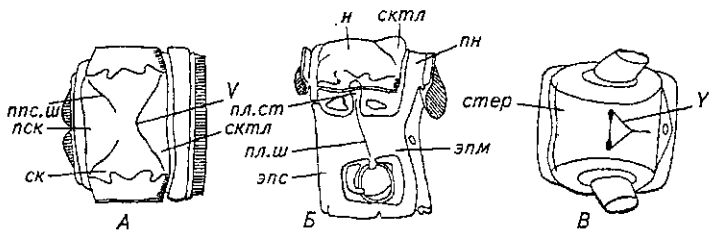


Рис. 27. Грудной сегмент насекомого в трех проекциях (по Romoser, 1981);

А — сверху; Б — сбоку; В — снизу; н — нотум; пн — постнотум; ппс. ш — парапсидальные швы; V — V-образный шов; пск — прескутум; ск — скутум; сктл — скутеллум; пл. ш — плейральный шов; пл. ст — плейральный столбик; Y — Y-образный шов. Другие обозначения те же, что на рис. 26

ями покровов, ограничивают продольные и косые деформации склерита.

Переходя к описанию плейрита, следует указать на разногласия по поводу его природы и происхождения. Вполне развитый в сегментах грудного отдела насекомых, и в особенности в сегментах, несущих крылья, плейрит, видимо, образовался за счет основного членика — ноги, так называемой субкокса. В соответствии с субкоксовой теорией, выдвинутой Р. Е. Снодграссом, субкокса, входя в состав стенки тела, образует три дуговидных склерита: анаплейрит и трохантинную пластинку, лежащие над сочленением ноги, и стерноплейрит, расположенный под этим сочленением (рис. 28).

Данное состояние сохраняется у некоторых первичнобескрылых насекомых, тогда как у более совершенных веснянок и термитов стерноплейрит сливается со стернитом, а задняя часть трохантинной пластинки наряду с анаплейритом преобразуется в плейрит. Передняя

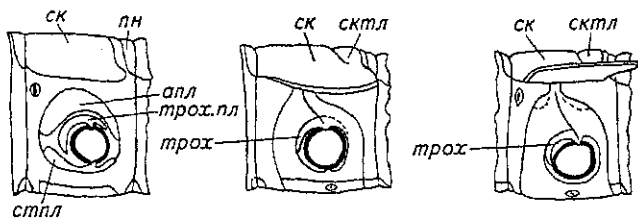


Рис. 28. Последовательные стадии формирования плейрита насекомых в соответствии с субкоксовой теорией происхождения плейрита (по Шванвичу, 1949):

ск — скутум; сктл — скутеллум; пн — постнотум; апл — анаплейрит; стпл — стерноплейрит; трох — трохантин; трох. пл — трохантинная пластинка

часть трохантинной пластинки обособляется в виде склерита — трохантина, несущего мышелок сочленения с конечностью.

У наиболее совершенных насекомых, в частности у перепончатокрылых, трохантин исчезает, и плейральная область становится монолитной. В противовес приведенной трактовке можно сослаться на суждение Э. Г. Беккера, согласно которому многочисленные мелкие склериты плейральной области многоножек, сливаясь друг с другом, послужили основой для формирования тазика и вертлуга конечностей насекомых. Иными словами, не плейрит образовался из конечности, а, наоборот, конечность — из склеритов плейральной области.

Не отрицая ценности обеих гипотез, мы считаем, что развитие плейрита связано с развитием крыльев, чему соответствуют следующие элементы его структуры: эпистерна (*episternum*) и эпимера (*epimeron*), разделенные плейральным швом (см. рис. 27), конец которого — плейральный столбик (*columella*) — обеспечивает опору для движения крыла. На нем, как на оси или стержне весов, раскачивается двуплечий рычаг крыловой пластинки (рис. 29).

Таким образом, плейрит, исключая область сочленения с конечностью, сливается со стернитом в монолитную и прочную капсулу. Вместе с тем сочленение тергита и плейрита сохраняет подвижность: оно представлено гибкой мембраной, которая продолжается жесткой пластинкой крыла, однако в задней части сегмента отчлененный от него постнотум сливается с эпимерами, что сообщает сегменту в целом дополнительную прочность. При этом каждый крылоносный сегмент (средне- и заднегрудь) приобретает облик чаши или короба, прикрытого сверху крышкой тергита. Сокращения мощных крыловых мышц попеременно притягивают тергит вниз и вместе с ним основания крыльев или, деформируя стенки стерноплейрального комплекса, способствуют выгибанию тергита вверх и наружу, а вместе с ним и движению основания крыльев. Расположенные на плейральном столбике крыловые пластинки соответственно поднимаются вверх или опускаются вниз (см. рис. 29), и эти движения обеспечивают полет насекомых.

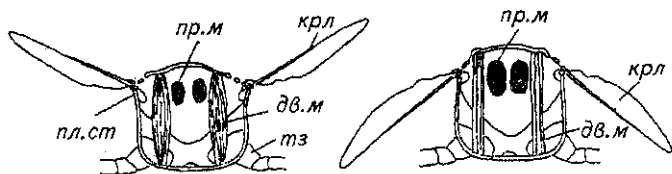


Рис. 29. Схема строения крылоносного сегмента насекомых (по Шванвичу, 1949):

крл — крылья; *пр. м* — продольные мышцы; *дв. м* — дорзовентральные мышцы; *тз* — тазик; *пл. ст* — плейральный столбик

Крыловые мышцы подавляющего большинства насекомых (исключая стрекоз) представляют собой мышцы непрямого действия. Движения крыльев обеспечиваются ими через деформации грудных сегментов, и лишь тонкие сухожилия мелких маневрирующих мускулов, выходя из стенки тела и непосредственно причленяясь к склеритам крыла, вызывают изменения его наклона (угла атаки) или складывание вдоль тела. Все эти движения требуют особой прочности стерноплейральной части сегмента, которая наряду со швами и бороздами укрепляется элементами внутреннего скелета (см. рис. 5). Впячивания концов Y-образного шва стернита продолжают в глубь сегмента в виде фурки (furca) — своеобразной вилочки, свободным концам которой противопоставляются плеиральные апофизы (apophysis pleuralis) — выросты плеирального шва.

Приобретение крыльев и способность к полету открыли перед древними насекомыми еще никем не освоенную воздушную среду. Лишь много позднее появились громадские летающие ящеры, птицы и рукокрылые млекопитающие.

Представляя собой боковые выросты стенки тела, крылья насекомых не гомологичны их конечностям. Они образованы двумя тонкими мембранами, натянутыми на каркас жилок, в которые проникают трахеи, нервы и полостная жидкость. Наиболее крупные жилки хорошо летающих насекомых сосредоточены у переднего края крыла, придавая ему необходимые аэродинамические свойства и жесткость. У заднего края крыла жилки расположены менее густо и не препятствуют его волнообразным изгибаниям, гасящим стекающие с крыловых плоскостей турбулентные завихрения потоков воздуха при полете. Этим же целям, по-видимому, служат волоски и щетинки, расположенные по заднему краю крыла у многих насекомых.

Не останавливаясь на всем разнообразии крыльев и типов расположения жилок, рассмотрим общий план, или схему, жилкования и наиболее общие тенденции эволюционных преобразований.

Передняя и обычно наиболее толстая костальная жилка (costa) достигает вершины крыла, а иногда распространяется и далее, на его задний край, становясь все более тонкой (рис. 30). За ней расположена субкостальная жилка (subcosta), связанная с костью поперечной плечевой жилкой (humeralis). Нередко у места впадения субкосты в кость формируется плотный кутикулярный противовес — крыловой глазок (pterostigma). Это образование снимает вредную вибрацию — флаттер крыловых

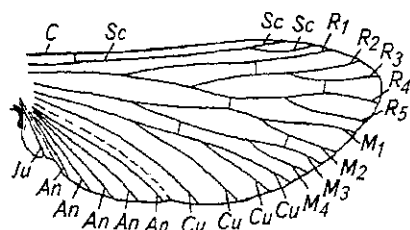


Рис. 30. Схема жилкования крыла насекомого (по Бей-Биевко, 1966):

C — костальная жилка; Sc — субкостальная жилка; R₁ — радиальная жилка; R₂—R₅ — жилки сектора радиуса; M₁ — медиальная жилка; M₂—M₄ — жилки сектора медианы; Cu, An, Ju — кубитальные, анальные, югальные жилки

плоскостей при полете. Далее находится радиальная жилка (radius) с отходящими от нее жилками сектора (radii sector). Выходя на край крыла у его вершины, ветвящиеся жилки сектора радиуса нумеруются спереди назад, как показано на рисунке. Близ середины крыла, непосредственно за сектором радиуса, расположены ветвящиеся медиальные жилки: первая из них — медиана (mediana), остальные — ее сектор (medii sector). Медиана связана с сектором радиуса поперечной радиомедиальной жилкой (radiomedial). Затем расположены кубитальные (cubitus), анальные (analis) и наконец югальные (jugum) жилки.

У стрекоз, поденок, сетчатокрылых и немногих других, относительно примитивных, насекомых почти все промежутки между основными жилками крыла заняты густой сетью более мелких жилок и анастомозов (так называемая первичная сеть — архедиктион), а у прямокрылых и родственных форм особенно сильного развития достигает югальная область крыла. Способная собираться в мелкие складки, как гармошка, эта область мгновенно разворачивается роскошным веером. Обнажаемая на взлете, нередко окрашенная в яркие цвета и как бы вспыхивающая в этот момент, она может отпугнуть преследователя неожиданностью эффекта.

У подавляющего большинства насекомых обычно развиты обе пары крыльев, хотя ведущая роль в полете, как правило, принадлежит передним. У некоторых насекомых, например у двукрылых, сохраняется лишь одна пара крыльев, а задние преобразуются в жужжальца — своеобразный «гироскоп автопилота», стабилизирующий полет. Обычно насекомые, сохранившие обе пары крыльев, функционально двукрылы: оба крыла с каждой стороны тела сцепляются в единую крыловую плоскость, и лишь стрекозы и немногие другие способны к автономным движениям каждого крыла.

Тенденция к функциональному объединению обеих пар крыльев или редукции одной из них обозначается как «принцип диптеризации», или «принцип Родендорфа—Шванвича», и проявляется почти в каждой группе высших насекомых. Еще одно общее преобразование может быть названо «принципом костализации крыла», который выражается в смещении основных жилок вперед, к кости, что соответствует последовательному совершенствованию летных качеств. Несмотря на то что аэродинамические свойства крыльев насекомых исследованы весьма подробно и несмотря на притягательность идеи орнитоптера — летательного аппарата с машущими плоскостями, она все еще не реализована в должной мере в самолетостроении.

В практической работе систематика по характеру жилкования различают крылья с большим и малым числом жилок, а по их плотности — перепончатые, кожистые и роговые (рис. 31).

Сочленение крыла с телом представляет собой один из наиболее сложных и совершенных механизмов. Основания жилок крыла не доходят до края тергита, обеспечивая свободу движений крыловой пластинки. Здесь, в обширной сочленовой мембране, располагаются



Рис. 31. Различные типы крыла (по Бей-Биенко, 1966):

А — перепончатое; Б — кожистое; В — роговое; Г — полужесткое надкрылье клопа

многочисленные склериты, ограничивающие и стабилизирующие возможные направления изгибаний. Некоторые склериты приводят в движение мышцами и обеспечивают отведение и складывание крыла вдоль тела или изменяют его наклон. Лишь немногие насекомые держат крылья распростертыми в стороны, что весьма ограничивает использование укромных убежищ и мест обитания.

Край тергита, от которого начинается сочленение крыла, имеет глубокую вырезку и две лопасти. Между ними помещаются 3—4 осевые, или аксиллярные, пластинки, с которыми, в свою очередь, связаны медиальные крыловые пластинки. Роль этих склеритов в складывании и расправлении крыльев можно понять из схемы, показанной на рисунке 32.

Наиболее ранние исследования летных качеств насекомых послужили основой для противопоставления планирующего полета гребно-

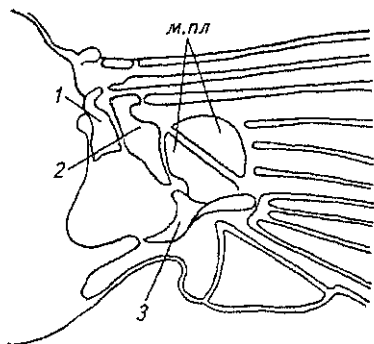


Рис. 32. Сочленение крыла с грудью (по Шванвичу, 1949):

1, 2, 3 — первая, вторая и третья аксиллярные пластинки; м. пл — медиальные пластинки

му и описания траектории движения крыльев. К. Марей (1869), прикрепляя к крылу кусочек полированного золота, наблюдал траекторию отраженного солнечного луча и описал наиболее характерные положения крыльев. С развитием техники эксперимента данные К. Марей были подтверждены; кроме того, было показано, что движения крыльев наряду с поддержанием тела в воздухе весьма своеобразно обеспечивают его продвижение вперед. Если крыло закрепленного насекомого описывает замкнутую траекторию в виде отклоненной назад цифры 8, то при полете или в потоке воздуха внутри аэродина-

мической трубы траектория движения крыльев приобретает вид синусоиды, причем на ее нижнем участке меняется наклон крыловой плоскости (рис. 33). Опускаясь сверху вниз всей поверхностью, крыло противодействует падению тела. Поэтому данную часть траектории обозначают как элеваторную, а рабочей поверхностью крыла служит его нижняя плоскость. Далее, при подъеме крыла вверх, оно поворачивается вертикально, нижним краем вперед, тем самым обеспечивая поступательное движение тела; рабочей поверхностью крыла при этом становится его верхняя сторона, а полет приобретает характер пропеллирующего. Чередование элеваторных и пропеллирующих ударов крыльями позволяет осуществлять весьма сложные маневры и в стремительном полете вперед, и при зависании на месте — способности, отличающей мух, бражников, пчел и стрекоз.

У более примитивных насекомых элеваторная составляющая полета явно преобладает: порхающие движения поденок, веснянок и термитов не отличаются совершенством. В исходном состоянии полет, видимо, сводился к планированию или парашютированию — обширные крыловые плоскости древних насекомых, способные лишь к ограниченному движению, содействовали их прыжкам и перелетам с ветви на ветвь деревьев.

Среди множества гипотез происхождения крыльев насекомых наибольшей популярностью пользуется «паранотальная теория». Торчащие в стороны боковые выросты тергитов грудных сегментов — паранотумы — могли со временем приобрести сочленения с телом и собственную мускулатуру. Сохранившиеся лишь у некоторых личинок и немногих взрослых форм, эти выросты отличали ныне вымерших насекомых, причем они формировались не только на средне- и заднегрудки, но и на переднем грудном сегменте. До сих пор проблема происхождения крыльев и полета насекомых не имеет однозначного толкования, порождая все новые и новые гипотезы.

Рассматривая челюсти грызущего ротового аппарата, мы убедились в их соответствии двуветвистым конечностям ракообразных и трилобитов. Однако в строении ног насекомых не остается никаких следов исходной двуветвистости. Они образованы следующими пятью члениками: тазиком (соха), вертлюгом (trochanter), бедром (femur), голенью (tibia) и лапкой (tarsus), подразделенной на более мелкие членики (рис. 34).

Тазик причленяется к плейриту посредством двух мышечков, допускающих весьма ограниченные движе-

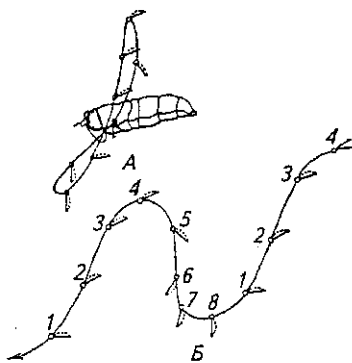


Рис. 33. Траектория крыла насекомых (по Бей-Биенко, 1966):

А — при стоячем полете мухи-журчалки; Б — при полете вперед; 1—8 — последовательные положения крыла

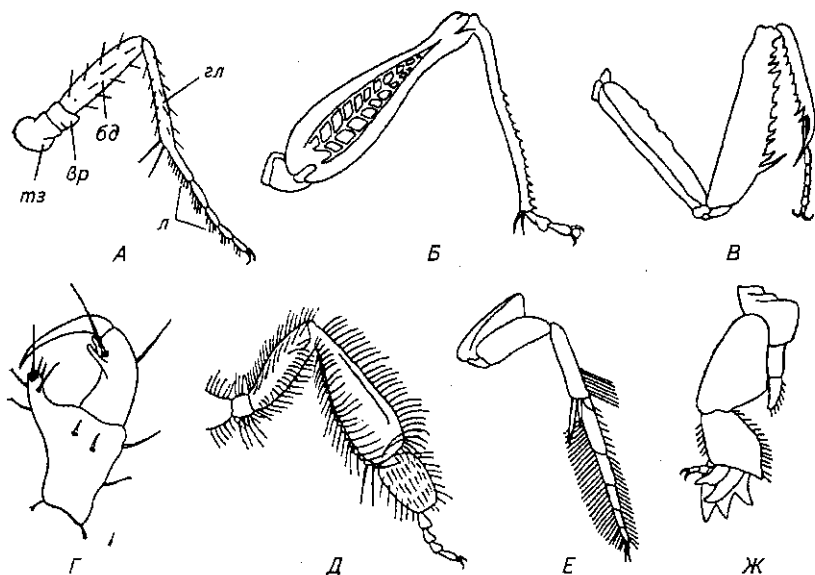


Рис. 34. Различные типы ног насекомых (по разным авторам):

А — ходильная нога: *тз* — тазик; *вр* — вертлуг; *бд* — бедро; *гл* — голень; *л* — лапка; *Б, В, Г, Д, Е, Ж* — соответственно прыгательная, хватательная, прицепная, собирательная, плавательная, копательная нога

ния вперед и вверх или назад и вниз (рис. 35). Подвертлужное сочленение между бедром и вертлугом более подвижно. Обеспечивая движения вверх и вниз, оно наряду с предыдущим сочленением позволяет достичь любой точки поверхности, ограниченной лишь длиной конечности. Однако оба эти сочленения не позволяют приблизить конечность к телу. Для этого служит своеобразное коленное сочленение между бедром и голенью. Кроме того, имея горизонтальную ось вращения, оно не допускает перегиба на спинную сторону. В еще

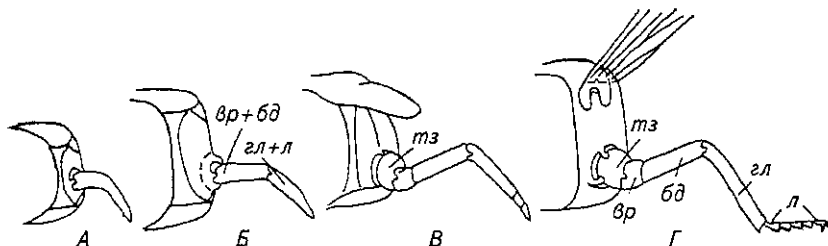


Рис. 35. Формирование ноги насекомого в соответствии с субкоксальной теорией формирования плейрита. Обозначения те же, что на рис. 34 (по Шванвичу, 1949)

большей степени ограничена подвижность вертлуга по отношению к бедру и лапки по отношению к голени. Впрочем, лапка, образованная несколькими (обычно пятью) члениками, выполняет особые функции. Заканчиваясь предлапкой (praetarsus) — разного рода коготками и присосками, — она предназначена для фиксации конечности на субстрате, что обеспечивает устойчивость и цепкость самого насекомого. Обычно на конце лапки имеется по два коготка с расположенными под ними присосками, или пульвиллами (pulvilli), и непарным эмподием (рис. 36). Наглядно представить роль этих структур можно, наблюдая за движениями мухи по потолку или прилагая усилия, чтобы снять прицепившихся насекомых с растения или шерсти животного.

Особенно своеобразны прицепные подушечки кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* St., образованные множеством волосков с косо срезанными вершинами (рис. 37). Благодаря силам поверхностного натяжения выступающих из волосков капелек клоп свободно ползет вверх по зеркальному стеклу, но в положении вниз головой сразу утрачивает цепкость. В первом случае мениски капелек растягиваются и силы поверхностного натяжения возрастают; в обратном положении поверхностное натяжение сокращается и клоп соскальзывает вниз, как на коньках.

Разнообразие образа жизни насекомых и освоенных ими сред обитания соответствует разнообразие конечностей (см. рис. 34). Например, расширенные и уплощенные передние ноги жуков-навозников, личинок певчих цикад или медведок приспособлены к копанию и именуются копательными. При этом у роющихся в рыхлой земле медведок основание лапки причленяется к основанию голени, имеющей выступающие зубцы. Эта конструкция функционирует наподобие сенокосилки или машинки для стрижки волос: тонкий корешок или стебель растения, ущемленный между зубцами голени, легко сре-

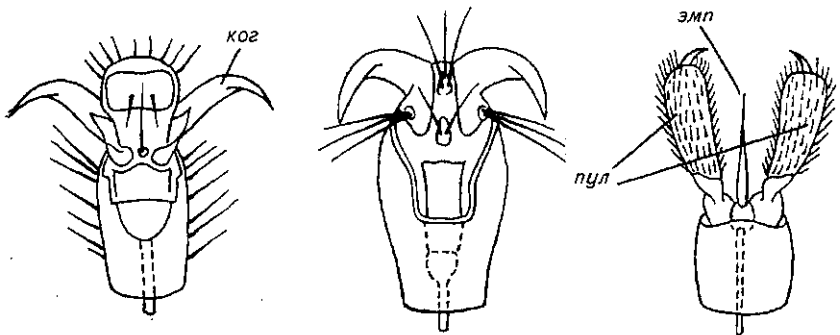


Рис. 36. Концевой членик лапки (предлапки) у насекомых (по Шванвичу, 1949):

ког — коготки; пул — пульвиллы; эмп — эмподиум

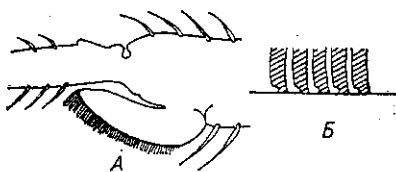


Рис. 37. Присасывательные подушечки и волоски на голени клопа *Rhodnius prolixus* (по Шванвичу, 1949):

А — продольный срез через подушечку; Б — мениски между концами волосков и гладкой поверхностью субстрата

зается вращающейся лапкой. Мощное развитие задних ног у кузнечиков или саранчи соответствует способности к прыжкам, и поэтому их конечности называют прыгательными. Следует также упомянуть специализированные хватательные конечности богомолов, некоторых сетчатокрылых и клопов, плавательные ноги водных жуков и клопов, прицепные ноги паразитов, собирательные — пчел и шмелей, прядильные — эмбий. Существуют и другие

типы ног, особенности которых отражены в названиях. Однако наиболее характерны для насекомых обыкновенные ходильные или бегательные ноги, свойственные мухам, тараканам, жужелицам и др. Конечности этого типа обеспечивают перемещение насекомых по суше, иногда на большие расстояния.

ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ГРУДНОГО ОТДЕЛА

Специализация конечностей, особенно в связи с совершенствованием полета, обуславливает радикальные преобразования грудного отдела. У веснянок и других насекомых с весьма несовершенным полетом строение груди соответствует схеме, приведенной на рисунке 26. Одинаковое участие в полете обеих пар крыльев не требует дифференциации среднегруди и заднегруди, а относительно слабое развитие крыловых мышц сближает строение этих сегментов со строением лишенной крыльев переднегруди, но это резко меняется, когда ведущими становятся передние крылья, а задние постепенно редуцируются.

У чешуекрылых и двукрылых из-за мощного развития мышц передних крыльев среднегрудь становится наиболее крупным сегментом грудного отдела, а заднегрудь, и особенно переднегрудь, соответственно сокращаются (рис. 38, 39). Возникающая при этом необходимость в прикреплении все более развитой мускулатуры требует развития структур внутреннего скелета. Стерниты формируют весьма мощные фурки и частично вворачиваются внутрь сегмента, что, в свою очередь, приводит к сближению тазиков ног у средней линии тела. Последние, например, у бабочек-парусников сливаются с плейритами (рис. 40). Входя в состав стенки тела сегмента и утрачивая подвижность, тазики средних ног утрачивают потребность в обслуживающих их мышцах, и они переключаются на обеспечение движения крыльев.

Сходные преобразования испытывают крылоносные сегменты

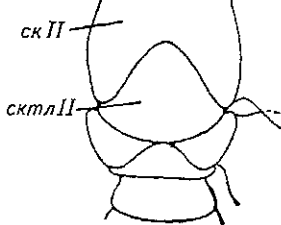


Рис. 38. Тергиты грудных сегментов чешуекрылых (по Шванвичу, 1949):

ск II, *сктл II* — скutum и скутеллум второго сегмента груди; *н* — нотум переднегруди

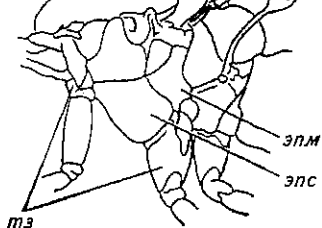


Рис. 39. Грудной отдел двукрылого (по Romoser, 1981):

ск — скutum; *сктл* — скутеллум среднегруди; *жс* — жужжальце; *эпс* — эпистерна; *эпм* — эпимера; *тз* — тазики ног

высших перепончатокрылых (рис. 41), однако их тазики остаются свободными. Более того, конечности первого грудного сегмента наряду с плейритами выходят за пределы груди и функционально объединяются с головой. Это создает еще большую свободу движений конечностей, что имеет важное значение при постройке сот и гнезд. Таким образом, в грудном отделе высших перепончатокрылых от переднегруди остается лишь тергит, но зато со стороны брюшка в его состав входит еще один дополнительный сегмент — проподоум

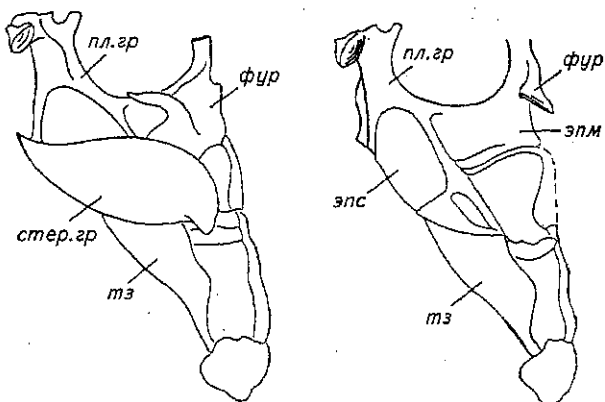


Рис. 40. Элементы конструкции среднегрудного сегмента бабочки-парусника (по Шванвичу, 1949):

стер. гр — стернальный гребень; *фур* — фурка; *эпс* — эпистерна; *эпм* — эпимера; *тз* — тазик; *пл. гр* — плевральный гребень

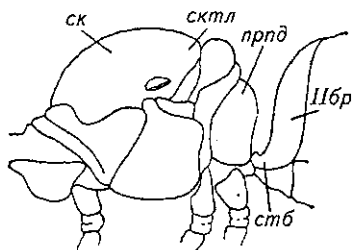


Рис. 41. Грудной отдел медоносной пчелы (по Шванвичу, 1949):

прнд — пронодеум; *II бр* — второй сегмент брюшка; *стб* — стебелек; *ск* — скутум; *сктл* — скутеллум

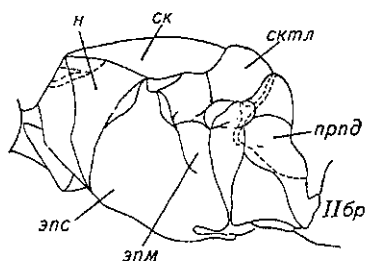


Рис. 42. Грудной отдел осы-шершня. Обозначения те же, что на рис. 38, 40, 41 (по Шванвичу, 1949)

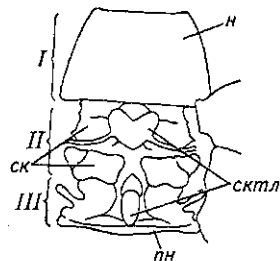


Рис. 43. Грудной отдел жесткокрылого. Обозначения те же, что на рис. 26 (по Шванвичу, 1949)

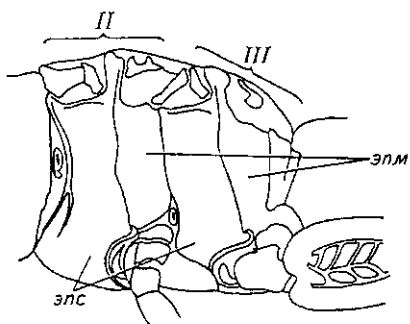


Рис. 44. Грудной отдел прямокрылого. Обозначения те же, что на рис. 26 (по Шванвичу, 1949)

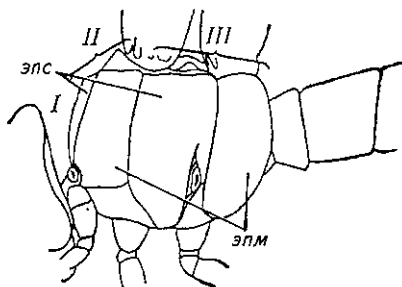


Рис. 45. Грудной отдел стрекозы. Обозначения те же, что на рис. 26 (по Шванвичу, 1949)

(proodeum). Вместе с тем, например, у шершня фрагма постнотума среднегруди теряет связь с поверхностью и, погружаясь глубоко внутрь сегмента, обеспечивает опору сильно развитым мышцам передних крыльев (рис. 42).

У представителей отрядов веерокрылых, жесткокрылых (рис. 43) и прямокрылых (рис. 44) в связи с переходом основной функции к задним крыльям преобладающее развитие получил третий грудной сегмент.

Иное строение грудного отдела наблюдается у стрекоз, сочетающих общую примитивность организации с превосходными летными качествами, позволяющими им соперничать даже с высшими двукрылыми и перепончатокрылыми. Крылоносные сегменты стрекоз представлены гипертрофированными плейритами (рис. 45), и движения их крыльев в отличие от всех других насекомых обеспечиваются мышцами прямого действия. Непосредственно связанные с крыловыми пластинками, эти мышцы придают их движениям особую силу, а известная независимость в работе передних и задних крыльев обуславливает маневренность полета, по скорости которого многие крупные стрекозы превосходят даже проносящихся пулей бражников и слепней.

БРЮШКО И ЕГО ПРИДАТКИ

Брюшко насекомых состоит из обособленных сегментов, которые не имеют развитых ног и локомоторной мускулатуры, сравнительно однообразны и мало видоизменены. Их тергиты и стерниты связаны между собой гибкой плейральной мембраной с немногочисленными склеритами и сегментарно расположенными отверстиями дыхалец — стигм (см. рис. 3). Слабое развитие плейритов соответствует неразвитости придатков.

У примитивных форм в состав брюшка входят не менее 11 сегментов, но у большинства насекомых некоторые из них, чаще всего самые задние, редуцируются или вворачиваются внутрь тела. Являясь средоточием вегетативных функций и отпращиваний, брюшко, обычно цилиндрическое или веретеновидное, нередко становится уплощенным или округлым; у некоторых термитов и муравьев (так называемых медовых бочек), накапливающих в своем теле резервы для вскармливания других членов семьи, брюшко значительно растягивается и по размерам намного превосходит другие отделы тела (рис. 46). У жуков-короедов брюшко сильно укорачивается, приобретая вид усеченного конуса (рис. 47); у певчих цикад и поденок оно преобразуется соответственно в пустотелый резонатор звуков и своеобразный аэростат. Напомним, что у части перепончатокрылых (у *Arocrita*) первый сегмент брюшка — проодеум входит в состав груди, а второй (у муравьев — второй и третий) образует тонкий стебелек. Этот стебелек обеспечивает подвижность брюшка и возможность на-

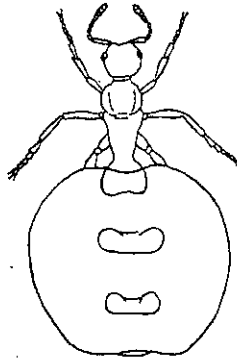


Рис. 46. Раздутое брюшко муравья *Anergates* (по Шванвичу, 1949)

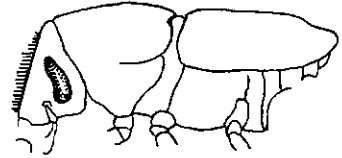


Рис. 47. Короед-заболонник (по Шванвичу, 1949)

несения укулов расположенным на его конце жалом или яйцекладом. На восьмом и девятом сегментах сосредоточены половые придатки, поэтому указанные сегменты называются генитальными, а расположенные впереди и позади них — соответственно прегенитальными и постгенитальными (см. рис. 3).

Придатки брюшка у подавляющего большинства насекомых рудиментарны или сильно видоизменены, но у многоножек и близких к ним форм брюшные сегменты имеют развитые конечности, сходные с конечностями грудного отдела.

У представителей отряда бессяжковых (Protura) на трех первых сегментах брюшка расположены короткие двучлениковые ноги (рис. 48). Их соответствие конечностям грудного отдела и челюстям не вызывает сомнения. У щетинохвосток — истинных первичнобескрылых насекомых — на всех прегенитальных сегментах имеются своеобразные придатки, состоящие из основания, короткого грифелька (*stylus*) и двух впячивающихся пузырьков (рис. 49), по-видимому,

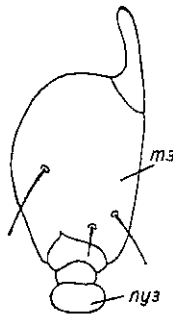


Рис. 48. Рудиментарные брюшные ноги бессяжковых (по Шванвичу, 1949):

тз — тазик; *пуз* — впячивающийся пузырек

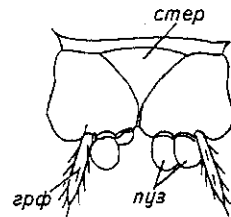


Рис. 49. Придатки прегенитальных сегментов брюшка щетинохвостки (по Шванвичу, 1949):

стер — стернит; *грф* — грифель; *пуз* — впячивающиеся пузырьки

соответствующих двум ветвям конечности ракообразных. У близких к многоножкам ногохвосток за счет этих образований на первом сегменте брюшка сформировалась брюшная трубка — коллофор (collorhore) с раздвоенной подушечкой на конце, а на втором сегменте — своеобразная зацепка — тенакулум (tenaculum) (см. с. 307). Ее зубцы предназначены для фиксации прыгательной вилки (furca), развивающейся на четвертом сегменте. При сведении зубцов зацепки подогнутая под брюшко вилка освобождается и с силой ударяет по субстрату, подбрасывая тело насекомого высоко вверх. Весьма характерны придатки брюшных сегментов у водных личинок поденок и вислокрылок (см. с. 310, 342); выполняя функции трахейных жабр, они имеют вид перисторассеченных лепестков у первых и членистых конечностей у вторых. Возможность гомологизации этих структур с настоящими конечностями не исключена, но требует дополнительных обоснований.

Необходимо упомянуть о брюшных ложноножках гусениц бабочек и ложногусениц примитивных перепончатокрылых. Имея вид коротких мясистых образований, они активно участвуют в движении и обычно представлены крупной субкоксой, коротким тазиком и снабженной крючьями подошвой (рис. 50). У гусениц они развиты на третьем—шестом и десятом сегментах, у ложногусениц — на втором—восьмом и десятом. Эти придатки рассматривают либо как редуцированные и видоизмененные конечности брюшных сегментов, либо как новообразования.

Отдельную группу составляют придатки постгенитальных сегментов: парные церки (cercus), непарный хвостовой филламент и трахейные жабры личинок равнокрылых стрекоз. Церки развиваются на одиннадцатом сегменте и у многих примитивных насекомых имеют вид длинных членистых нитей (см. с. 310), напоминающих щетинковидные антенны. Однако у уховерток и некоторых вилдохвосток они преобразуются в своеобразные клещи — форцепсы. У высших насекомых церки обычно не развиты. Каудальный филламент вместе с церками образует, например, у поденок три длинные хвостовые нити, но у большинства насекомых он редуцируется. У личинок стрекоз он дает начало листовидной трахейной жабре и вместе с боковыми жабрами, развившимися на склеритах близ анального отверстия, обеспечивает дыхание этих водных обитателей. Гомологизация данных образований с сегментарными конечностями вряд ли возможна.

Переходя к описанию придатков генитальных сегментов, уместно рассмотреть строение наиболее примитивных насекомых, а именно щетинохвосток, имеющих рудиментарные брюшные ноги. Их

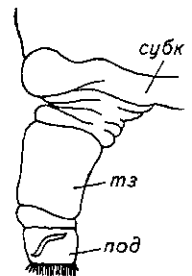


Рис. 50. Ложноножка гусеницы (по Шванвичу, 1949):

под — подошва; тз — тазик; субк — субкоккса

основания образованы широкими пластинками — коксоподитами, к заднему краю которых приращены грифельки (см. рис. 49). Однако коксоподиты восьмого и девятого сегментов отличаются тем, что, во-первых, не имеют втягивающихся подушечек; во-вторых, снабжены длинными выростами — гонапофизами, отходящими от передних срединных углов каждой пластинки (рис. 51). Эти парные выросты, близко подходя друг к другу, объединяются в своеобразный яйцеклад, между четырьмя створками которого проскальзывает откладываемое самкой яйцо. Гонапофизы самцов щетинохвосток более короткие (рис. 52), чем у самок; на сочленовной мембране между восьмым и девятым сегментами у самцов формируется непарный копулятивный орган, разделенный на основание — фаллобазу и трубчатый эдеагус. В отличие от гонапофизов он не гомологичен конечностям и представляет собой новообразование.

Приведенная схема позволяет понять строение более специализированных половых придатков высших насекомых. В частности, яйцеклад *Pterygota* включает те же самые структуры, которые, однако, именуются иначе: коксоподиты называются яйцекладными, или основными, пластинками, а гонапофизы — створками яйцеклада. Первая пара створок принадлежит восьмому, а вторая — девятому сегменту. Вместе с тем от яйцекладной пластинки последнего, от ее заднего края, отходит третья пара створок, и все три пары створок объединяются в трубчатый яйцеклад. Первая пара располагается над второй парой створок и нередко сливается в непарный желобчатый орган, а третья пара иногда преобразуется в кроющее устройство, не принимающее участия в работе самого яйцеклада. Однако у прямокрылых третья пара створок входит в состав яйцеклада как деятельный компонент и вместе со створками второй пары соединяется скользящим швом со створками первой пары.

Приведенный в рабочее положение яйцеклад сверчков упирается своим острым концом в субстрат и затем за счет попеременных движений створок, легко скользящих друг относительно друга, внедряется в

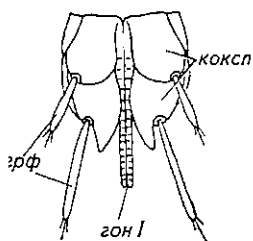


Рис. 51. Яйцеклад щетинохвосток (по Шванвичу, 1949):

коклп — коксоподиты соответствующих сегментов; зрф — грифельки; гон I — первый гонапофиз

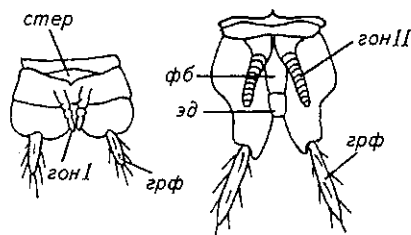


Рис. 52. Копулятивные придатки самца щетинохвостки (по Шванвичу, 1949):

стер — стернит; гон I и гон II — первые и вторые гонапофизы соответственно; эд — эдеагус; фб — фаллобазы; зрф — грифельки

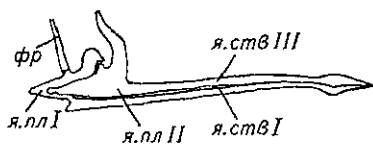


Рис. 53. Яйцеклад сверчка (по Шванвичу, 1949):

фр — фрагма девятого сегмента брюшка; *я. пл I*, *я. пл II* — первые и вторые яйцекладные пластинки; *я. ств I*, *я. ств III* — первая и третья створки яйцеклада

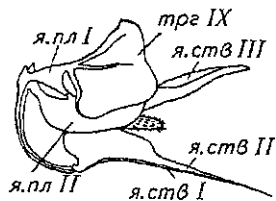


Рис. 54. Жало пчелы (по Weber, 1966):

я. пл I, *я. пл II* — первая и вторая яйцекладные пластинки; *я. ств I*, *я. ств II*, *я. ств III* — первая, вторая и третья яйцекладные створки; *трт IX* — тергит девятого сегмента брюшка

его глубину. Эти движения обеспечиваются мышцами яйцекладных пластинок, причем первая из них имеет треугольную форму и гибко связана своей вершиной с соответствующей створкой (рис. 53). Качаясь на сочленении с фрагмой тергита девятого сегмента, она упирается верхним углом во вторую яйцекладную пластинку и через соответствующее сочленение приводит ее в движение. При этом начинает двигаться и связанная с ней третья яйцекладная створка. Двигаясь во взаимно противоположных направлениях, обе пары створок проталкивают выходящее из яйцеводов яйцо по направлению к вершине яйцеклада.

Яйцеклад саранчовых, сохраняя общий план строения, становится орудием копания земли. Его основу составляют короткие, изогнутые в виде крючьев первая и третья пары створок, тогда как вторая пара створок невелика и помещается между ними. Сдвигая и раздвигая створки, самка саранчи прокладывает глубокие ходы даже в твердом грунте; при этом ее брюшко растягивается, увеличиваясь в длину в 2—3 раза (до 10 см). Таким образом, откладываемые ею яйца оказываются погребенными в почве, а выделяющийся секрет образует вокруг них плотную кубышку с затвердевающими, как цемент, стенками.

Сходным образом устроены яйцеклады многих других насекомых: тараканов, клопов, цикад и перепончатокрылых. У рохочков и пильщиков, откладывающих яйца в столь твердые субстраты, как древесина, яйцекладные створки снабжены ребрышками и зубцами, что позволяет им работать в качестве пил и напильников. Своеобразны яйцеклады наездников, во много раз превосходящие длину тела, и утратившее свою функцию жало ос, пчел, шмелей. Так, у медоносной пчелы яйцекладные пластинки, именуемые треугольной и продолговатой, связаны посредством сочленений друг с другом и с тергитом девятого сегмента (рис. 54). Совершая качания, они обеспечивают скольжение створок друг относительно друга. Створки третьей пары выполняют роль ножен и непосредственно перед нанесением укола отгибаются вверх, обнажая жало. Створки второй пары расширены у основания в барабан или луковичу, внутри которой, как поршень насоса, перемещаются отростки створок первой пары. Связанные с ре-

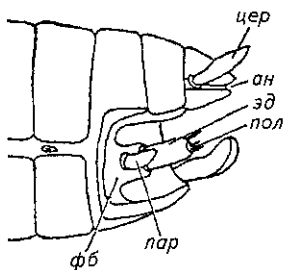


Рис. 55. Схема строения копулятивных придатков самца (по Шванвичу, 1949);

цер — церки; *ан* — анальное отверстие; *пар* — парамеры; *эд* — эдеагус; *фб* — фаллобаза; *пол* — половое отверстие

зервуаром ядовитой железы, эти структуры содействуют нагнетанию яда в место укула, а мелкие зазубринки створок обеспечивают углубление и фиксацию жала в коже жертвы. Вместе с тем эти зазубринки не позволяют пчеле вытащить жало из кожи; будучи спугнутой, она расстается со своим оружием и гибнет. Вырванное при этом жало сохраняет связь с оторванными вместе с ним резервуаром ядовитой железы и ганглием брюшной нервной цепочки. Именно поэтому жало, даже оторванное от тела, продолжает углубляться в ранку и впрыскивать новые порции яда. В отличие от пчел осы не расстаются со своим жалом, лишенным зазубринок. Особенно опасны для человека крупные осы — шершни, сильный яд которых может привести к тя-

желому отравлению. Таким образом, яйцеклады, являясь производными конечностей брюшных сегментов, исполняют функции, часто не связанные непосредственно с откладкой яиц.

Строение копулятивных органов самцов насекомых выводится из исходного состояния щетинохвосток. Расположенный на фаллобазе эдеагус приобретает у высших насекомых разные формы, что часто используется в систематике для дискриминации видов. Причлененные с двух сторон к фаллобазе лопасти парамер (рис. 55), по-видимому, гомологичны третьим яйцекладным створкам. Эти структуры образуют фаллическую группу придатков, окруженную компонентами перифаллической группы. Составленные производными девятого брюшного сегмента — широкими лопастями вальв — они соответствуют грифелькам коксоподитов.

Приведенная схема строения подвергается значительным модификациям, причем особенно резкие изменения испытывают половые сегменты самцов двукрылых. Нередко они становятся асимметричными или поворачиваются вокруг продольной оси тела на 180—360°, так что стерниты могут оказаться сверху, а тергиты — снизу или занять не свойственные им боковые положения.

ПОКРОВЫ ТЕЛА И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ

Покровы насекомых обладают различными свойствами, которые позволяют им наряду с опорной (механической) функцией наружного скелета выполнять и другие сложные функции. Особенно важны их барьерные свойства, регулирующие взаимодействие организма с внешним миром и обеспечивающие постоянство его собственной внутренней среды. Покровы служат также носителями окраски тела,

местом отложения резервных и некоторых конечных продуктов метаболизма, средоточием рецепторов и желез.

Основу покровов составляет гиподерма — однослойный эпителий, подотсланный изнутри базальной мембраной и покрытый снаружи кутикулой (рис. 56). Бесструктурная базальная мембрана секретируется гемоцитами — клетками «крови» насекомых и состоит главным образом из мукополисахаридов. Клетки гиподермы одноядерны, имеют на поверхности многочисленные микроворсинки и нередко преобразуются либо в энциты — крупные секретирующие клетки, либо в компоненты гиподермальных желез, либо в сенсиллы — разнообразных волоски и щетинки, столь характерные для внешнего облика насекомых.

Выделяемая гиподермой кутикула — относительно косное, не имеющее собственного метаболизма образование, пронизанное многочисленными поровыми каналами. Эти каналы, отходящие от клеток, обеспечивают транспорт веществ при секреции отдельных слоев кутикулы и при регенерации покровов.

Обычно кутикула состоит из двух слоев: прокутикулы и эпикутикулы, которые обеспечивают ее прочность и эластичность, а также химическую стойкость и непроницаемость. У водных и почвообитающих форм эпикутикула развита слабо или отсутствует, но у обитателей наземной среды она отличается сложнейшей дифференциацией. Прокутикула в химическом отношении представлена связанным с белками хитином — высокомолекулярным азотсодержащим полисахаридом (поли-N-ацетил- α -глюкозамин), близким по структуре к гликогену и целлюлозе (рис. 57).

Нерастворимый ни в воде, ни в щелочах, ни в органических растворителях хитин разлагается в крепких неорганических кислотах и при длительном нагревании с едким кали частично преобразуется в хитозан. Последний в присутствии слабых растворов серной кислоты дает фиолетовое окрашивание с йодом, что используется как качественная реакция на хитин. В организме насекомого хитин синтезируется, по-видимому, из глюкозы и разлагается в природе лишь немногочисленными видами бактерий и грибов, выделяющих фермент хитиназу.

Водорастворимые фракции белков кутикулы, названные артроподином, образуют вместе с хитином основной глюкотеи-

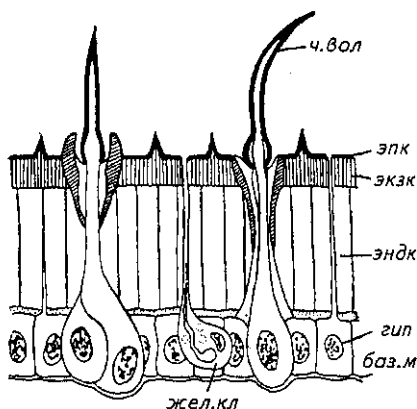


Рис. 56. Покровы тела насекомых (по Gillot, 1980; Шванвичу, 1949):

гип — клетки гиподермы; эндк — эндоктикула; экзк — экзкутикула; эпк — эпикутикула; ч. вол — чувствительный волосок; баз. м — базальная мембрана; жел. кл — железистая клетка

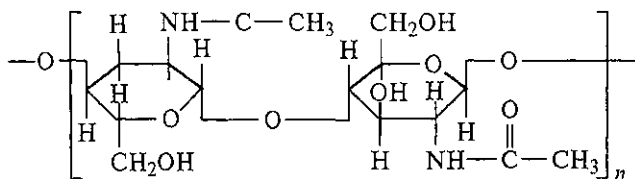


Рис. 57. Структурная формула поли-N-ацетил- α -глюкозамина

довый комплекс. Из нерастворимых в воде фракций наиболее своеобразен белок — резилин, накапливающийся в наиболее эластичных участках покровов, например в местах сочленения крыльев с телом. Наряду с хитином, составляющим до половины сухой массы кутикулы, и белками в ее состав входят липиды, производные фенола, ферменты и небольшое количество минеральных соединений.

Прокутикула насекомых обычно подразделяется на экзо- и эндокутикулу. Последняя эластична и прозрачна. Она образована тончайшими слоями, перекрывающиеся фибриллы которых придают ей прочность и гибкость. Внутри эндокутикулы могут быть полости, рассеченные опорными балками, перегородками и колонками. Экзокутикула уступает по толщине эндокутикуле и особенно прочна. В местах сочленений она сильно утончена или совсем редуцируется. Особые свойства экзокутикулы определяются переходом ее водорастворимых белков (артроподинов) в нерастворимые склеротины. Такого рода склеротизация, сравнимая с технологическим процессом дубления кож, осуществляется при участии производных фенола и регулируется специальным гормоном — бурсиконом, выделяющимся в последних ганглиях брюшной нервной цепочки.

У некоторых насекомых имеется также переходный слой — мезокутикула с меньшим содержанием склеротинов, и слой Шмидта — узкая полоска аморфной, свежeweделенной и еще не стабилизированной эндокутикулы (рис. 58).

В сформированном состоянии кутикула не только прочна, но и мало проницаема для воды. Это ее свойство приобретает особое значение для сухопутных насекомых, испытывающих из-за малых размеров тела постоянную угрозу иссушения: ведь отношение площади поверхности тела к его объему у них иное, нежели у крупных животных, и площадь испарения воды относительно большая. При этом основную роль в поддержании водного баланса играет тончайшая эпикутикула. Продуцируемая отчасти клетками гиподермы, отчасти специализированными железами, она, в свою очередь, подразделяется на четыре слоя: кутикулиновый, полифеноловый, восковой и цементный.

Внешний цементный слой, развитый не у всех насекомых, по составу близок к шеллаку (лаккозо-липоидной смеси). В следующем за ним, восковом, слое преобладают эфиры жирных кислот. В нем можно выделить несколько зон. Самый внутренний мономолекулярный

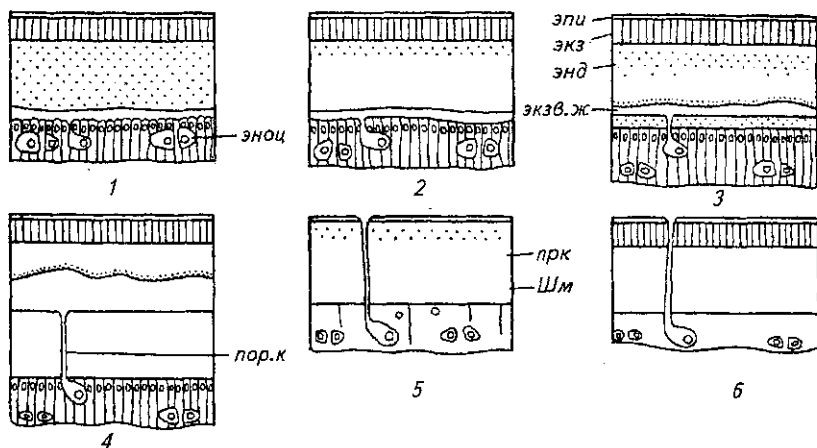


Рис. 58. Генезис кутикулы. Последовательные фазы (1—6) аполлиза и формирования новой кутикулы (по Gillot, 1980):

прк — прокутикула; *Шм* — слой Шмидта; *эноц* — эноциты; *пор.к.* — поровый канал; *эксв. ж.* — экзувиальная жидкость; *эпи*, *экз*, *энд* — эпи-, экзо-, эндокутикула

слой состоит из липидов, ориентированных гидрофобными (неполярными) группами наружу, что придает его поверхности высокий контактный угол с молекулами воды и устойчивость к иссушению. В среднем, менее упорядоченном слое находится большая часть воска, пропитанного веществами цементного слоя. Наконец, внешняя зона воскового слоя образует характерные для некоторых насекомых восковые налеты и структуры.

Полифеноловый слой, по-видимому, не имеет значения самостоятельной структуры и представляет собой задубленную часть кутикулинового, прилегающего к экзокутикуле слоя. Последний развит по всей поверхности тела, заходя также в трахеи, во впячивания покровов и в эктодермальные производные кишечника и полового тракта. Лишь на отдельных участках сенсилл и желез кутикулиновый слой не развит. Представляя собой основу эпикутикулы, он выполняет роль селективного барьера проницаемости и «активирующего фактора» для ферментативного гидролиза эндокутикулы при линьке. Вместе с тем кутикулиновый слой пронизан для воска, а в некоторых случаях и для воды. Подстилая восковой «монослой», он определяет ориентацию его молекул и значение контактного угла, текстуру поверхности кутикулы. Кроме того, будучи весьма жестким, он ограничивает растяжение покровов в целом. Однако, несмотря на многообразие и важность исполняемых функций, о его составе известно только то, что кутикулин включает липопротеиды, задубливающиеся в полифеноловом слое, и, по-видимому, секретирется при участии эноцитов.

Для большинства наземных насекомых скорость испарения воды из тела не превышает 1 % ее общих запасов [$1-3 \text{ мл}/(\text{см}^2 \cdot \text{ч})$], при этом испарение происходит в основном из трахейной системы и в гораздо меньшей степени через покровы. Однако непроницаемость покровов неабсолютна, и некоторые химические соединения с большей или меньшей скоростью достигают внутренней среды насекомого за счет либо пассивного, либо активного переноса их молекул через кутикулярный барьер.

Пассивный перенос молекул не связан с биологической активностью гиподермы и определяется лишь законами диффузии и осмоса, концентрацией проникающих растворов, сорбционными свойствами и электрическим зарядом поверхности. При активном переносе, осуществляемом иногда вопреки градиенту концентрации веществ, в направлении, противоположном действию осмотических сил, необходимая для транспорта энергия высвобождается в обменных процессах клеток гиподермы. Проблема переноса молекул сквозь кутикулу имеет важное значение при разработке химических средств борьбы с вредителями, поскольку не все пестициды способны проникать в тело насекомого через его покровы.

Экспериментально было показано, что проницаемость кутикулы сохраняется лишь до некоторой критической точки, до температуры, соответствующей началу плавления восков. При удалении воскового слоя растворителями или абразивными материалами проницаемость сразу возрастает и насекомое теряет способность противостоять иссушению. На основе этого можно объяснить «эффект Цилера» — гибель амбарных вредителей при опудривании охраняемых от них запасов зерна неядовитыми, но нарушающими целостность воскового слоя эпикутикулы порошками.

Однако кутикулярные воска ограничивают проницаемость покровов насекомых только в одном направлении, от прокутикулы наружу. Транспорт веществ внутрь тела происходит быстрее и легче, и именно благодаря данной функциональной асимметрии кутикулы становится возможным активное поглощение воды из влажной, но не насыщенной водой атмосферы.

По мнению Д. Бимента, исходная проницаемость кутикулы обусловлена упорядоченностью воскового мономолекулярного слоя, молекулы которого, располагаясь на задубленном кутикулине под углом около 25° , обращены своими полярными (гидрофильными) группами внутрь, а неполярными (гидрофобными) — наружу. Удерживаемые в этом положении силами Ван-дер-Ваальса, они сообщают гидрофобность всей поверхности тела. Если молекулы ориентируются иначе, то кутикула становится более гидрофильной и пропускает воду. При увеличении температуры возрастает кинетическая энергия молекул, которые, теряя связи друг с другом, открывают пространства для проникновения молекул воды.

Собственно процесс переноса молекул воды через покровы насекомых, по мнению Д. Бимента, осуществляется белками. Поглощая

из растворов в воду, в соответствии с их способностью к гидратации при данной изоэлектрической точке они стремятся к достижению равновесного состояния. Под воздействием внешних источников энергии состояние, а следовательно, и степень гидратации белковых молекул изменяются, что может привести к поглощению ими новых порций воды. Выключение источника энергии сразу восстанавливает равновесное состояние молекул, и они отдают поглощенную воду. Насыщая при гидратации воду с обеих сторон, белки прокутикулы при дегидратации отдают ее внутрь тела. Повторение циклов гидратация — дегидратация при периодическом воздействии позволяет реализовать водообеспечение организма.

Разные соединения проникают через кутикулярные барьеры с различной скоростью, а некоторые вообще не проникают через них. Иногда при совместном нанесении на покровы смесей плохо проникающих веществ может возникнуть неожиданный эффект резкого повышения проницаемости кутикулы. В токсикологии данное явление рассматривается как пример «потенцированного синергизма ядов» и используется для повышения эффективности инсектицидов. Однако конкретные механизмы проникновения инсектицидов сквозь покровы изучены пока недостаточно.

Все контактные пестициды условно разделяют на две группы: соединения, не нарушающие кутикулу, и соединения, разрушающие те или иные ее структуры и меняющие проницаемость. К первой группе относят многие фосфорорганические инсектициды, ко второй — хлорорганические, но следует помнить об искусственности данного противопоставления и о специфичности покровов насекомых, допускающих применение избирательно действующих средств отравления.

Вместе с тем имеющиеся у насекомых дыхальца трахейной системы, проницаемые пористые рецепторные мембраны, функциональная асимметрия кутикулы могут существенно облегчить проникновение инсектицидов в гемолимфу, полость тела, нервную систему насекомых. Кроме того, все насекомые по мере развития претерпевают линьки и, сбросив старую шкурку, становятся уязвимы для разного рода воздействий.

Незадолго до наступления линьки клетки гиподермы увеличиваются, приобретают заметные ядрышки, многочисленные рибосомы и, подготовившись таким образом к интенсивному синтезу и секреции, отслаивают от себя кутикулу. В этот момент, получивший название аполизиса, между клетками гиподермы и кутикулой проникает неактивный линочный гель. Одновременно клетки гиподермы выделяют тончайший слой кутикулина, появление которого служит сигналом к началу растворения старой эндокутикулы. Содержащая протеиназы и хитиназу линочная жидкость не действует на склеротины экзокутикулы и защищенные кутикулином клетки гиподермы, но интенсивно разлагает эндокутикулу.

Растворяясь как кусок подтаивающего льда, старая кутикула становится все более тонкой, но в то же время начинается выделение

новой кутикулы. При секреции кутикулина особой активностью отличаются эноциты, которые, видимо, синтезируют его липопротеидовых предшественников. Образующийся кутикулиновый слой, первоначально ровный и гладкий, вскоре приобретает морщинки и складки, что обеспечивает возможность последующего увеличения размеров тела. Лишь после этого вслед за секрецией полифенолов происходит задубливание внешнего слоя кутикулина и начинается выделение новой прокутикулы.

Нарастивая новые слои, прокутикула становится более толстой, а отходящие от клеток гиподермы тонкие цитоплазматические тяжи дают начало поровым каналам. По мере их формирования начинается отложение воскового слоя эпикутикулы. Секретируемые клетками гиподермы как водно-жировые жидкие кристаллы его компоненты проходят по поровым каналам на поверхность; у некоторых насекомых этот процесс длится всю жизнь. Наконец, наступает экдизис. Этим термином в отличие от аполизиса отмечают момент сбрасывания старой кутикулы, от которой в виде личочной шкурки, или экзувия, сохраняются только экзокутикула и эпикутикула (см. рис. 58). В момент разрыва экзувия, обусловленного заглатыванием воздуха (или воды у водных форм) и сильным сокращением мышц брюшка, создающим повышенное давление в передней части тела, линияющее насекомое расправляет новую мягкую кутикулу и придатки.

Продолжающаяся секреция воска и формирование новых слоев эндокутикулы и цементного слоя сопутствуют указанным явлениям, однако наиболее важное событие после экдизиса — это склеротизация покровов.

На экспериментальных моделях было показано, что, в частности, при формировании пупария высших мух этот процесс состоит из следующих этапов. Накапливающийся в гемоцитах тирозин окисляется до диgidроксифенилаланина (сокращенно — ДОФА), который после декарбоксилации преобразуется в дофамин. Последний сосредоточивается в клетках гиподермы и здесь же превращается в N-ацетилдофамин, который выходит на поверхность кутикулы по поровым каналам и под действием дифенолоксидазы окисляется до хинона. Дифундируя в прокутикулу, хиноны связывают молекулы белка и содействуют формированию склеротинов. Параллельно склеротизации покровов происходит изменение их окраски благодаря образованию меланинов. Эти процессы (склеротизация и меланизация покровов) разворачиваются независимо друг от друга, но сопряжены во времени и в обоих принимают участие тирозин и продукты окисления ДОФА. Это можно проиллюстрировать упрощенной схемой, показанной на рисунке 59.

При затвердевании кутикулы меняются ее физические свойства и структура. Сокращение гидрофильных групп, включающихся в формирование склеротинов, приводит к более компактному расположению компонентов прокутикулы, которая соответственно обезвоживается и становится более тонкой.

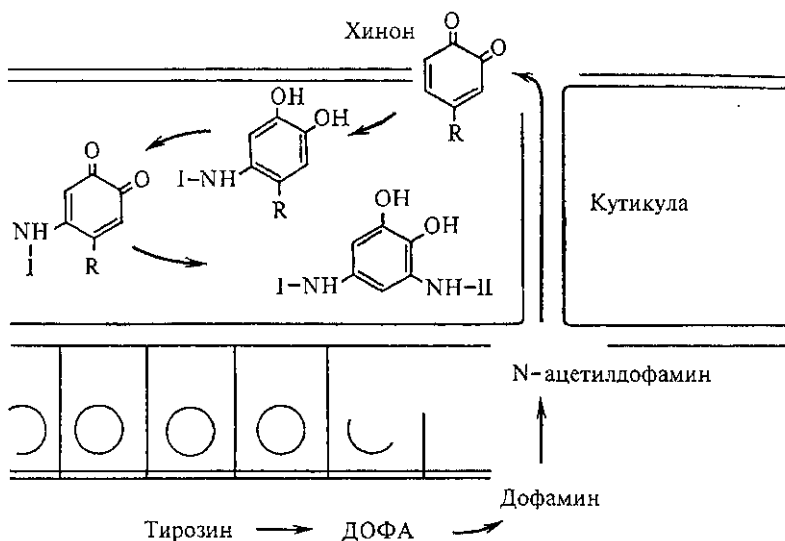


Рис. 59. Схема химических превращений при склеротизации кутикулы:

I, II — протеин I и протеин II (по Gillot, 1980)

Все эти процессы регулируются специфическими гормонами. В частности, активируя тирозиназу в гемоцитах и увеличивая проницаемость клеточных мембран для тирозина и дофамина, уже известный нам бурсикон служит регулятором склеротизации и пигментации покровов. Экдизис и отложение слоев эндокутикулы и воска определяются гормонами головного мозга, а аполизис — личинным гормоном, продуцируемым в переднегруди.

Рассмотрим структуры, в образовании которых принимают участие покровы тела. Важнейшие из них — это уже указанные выше элементы внутреннего скелета (аподемы, фрагмы, тензорий и др.), а также разнообразные выросты, щетинки и гиподермальные железы.

Особенно причудливы листовидные или ветвящиеся выросты переднеспинки некоторых экзотических цикад и жуков, своеобразные рога и гребни (рис. 60). Более обычны волоски и чешуйки, характер распределения и форму которых нередко используют в систематике. Как специализированные органы чувств (сенсиллы) они формируются из двух клеток гиподермы (рис. 61). Одна из них — трихогенная клетка — выпускает сквозь пору в эндокутикуле цитоплазматический тяж и образует тело самой щетинки, другая — мембранная клетка — выделяет гибкую сочленовную мембрану вокруг основания щетинки.

Очень крупные и подвижные щетинки, расположенные на ногах, участвуют в движении и именуются шпорами. Однако наибольшей

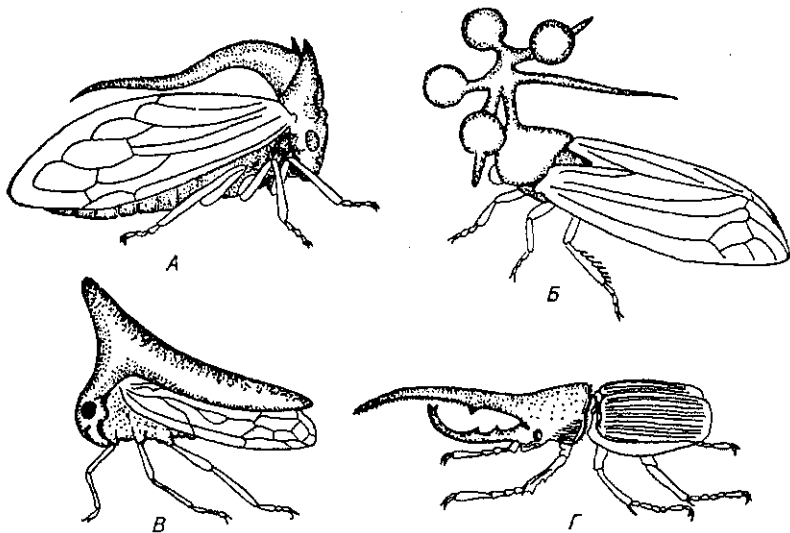


Рис. 60. Кутикулярные выросты переднеспинки у цикадок-горбатов (А, Б, В) и жука-геркулеса (Г) (по Romoser, 1981)

сложности строения достигают крыловые чешуйки бабочек, развивающиеся также из трихогенной и мембранной клеток гиподермы. В сформированном состоянии они представлены тончайшими решетчатыми и ребристыми пластинками (рис. 62), на которых происходят интерференция и дифракция световых волн и возникают яркие цветовые эффекты.

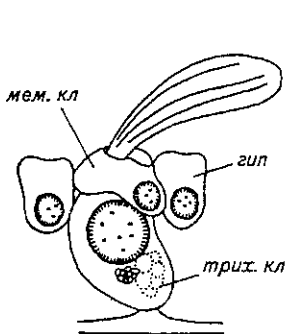


Рис. 61. Формирование крыловой чешуйки у бабочек (по Weber, 1966):

трих. кл — трихогенная клетка; мем. кл — мембранная клетка; гип — клетки гиподермы

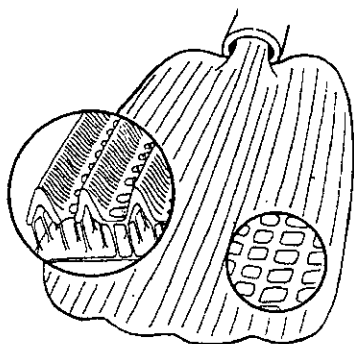


Рис. 62. Тонкое строение крыловой чешуйки бабочки (по Romoser, 1981; Шванвичу, 1949)

Переходя к описанию гиподермальных желез, отметим, что все клетки гиподермы в определенные периоды жизни насекомого выполняют роль желез, секретирующих кутикулу. Здесь мы рассмотрим лишь специализированные железы: пахучие и ароматические железы клопов и пчел; отпугивающие железы жуков-бомбардиров и термитов-солдат; ядовитые железы гусениц бабочек; восковые и лаковые железы равнокрылых; шелкоотделительные железы эмбий; аллотрофические железы, предназначенные для вскармливания иных особей своего или чужого вида; железы, продуцирующие феромоны.

Перечисленные названия свидетельствуют о назначении желез или производимых ими секретов, а сами железы можно классифицировать как одноклеточные или многоклеточные, более или менее сложные, мелкие или заполняющие почти всю полость тела. Вместе с тем все железы имеют общие признаки строения: в основе их лежат секреторные элементы; перед их выделением наружу через различные протоки или системы протоков секреты накапливаются в резервуаре.

У личинок клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.), например, каждая из трех многоклеточных желез, открывающихся на границах четвертого—шестого тергитов брюшка, имеет все отмеченные структуры, но вместе с тем и каждая входящая в их состав секреторная клетка снабжена собственным внутриклеточным протоком и резервуаром (рис. 63). Пахучие железы взрослых особей этого вида, расположенные на груди, отличаются еще более сложным строением (рис. 64). Выделяемый ими секрет, как и секрет одноклеточных желез златоглазок, имеет неприятный запах. Выпячивающиеся из сочленовой мембраны между шестым и седьмым тергитом брюшка ароматические железы пчел издают слабый фруктовый запах, а некоторые клопы пахнут ванилью или земляникой.

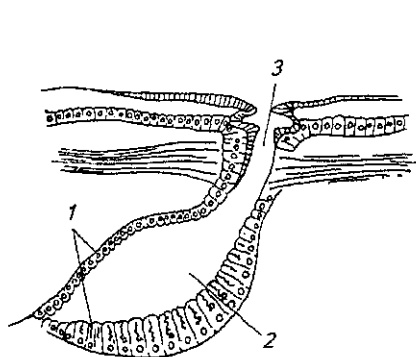


Рис. 63. Пахучая железа нимфы клопа-солдатика (по Шванвичу, 1949):

1 — железистые клетки; 2 — полость железы;
3 — проток железы

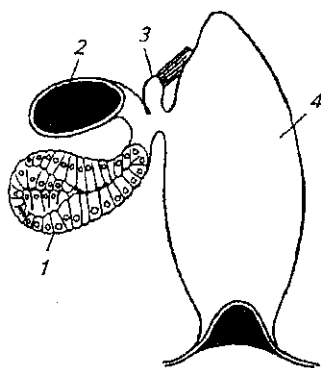


Рис. 64. Пахучая железа имаго клопа-солдатика (по Шванвичу, 1949):

1 — железа; 2 — резервуар; 3 — запирающий клапан; 4 — выводная камера

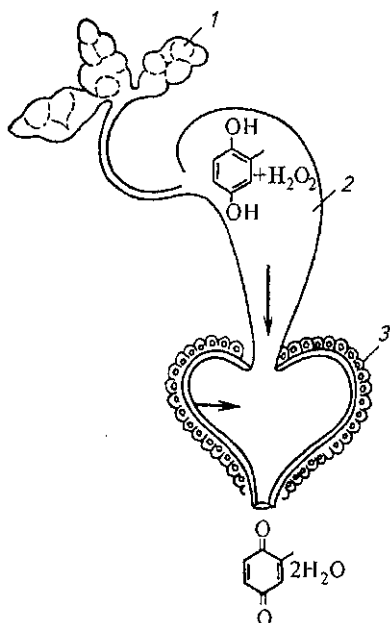


Рис. 65. Отпугивающая железа жука-бомбардира (по Romoser, 1981):

1 — тело железы; 2 — резервуар; 3 — выводная камера

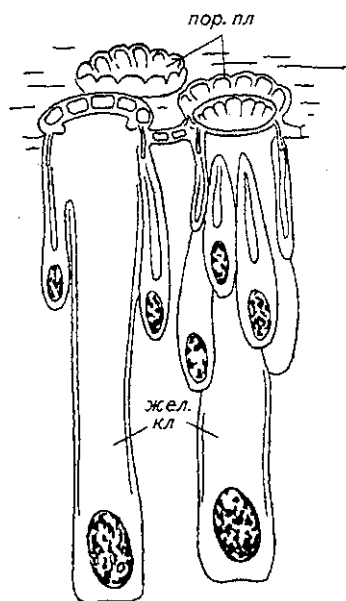


Рис. 66. Восковые железы червецов (по Шванвичу, 1949, с изменениями):

пор. пл — поровая пластинка; жел. кл — железистые клетки

Весьма своеобразны железы, расположенные на конце брюшка жука-бомбардира *Brachinus* sp. (рис. 65). В их камерах содержатся фенолы, пероксид водорода и каталаза. При взаимодействии двух последних соединений выделяется кислород, окисляющий фенолы до хинонов. Внешнее проявление этих реакций выражается в том, что сильная струя разогретых хинонов и воды направляется жуком на преследователя. Столь же направлен полет капель жидкого секрета или тончайших, застывающих на воздухе нитей из головного отростка носатых солдат у термитов или муравьиной кислоты, выбрызгиваемой гусеницами гарпии (*Cerura vinula* L.) из объемистых желез у основания передних ног.

Восковые и лаковые железы червецов и щитовок, белокрылок, тлей, гусениц некоторых бабочек и личинок перепончатокрылых образуются либо отдельными клетками гиподермы, либо небольшими скоплениями клеток (рис. 66). Выделяя воск сквозь тончайшие поры кутикулы, они придают ему вид ажурных пластинок и нитей, похожих на скульптуру покровов или кристаллы. Эти выделения настолько характерны и специфичны, что позволяют с точностью до вида определить секретирующих их насекомых (рис. 67). У шмелей, пчел и

ос, использующих воск для постройки сотов, соответствующие железы помещаются в сочленениях стернитов брюшного отдела. Формирующиеся в них восковые «таблетки» переносятся к жвалам и затем используются для лепки.

Многочисленные прядильные железы на лапках эмбий образованы секретирующим синцитием, центральным резервуаром и выводным протоком (рис. 68).

Продуцируемый ими шелк используется для постройки коридоров и галерей в сыпучем грунте, песке или иных субстратах, постоянно загрязняющих их постройки. Особенно оригинально используют шелкопрядение тропические муравьи *Oecophylla*. Располагаясь в ряд на краю листа, взрослые особи держат в своих мандибулах выделяющих шелковые нити личинок. Прочными нитями шелка они «сшивают» соседние листья по краям в компактные гнезда (рис. 69).

Аллотрофические железы известны у медоносных пчел, рабочие особи которых выкармливают маточным молочком развивающихся личинок и будущую «царицу»-матку. От режима кормления зависит дальнейшая судьба личинок. Вскармливание в течение двух первых дней гарантирует нормальное развитие рабочих особей. Если личинок

кормят до начала метаморфоза, то из образовавшейся крупной куколки формируется матка.

У мирмекофильных, то есть обитающих в муравейниках, жуков семейства Paussidae одноклеточные аллотрофические железы присутствуют на надкрыльях, голове и на сложно устроенных антеннах (рис. 70). Выделяя густой секрет, привлекающий муравьев, жуки избегают участи случайных посетителей муравейника, сразу уничтожаемых. Сходные железы имеются у термитофильных (обитающих в термитниках) жуков-стафилинов, чешуйниц и некоторых других насекомых.

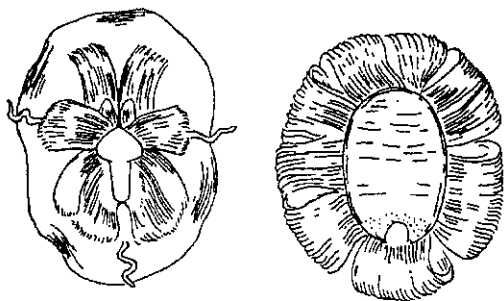


Рис. 67. Скульптура восковых выделений пуария у белокрылок (по Шванвичу, 1949)

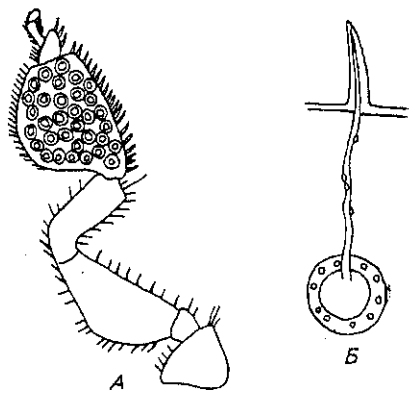


Рис. 68. Прядильные железы эмбий (по Шванвичу, 1949):

А — передняя нога с железами на первом членике лапки; Б — разрез через отдельную железу



Рис. 69. Муравьи *Oecophylla*, строящие гнездо из листьев с использованием своих личинок (по Шванвичу, 1949)

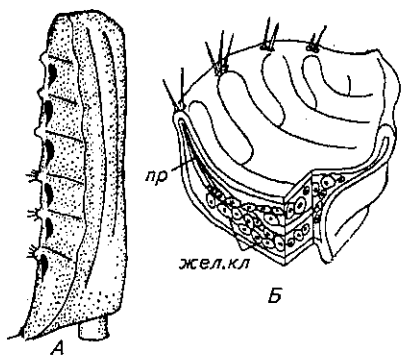


Рис. 70. Аллотрофические железы на антеннах мирмекофильных жуков Paussidae (по Шванвичу, 1949):

А — левая антенна; Б — антенна, частично вскрытая; жел. кл — железистые клетки; пр — протоки

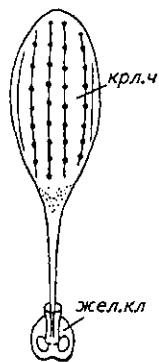


Рис. 71. Андроконии самца бабочки-голубянки (по Шванвичу, 1949):

жел. кл — железистые клетки; крл. ч — крыловая чешуйка

Гиподермальные железы выделяют феромоны — вещества, привлекающие полового партнера, других особей своего вида или отменяющие путь, по которому движутся фуражирующие термиты и муравьи. Нередко эти железы весьма сложно устроены; здесь отметим лишь андроконии — волоски и чешуйки на крыльях бабочек, издающие различаемые человеком слабые запахи (рис. 71).

ОКРАСКА ТЕЛА

Многие насекомые окрашены скромно и поэтому малозаметны. Другие демонстрируют поразительные интенсивность и разнообразие цветов, которым трудно найти аналогии в живой природе. Например, крылья крупных тропических бабочек рода *Morpho* сверкают, как полированный голубой металл. Ярко вспыхивая на солнце, они издали могут быть приняты за световые сигналы самолета, а в сумерках — за мерцание звезд.

Назначение окраски многообразно. Различают яркую, бросающуюся в глаза апосематическую окраску, предостерегающую потенциальных врагов о возможной ядовитости жертвы. Напротив, известны примеры криптической, гармонирующей с фоном и маскирующей окраски. Характерные цвета часто позволяют опознавать особей своего вида и полового партнера. Не менее существенно значение окраски для терморегуляции.

При сочетании контрастирующих цветов формируется рисунок тела, состоящий, как правило, из отдельных пятен и полос. Понятно, что окраска тела и его рисунок определяются обычными оптическими эффектами. При пигментной окраске те или иные красители поглощают или отражают световые волны определенного диапазона. Структурная окраска вообще не требует пигментов. Она возникает на основе рассеивания световых лучей, их интерференции или в более редких случаях дифракции тончайшими структурами кутикулы. Однако в сочетании с пигментной окраской она может резко усиливаться и отличаться совершенно неожиданными проявлениями.

В зависимости от локализации пигментов различают весьма стойкую кутикулярную окраску, сохраняющуюся даже в отпечатках ископаемых насекомых, менее стойкую гиподермальную, красящие агенты которой сосредоточиваются в клетках гиподермы, и наконец субгиподермальную, то есть просвечивающую сквозь прозрачные покровы окраску жирового тела, гемолимфы или содержимого кишечника. По формальному критерию все пигменты тела насекомых делят на безазотистые, обычно заимствуемые фитофагами из растений, и азотсодержащие, синтезируемые самими насекомыми. Исключения составляют некоторые безазотистые субгиподермальные афины тлей, неизвестные в растениях, и азотсодержащие тетрапиррольные пигменты, синтез которых тесно связан с метаболизмом поглощенного хлорофилла.

Самые обычные и широко распространенные пигменты насекомых и животных других групп — меланины. Образованные полимеризованными индольными или хиноновыми кольцами, они обычно отлагаются в экзокутикуле, придавая ей темную окраску, особенно интенсивную в местах повышенной склеротизации. Однако у палочника *Carausius morosus* Вг. гранулы этого пигмента заполняют клетки гиподермы и, перемещаясь внутри них, содействуют изменению цвета тела и терморегуляции. Полагают, что образование и последующее отложение меланинов в периодически сбрасываемой кутикуле избавляют организм от токсичных фенольных соединений, вырабатывающихся при склеротизации покровов.

В отличие от меланинов каротиноиды относятся к обычным пигментам растений и воспринимаются питающимися на них насекомыми. Представляя собой неопределенные высокомолекулярные углеводороды, каротиноиды обычно связываются с белками и обеспечивают разнообразие окрасок от желтоватых покровов у зрелых особей пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) до ярко-красных у божьих коровок (Coccinellidae) и красноклопов (Pyrrhocoridae). В сочетании с голубым мезобиливердином из группы тетрапиррольных пигментов они придают зеленую окраску покровам многих прямокрылых.

При питании колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) на картофеле каротиноиды переходят в его гемолимфу и отлагаются в надкрыльях. Нападающий на него хищный клоп *Perillus bioculatus* Sauss, высасывая окрашенную гемолимфу жертвы, приобретает желтую и красную окраску своих собственных покровов. Сходные цвета некоторых полужесткокрылых и бабочек-бархатниц (Satyriidae) обуславливаются флавоноидами, также заимствуемыми ими из растений. У равнокрылых отмечены антракоиноны и близкие к ним афины, которые, по-видимому, не встречаются ни у кого более. Эти вещества широко распространены в мире растений, но насекомые синтезируют их самостоятельно, правда, из тех же исходных продуктов. Некоторые пигменты такого рода флуоресцируют в ультрафиолетовом свете и используются человеком с давних времен. В частности, вырабатываемая кошенилью карминовая кислота не выцветает столетиями, и окрашенные ею средневековые миниатюры до сих пор сохраняют исходную яркость и сочность цвета.

Обычные у чешуекрылых и перепончатокрылых птерины — обогашенные азотом гетероциклические соединения птеридина — определяют желтую, белую или красную окраску этих насекомых. Являясь конечными продуктами метаболизма, они, однако, не родственны мочевой кислоте, как полагали ранее. Нередко они сосредотачиваются в глазах насекомого и флуоресцируют, но выделенные из тела дрозофилы пигменты имеют необычный для соединений этой группы голубой цвет.

Из аминокислоты триптофана при участии ДОФА синтезируются оммохромы. Концентрируясь в покровах и фасеточных глазах мно-

гих насекомых, они придают глазам коричневый, желтый или красный цвет. Яркие крылья бабочек-нимфалид и розовая окраска тела преимагинальных стадий развития пустынной саранчи связывают именно с этими пигментами.

Тетрапиррольные соединения, относящиеся к пигментам, входят также в состав хлорофилла, гемоглобина, цитохромов. Они, видимо, синтезируются из глицина. Один из пигментов этой группы — биливердин определяет зеленый цвет покровов богомолов, некоторых саранчовых и палочников. Способный с легкостью окисляться и восстанавливаться, он обеспечивает приспособительное изменение окраски их тела.

С оптическими эффектами рассеивания, интерференции и дифракции световых волн на тонких структурах поверхности тела насекомых связаны интенсивность, разнообразие, изменчивость и радужность их окраски. При этом, если оптически активные структуры кутикулы относительно велики по сравнению с длиной волн света и распределены нерегулярно, возникают снежно-белые цвета. Если расстояния между регулярно расположенными структурами сравнимы с длиной световых волн, то возникает интерференция, приводящая к усилению определенных цветов, меняющихся при изменении угла зрения.

Тончайшие и прозрачные крылья златоглазок и мелких поденок переливаются всеми цветами радуги, усиливающимися при рассмотрении на черном фоне. Особенно сильное впечатление производит интерференционная окраска оптических чешуек крыльев бабочек тропического рода *Urania*. Их черный основной фон сияет ярко-зеленым светом, к которому добавляются золотисто-желтые, красные, синие, фиолетовые и пурпурные отблески. Рассредоточенные среди оптически нейтральных чешуек, они придают крыльям в целом характерный шагреновый перелив.

Сходные оптические эффекты возникают на крыльях многих парусников и голубянок. У южноамериканских бабочек рода *Morpho* и многих тропических нимфалид в окраске крыльев преобладают интенсивные синие и голубые тона, по которым переливаются широкие ярко-зеленые и голубые волны. Иную природу имеют голубые пятна на крыльях некоторых бабочек и радужная окраска покровов ряда жуков. Такая окраска образуется на тончайших дифракционных решетках кутикулярных структур и сохраняется даже на искусственных слепках с поверхности, сделанных из коллодия. Серебристый блеск крыльев широко распространенных бабочек-перламутровок определяется сложными сочетаниями пигментной окраски с результатами интерференционных и дифракционных явлений. В целом дифракционная окраска, по-видимому, редка в мире насекомых, и почти все металлически-блестящие цвета тела жуков-златок и листоедов обусловлены интерференцией, усиленной темной пигментной основой.

Нередко контрастирующие цвета окраски образуют рисунок. На крыльях бабочки-перламутровки элементы рисунка — темные мела-

ниновые пятна на желтом фоне — при нарушении синтеза меланина остаются белыми. Следовательно, при одном и том же рисунке окраска может быть различной.

Особенно сложные и прихотливы рисунки на крыльях бабочек; значительно менее развит рисунок покровов жуков, что не связано с окраской (ведь многие ярко окрашенные листоеды и златки вообще не имеют рисунка). Среди остальных насекомых рисунок имеется у прямокрылых, клопов, ручейников, скорпионниц и цикад.

Несмотря на разнообразие и изменчивость отдельных компонентов рисунка крыла, например у бабочек-нимфалид, можно выделить его общую схему и прототип. По мнению Б. Н. Шванвича, прототип рисунка складывается из пяти систем поперечных полос (рис. 72): первой — трех узких экстерн вдоль края крыла; второй, следующей за ними, — глазчатых пятен со зрачками; третьей — двух дискальных полос близ дискальной ячейки крыла и базальной полосы у его основания; четвертой — двух медиальных, или срединных, полос; пятой системы — умбр (теней) с расплывчатыми контурами, которые заполняют пространства между поперечными полосами.

Преобразования этого общего прототипа сводятся к выпадению или усилению отдельных частей рисунка, к изгибаниям и перемещениям полос, образованию комплексов, обмену местами и наложению некоторых полос друг на друга. При этом оказывается, что наименее постоянна вторая экстерна, а наиболее — третья; из системы глазча-

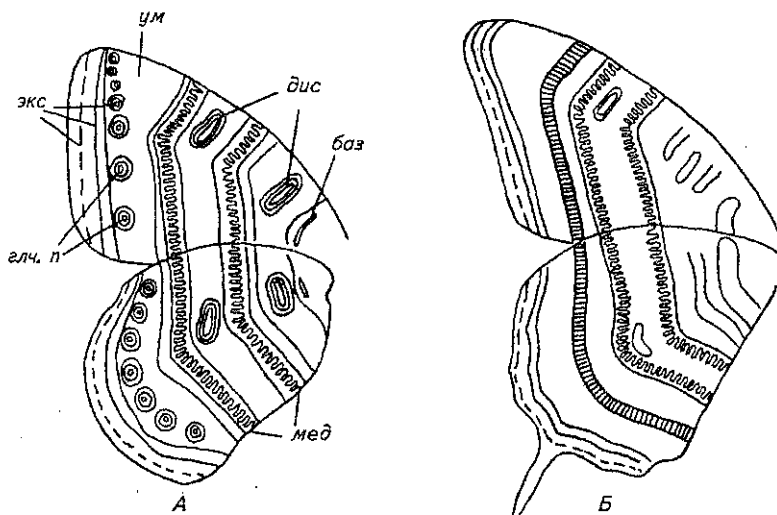


Рис. 72. Прототип рисунка крыльев бабочек семейства нимфалид (А) и парусников (Б) (по Шванвичу, 1949):

экс — экстерны; гач. п. — глазчатые пятна; мед, баз, дис — соответственно медиальные, базальные, дискальные полосы; ум — умбры

тых пятен особенно прочны второе пятно заднего крыла и пятое пятно переднего, причем глазчатые пятна отличаются особой «активностью». Сближаясь, но не соприкасаясь с другими элементами рисунка, они вызывают их смещения и изгибания. В системе дискальных полос первая резко ограничена снаружи и расплывчата у внутреннего края, тогда как вторая, наоборот, размыта с внешней стороны и имеет четкий контур с внутренней.

Существенно, что выявленные преобразования рисунка регистрируются в разных группах чешуекрылых, не связанных друг с другом непосредственным родством. В этих параллельно осуществляющихся тенденциях очевидно проявление некоторых общих закономерностей изменения рисунка, известных нам лишь частично.

Не всегда понятны функциональный и приспособительный смысл тех или иных окрасок и рисунков, а также биологическая целесообразность их преобразований. С несколько большей определенностью можно судить о значении сезонных и возрастных изменений: необратимых, связанных с синтезом, накоплением и распадом пигментов, и обратимых, вызванных смещением пигментных гранул или специальных пигментных клеток — меланофоров.

Особенно наглядна хроматическая адаптация прямокрылых, обитающих в африканской саванне. После нередких здесь пожаров покровы насекомых в считанные дни темнеют, сближаясь по цвету с преобладающим фоном выжженной травы и кустарников. Приспособительное значение этих изменений окраски очевидно.

Менее понятно регулярное изменение окраски широко распространенных бабочек-голубянок или огородных клопов. В первом случае весенние и осенние формы, например *Lycaena phylaeus daimio* Hb., отличаются ярко-оранжевым фоном крыльев, а летние формы сравнительно темные.

Зимующие клопы *Eurydema ornatum* L. имеют на теле темные пятна на более светлом фоне, который меняет цвет у летних и осенних форм (рис. 73). Примечательно, что обширные темные пятна на брюшке клопа *Oncopeltus fasciatus* L. формируются лишь при комнат-

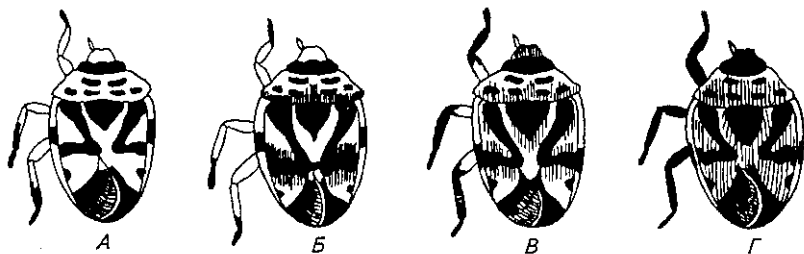


Рис. 73. Сезонные изменения окраски клопа *Eurydema ornatum* L. (по Шванвичу, 1949):

А, Б, В, Г — соответственно осенняя, зимняя, весенняя и летняя окраски

ной температуре и исчезают при повышении ее до 25—27 °С. Закрашивание глаз кобылки *Oedipoda coerulescens* L. непрозрачным лаком лишает этих насекомых способности приспосабливаться к цвету почвы. Очевидно, что внешние стимулы, воздействуя на рецепторы и нервные центры, активизируют эндокринные железы, определяю-

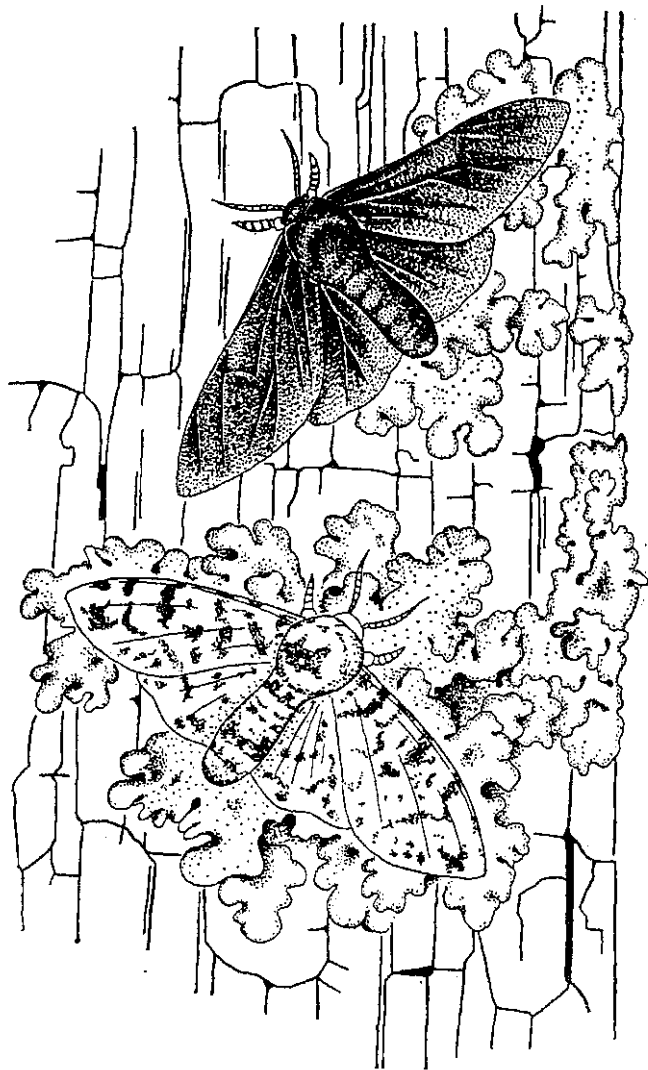


Рис. 74. Индустриальный меланизм березовой пяденицы *Biston betularia* L. (по Фарбу, 1976)

шие характер и ход пигментации посредством выделяемых ими гормонов. Изменение окраски возможно и без участия внешних стимулов, как, например, у гусениц бабочки гарпии *Cerura vinula* L., краснеющих перед окукливанием. Наблюдаемое здесь отложение оммохромов — лишь побочный результат действия личиночного гормона.

Приведенные примеры демонстрируют индивидуальные приспособления, возможности отдельных особей к изменению цвета тела в течение жизни. Эти изменения — прямое следствие отбора, как при индустриальном меланизме березовых пядениц (*Biston betularia* L.), среди которых выживаемость более темных форм существенно выше (на 30%), чем светлоокрашенных. Последние гораздо заметнее для хищников на загрязненном дымом и копотью фоне (рис. 74).

Более очевиден адаптивный характер обратимых и относительно быстрых изменений окраски тела насекомых. У палочника *Carausius morosus* Вг. клетки гиподермы включают гранулы четырех пигментов: зеленые и желтые распределены равномерно по цитоплазме, а коричневые и оранжевые способны перемещаться либо к основанию клеток, и тогда тело становится более светлым, либо к их вершинам — и тело темнеет. Движения гранул и изменения окраски тела определяются множеством стимулов: изменением цвета фона, температуры, осмотического давления гемолимфы, влажности, механическими воздействиями и зрительными восприятиями — и вместе с тем подвержены суточному ритму: днем палочник окрашен светлее, чем ночью. Сходные изменения характерны для некоторых богомолов и, по-видимому, гусениц бабочек. Они содействуют маскировке насекомых, которые не способны к активной самозащите.

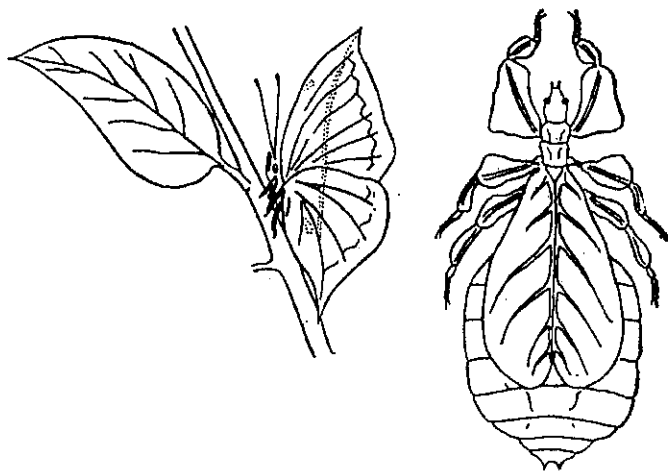


Рис. 75. Листовидная форма тела бабочки *Callima* и палочника *Phyllium* (по Шванвичу, 1949)

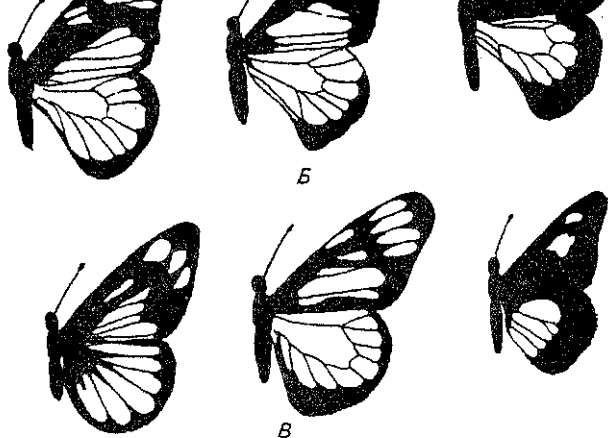


Рис. 76. Мимикрия *Papilio dardanus* (по Эрлиху, Холму, 1966):

А — самец; Б — самки разных миметических форм; В — представители семейства, являющиеся моделями

Разительно сходство гусениц бабочек-пядениц и палочников с высохшими сучьями или палочника странствующего листа *Phyllium* и бабочки *Callima* с листьями растений (рис. 75). Это сходство может ввести в заблуждение зоркого хищника.

Многие ядовитые и агрессивные насекомые, которые могут стать случайными жертвами неопытных хищников, вырабатывают общие признаки, символизирующие опасность. Таковы яркоокрашенные жуки-нарывники, бабочки с ядовитой гемолимфой, осы и пчелы, демонстрирующие апосематическую (угрожающую) окраску. Вместе с тем эти хорошо защищенные насекомые нередко становятся образцами для подражания, своеобразными моделями для других, вполне съедобных и беззащитных форм. Обладая угрожающей внешностью, они, естественно, повышают свои шансы на выживание, однако данный тип мимикрии, открытый Бейтсом, имеет одно существенное ог-

раничение. Дело в том, что если подражатели становятся многочисленнее своих моделей, то последние станут чаще подвергаться нападению хищников, уже приобретших опыт общения с пугающими, но незащищенными формами.

Особенно интересный пример бейтсовской мимикрии отмечен у южноафриканского парусника (*Papilio dardanus* L.), желтоокрашенные самцы и самки которого обычно обитают на Коморских островах, Мадагаскаре и в Сомали. Однако в Эфиопии и других регионах самки парусника становятся похожими на различных несъедобных бабочек семейства *Danaidae*, а самцы остаются неизменными (рис. 76). Таким образом, в пределах ареала однообразным самцам противопоставляется множество разнообразных самок, подражающих разным моделям и отличающихся от них лишь малозаметными, но характерными для парусников отростками задних крыльев. При скрещивании всех этих форм наблюдается обычное моногибридное расщепление, жестко сцепленное с полом. Следовательно, каждая миметическая форма контролируется, по существу, одним геном (супергеном), локализованным на половой хромосоме самок. Учитывая, что исходные, немиметирующие самки обитают на границе ареала, можно объяснить их многообразие сочетанием дизруптивного и движущего, но постоянно меняющего свое направление отбора.

В заключение отметим, что среди разнообразия форм насекомых выделяются некоторое постоянство и единство, связанные с общностью их происхождения, образа жизни и условий существования, а также с общностью системных объектов.

Каждый объект как система, образованная некоторым числом взаимодействующих элементов, в соответствии с общей теорией систем формируется за счет либо изменения самих элементов, либо их числа и существующих между ними взаимоотношений и связей, либо всех указанных изменений. Нетрудно убедиться, что живые объекты создаются в природе ограниченным набором способов, отвечающим числу неповторяемых сочетаний элементов, отношений и числа элементов.

Системная общность рассматриваемых нами объектов выражается, например, в разительном сходстве жабр у личинок поденок и стрекоз с зачатками крыльев, членистых антенн с церками, мощных форцепсов с челюстями. Сходство насекомых или отдельных частей их тела может быть генетическим, конвергентным и системным.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

МЕТАБОЛИЗМ НАСЕКОМЫХ

ПОЛОСТЬ ТЕЛА

Насекомых, как и всех представителей типа членистых, наряду с моллюсками, хордовыми и животными некоторых других типов именуют вторичнополостными или целомическими. Это означает, что первичная полость тела, вполне развитая у кишечнополостных и заполненная паренхимой у плоских и круглых червей, у насекомых замещена вторичной полостью — целомом (рис. 77). Развивающаяся в сомитах — сегментарных скоплениях мезодермальных клеток — она имеет собственную эпителиальную выстилку и заполнена жидкостью. Следует отметить, что у насекомых мезодермальные сомиты с целомическими полостями внутри них существуют недолго, только у эмбрионов, и впоследствии распадаются на отдельные клетки. Таким образом, полость их тела становится смешанной (миксоцелем) и все пространства между внутренними органами свободно сообщаются друг с другом.

На общем плане внутреннего строения насекомых (рис. 78) можно видеть, что центрально расположенный в центре кишечник, окруженный производными клеток сомитов (мышцами, клетками жирового тела и гемолимфы, гонадами), отграничен дорзальной диафрагмой от перикардиального синуса со спинным сосудом и вентральной диафрагмой от перинеурального синуса с брюшной нервной цепочкой. Однако обе диафрагмы несплошные и допускают свободный обмен полостной жидкостью между синусами.

Редукция кровеносной системы до спинного сосуда (у кольчатых червей эта система остается замкнутой) связана с сильным развитием трахейной системы. Не участвуя в распределении по тканям кислорода, кровеносная система насекомых сохраняет функции лишь «лимфатической системы».

ПИТАНИЕ И ПЕРЕВАРИВАНИЕ ПИЩИ

Пищевая специализация. Подавляющее большинство насекомых — фитофаги, то есть потребители органического вещества, синтезированного и накопленного растениями. Однако среди них нередко встречаются хищники, паразиты, а также сапрофаги, питающиеся гниющими органическими остатками, некрофаги (поедают трупы) и копрофаги (источник пищи — навоз).

Широта спектра избираемой пищи предполагает разнообразие способов ее отыскания и регистрации, морфофункциональное много-

образии пищеварительных органов и хода метаболизма. Лишь немногие насекомые всеядны (пантофаги) и одинаково охотно используют в пищу и растения, и животных, и перегнивающие остатки. Более распространены многоядные формы (полифаги), избирающие для себя лишь растения или животных, однако в основной массе насекомые относятся к олигофагам, например питаются растениями одного или нескольких близких семейств, проявляя явную избирательность и пищевую специализацию.

Среди паразитов нередки олигофаги, но среди хищников все же преобладают полифаги. Предел специализации — монофагия, то есть способность питаться организмами одного или немногих близких видов. Среди фитофагов монофагами являются многие тли, червецы и щитовки, среди паразитов — некоторые наездники, вши, блохи, среди хищников — божья коровка *Rodolia cardinalis* Muls., питающаяся исключительно австралийским желобчатым червцом *Icerya purchasi* Mask.

Кроме функции снабжения организма питательными и пластическими веществами, а также энергией, необходимой для поддержания жизнедеятельности и продолжения рода, пищеварение выполняет важную барьерную и информационную функции. Первая проявляется в нарушении антигенных свойств потребленных белков и извлекении организма от вредных метаболитов и токсинов, вторая связана с тем, что характер и свойства воспринятой пищи содержат для насекомых столь же существенные сведения о внешнем мире, как и звуки, краски.

Отыскивая пищу, насекомые обычно руководствуются зрительными (визуальными) и обонятельными (ольфакторными) стимулами, воспринимая их по-разному в зависимости от насыщения или го-

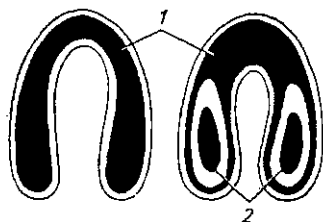


Рис. 77. Формирование вторичной полости тела у членистых:

1, 2 — соответственно первичная и вторичная полость тела

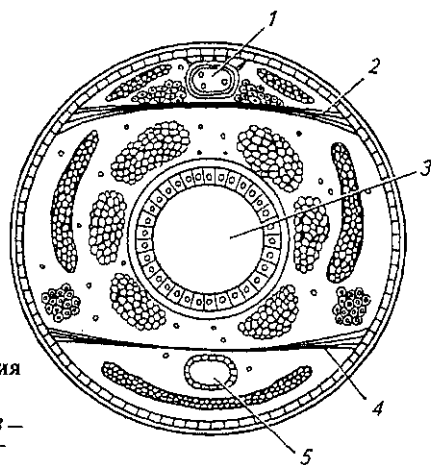


Рис. 78. Общий план внутреннего строения насекомых (по Weber, 1966):

1 — спинной сосуд; 2 — дорзальная диафрагма; 3 — кишечник; 4 — вентральная диафрагма; 5 — нервная система

лода, физиологического состояния и ситуации. Непосредственно перед линькой или вскоре после нее, при заполнении зрелыми яйцами полости брюшка, насекомые обычно не реагируют на пищевые стимулы, отличаясь в любое другое время суточной ритмикой в остроте их восприятия или полным безразличием к ним при афагии (способность вообще не питаться на тех или иных фазах жизненного цикла). Немногие хищники, например личинки божьих коровок, воспринимают пищевые стимулы лишь при непосредственном контакте с потенциальной жертвой.

Причины пищевой специализации и степень ее проявления различны. Некоторые хищные личинки мух не способны к быстрым движениям и довольствуются малоподвижными глями. Нападение богомоллов, напротив, провоцируется движениями жертвы в поле их зрения; они не способны питаться неподвижными червецами или щитовками, даже находясь среди них. Многие перепончатокрылые, парализующие свои жертвы молниеносным уколом яйцеклада, чаще всего бывают олигофагами и монофагами, так как от размера жертвы и свойственных ей способов самообороны зависит успех поединка, и лишь инстинктивная точность движений обеспечивает победу. Многие паразиты отыскивают хозяев, ориентируясь на свойственные последним места обитания и кормовые растения, но особенно интересна и сложна пищевая специализация фитофагов.

Обладая высокосовершенными органами чувств — рецепторами и руководствуясь разнородными стимулами в выборе кормового объекта, многие насекомые-фитофаги питаются на заведомо ядовитых растениях, которые издавна употребляются для производства инсектицидов типа пиретринов, ротенона и никотина. Не обнаруживая признаков отравления, табачный бражник *Protoparce sexta* L. весьма быстро выводит никотин из своего организма (за 30 мин — до 95 % воспринятого с пищей), а немногие из насекомых, воспринявших цианиды розоцветных, благодаря ферменту роданазе расщепляют и преобразуют их в безвредные тиоцианаты.

Ядовитые глюкозиды горчичного масла даже привлекают бабочек-белянок (*Pieridae*) и капустную моль *Plutella maculipennis* Curt. В первом случае к такому глюкозиду относится синигрин, во втором — прогоитрин, но оба они не имеют никакой пищевой ценности. Предлагаая гусеницам капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) в изобилии любой корм, лишенный, однако, синигрина, мы обрекаем их на голодную смерть. Для колорадского жука привлекателен ядовитый соланин, но губителен близкий к нему демиссин. Короедов и заболонников влекут терпены древесных пород, запах которых для человека сходен с ароматом ландыша или сирени.

Установлено, что пищевыми стимулянтами для насекомых-фитофагов могут быть различные соединения, содержащиеся в растениях, но не представляющие собой ценности как пища. К их числу относятся разнообразные глюкозиды, терпеноиды, флавоноиды и многие другие привлекающие или, наоборот, отталкивающие насекомых ве-

щества. Вместе с тем, охотно поглощая в больших количествах корм, богатый привлекающими соединениями (аттрактантами), насекомые быстрее развиваются и растут, и в этом смысле пищевую ценность таких соединений можно сравнить с действием пряностей и приправ.

Своеобразно отношение к питанию, выявленное у тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.). У данного вида к дистантному пищевому аттрактанту, позволяющему избирать пищу, относится цитраль из группы терпенов. Однако присутствия этого вещества недостаточно для отгрызания насекомым листа шелковицы, которое провоцируется контактными аттрактантами: α -ситостерином и флавоноидами. Заглатывание происходит только в том случае, если в состав листа входят кремниевая кислота и целлюлоза.

Близкие явления отмечены и у некоторых других насекомых, что предполагает определенную последовательность действия стимулов, обеспечивающих прием пищи. Если положительная или отрицательная ориентация на корм определяется присутствием соответственно аттрактантов и репеллентов, то начало питания или отказ от избранной пищи регулируется пищевыми инициантами и супрессантами. Для продолжения или прекращения питания необходимы стимулянты либо детерренты. Столь сложная регуляция приема пищи завысит, в свою очередь, от степени насыщения насекомых, причем голод обостряет те из органов чувств, которые связаны с поиском и регистрацией пищи. Например, голодающие в течение 24 ч мухи в этом отношении активнее сытых примерно в 4 раза.

У мухи *Phormia regina* Mg. органы вкуса расположены на лапках и хоботке. Они весьма чувствительны к различным сахарам, но по мере насыщения их чувствительность понижается. Если давать мухам все более концентрированные растворы, то можно заставить их питаться снова и снова, вплоть до очередного снижения чувствительности и адаптации к стимулу. Однако повышение или снижение порогов чувствительности вообще не связывается с реальным насыщением. В частности, предлагая мухам хорошо усваиваемую ими глюкозу и совершенно неусваиваемую D-арабинозу, в обоих случаях можно наблюдать поведение, характерное для сытых особей, но во втором случае вероятно гибель мух от голода.

Наряду со вкусовыми рецепторами насыщение регулируют стимулы, исходящие от растягивающегося при питании брюшка. При нарушении нервных связей рецепторов растяжения мухи продолжают питаться вплоть до гибели от разрыва кишечника.

Таким образом, состояние голода и насыщения стимулируется влиянием вкусовых рецепторов лапок и хоботка и тормозится влиянием рецепторов растяжения кишечника.

Пищевые потребности. В пищевой специализации насекомых выражаются их потребности в пище, которые определяются характером обмена веществ, набором ферментов в организме и способностью к самостоятельному синтезу некоторых важных органических соединений.

Наиболее очевидны потребности в белках, точнее, в слагающих их аминокислотах, которые выступают как строительный материал для тканей и клеток тела, ферментов, гормонов и других биологически активных соединений. Обычно они поступают с пищей; некоторые синтезируются в теле: незаменимые аминокислоты у насекомых, как и у позвоночных животных, — аргинин, валин, лейцин, изолейцин, триптофан, фенилаланин и др.

Менее выражена потребность в жирах, которые могут синтезироваться самим насекомым. Лишь линолевая и линоленовая кислоты, холестерин или другие стерины, необходимые для его синтеза, незаменимы. Выступая как структурные компоненты биологических мембран, резервный источник энергии и метаболической воды, они необходимы и для синтеза экдизона — гормона линьки насекомых.

Углеводы — важнейший источник энергии — либо воспринимаются с пищей, либо синтезируются из жиров и липидов. Многие хищники не нуждаются в поступлении углеводов извне, но фитофаги обычно получают их в избытке.

Не нуждаясь в нуклеиновых кислотах, синтезируемых всеми живыми организмами, некоторые насекомые усиливают процессы роста и развития при добавлении в диету пуринов и пиримидинов. Более определена их зависимость от минеральных веществ (ионов K^+ , Ca^{2+} , P^{3+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} и др.), но в особенности от витаминов. Насекомые характеризуются явной и специфической потребностью в водорастворимых витаминах группы В, выступающих как коферменты. Не синтезируемые самим насекомым, они воспринимаются с пищей или от специфических кишечных симбионтов, способных к синтезу различных веществ. Особенно важны тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), никотиновая кислота (РР), карнитин (B_7), инозит, тогда как отсутствие пиридоксина (B_6) и фолиевой кислоты во многих случаях не приводит к заметным последствиям. Из витаминов других групп следует указать на заимствуемый из растений жирорастворимый витамин А и витамин С, которые некоторые насекомые синтезируют сами. Такие насекомые, как большой мучной хрущак (*Tenebrio molitor* L.) и ряд других вредителей запасов зерна, способны, питаясь сухим кормом, использовать метаболическую воду, образующуюся при окислении углеводов и жиров.

Слюнные железы. Слюнные железы насекомых развиваются как парные эктодермальные органы в мандибулярном, максиллярном и лабиальном сегментах, но нередко их число сокращается до двух или одной пары либо они редуцируются. Наиболее постоянны и типичны гроздевидные лабиальные железы, от секреторных долек которых отходят тонкие протоки. Сливаясь в общие латеральные протоки, часто расширенные в объемистые резервуары, они выводят жидкую слюну в полость саливария через отверстие у основания гипофаринкса (рис. 79).

Обычно в слюне содержатся ферменты, расщепляющие углеводы, — карбогидразы (амилаза, инвертаза), а у некоторых хищников —

липазы и протеиназы, переваривающие соответственно жиры и белки. В слюне тлей находится пектиназа, разрушающая пектиновые оболочки клеток и облегчающая проникновение стилетов в ткани растений, в слюне некоторых клопов — гиалуронидаза, действующая сходным образом на соединительную ткань. Для кровососов характерно присутствие в слюне антикоагулянтов, препятствующих свертыванию крови, агглютинов, действующих на ее клетки, а также анестезирующих веществ. Иногда слюна ядовита или содержит вещества типа ауксинов. Содействуя образованию галлов — опухолевидных разрастаний ткани растения вокруг питающегося насекомого, — эти вещества обильно обеспечивают его пищей и надежной дополнительной защитой.

Слюнные железы нередко преобразуются и начинают продуцировать феромоны, шелк или аллотрофические вещества, предназначенные для питания других особей. Например, мандибулярные железы пчелиной матки выделяют вещества, тормозящие развитие яичников всех прочих самок, а железы рабочих особей — маточное молочко. Своеобразны аллотрофические слюнные железы самцов скорпионницы *Panorpa*, заполняющие тремя парами толстых трубок почти все тело. Наряду с обильной бурой слюной, извлекаемой при питании и при обороне, они способны образовывать молочно-белые пакетики, которые самка охотно поедает при спаривании.

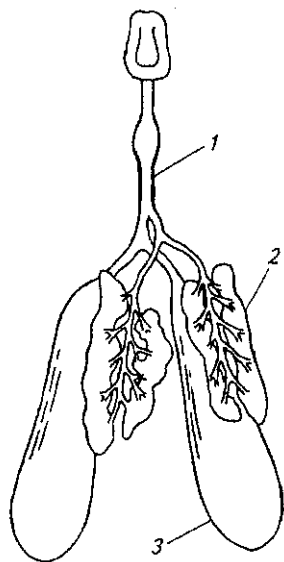


Рис. 79. Слюнные железы насекомых (по Romoser, 1981):

1 — проток; 2 — лабиальные железы; 3 — резервуар

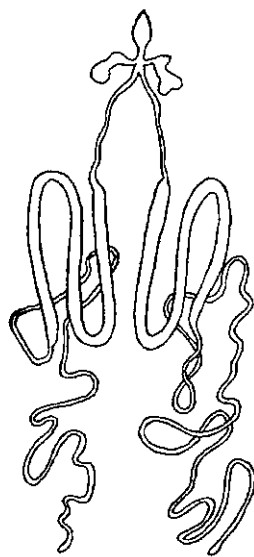


Рис. 80. Шелкоотделительные железы тутового шелкопряда (по Шванвичу, 1949)

Особенно примечательны шелкоотделительные железы гусениц тутового шелкопряда. Образованные извитыми секретирующими трубочками, они продолжают в расширенные резервуары и далее в более тонкие протоки, впадающие с обеих сторон тела в волоочильню, или прядильный пресс (рис. 80). Секретируемый этими железами белок фиброин составляет основу шелковинки, которая, переходя в резервуар, облекается слоем серицина. Выдавливаемая из пресса через прядильный сосочек на нижней губе гусеницы шелковая нить используется для постройки кокона.

Растворимый в горячей воде серицин удаляется при промышленной обработке коконов шелкопряда; это облегчает их разматывание в нить, достигающую 1500 м в длину. Готовое шелковое волокно не уступает по прочности стали и, выдерживая нагрузку на разрыв до 50 кг на 1 мм² поперечного сечения, значительно превосходит по прочности шерстяную и хлопковую нити.

Кишечный тракт. Откусанная и смятая жвалами или всосанная через хоботок пища вместе со слюной поступает в цибарий и далее в глотку. Глотка имеет мускулистые стенки, а у некоторых насекомых преобразована в глоточный насос; она переводит пищевой комок в кишечный тракт, схема которого изображена на рисунке 81.

Обычно кишечник разделен на три отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку, которые, различаясь по происхождению, обособлены друг от друга клапанами. Переднюю кишку отделяет от средней кардиальный клапан, среднюю от задней — пилорический. Передняя и задняя кишка образуются из эктодермы и, как многие другие ее производные, имеют тонкую кутикулярную выстилку. Энтодермальная средняя кишка лишена кутикулы.

Передняя кишка. Вслед за глоткой, находящейся в начале передней кишки, расположен тонкий пищевод, нередко переходящий без видимых границ в расширенный зоб. У многих насекомых пищевод имеет дивертикулы — отходящие от его стенки выросты, и пищевой резервуар — объемистый мешок, соединенный с пищеводом узкой трубочкой. Эти

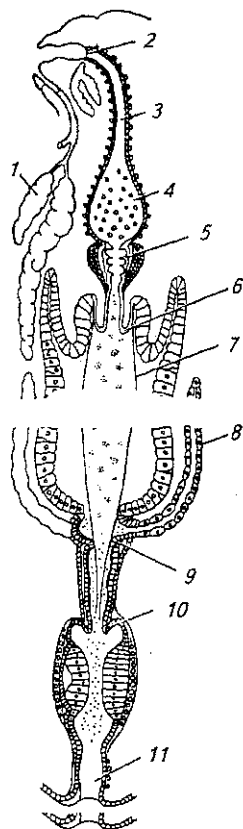


Рис. 81. Схема кишечного тракта насекомых (по Шванвичу, 1949):

1 — слонные железы; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — зоб; 5 — провентрикулус; 6 — кардиальный клапан; 7 — перитрофическая мембрана; 8 — мальпигиев сосуд; 9, 10 — соответственно пилорический и ректальный клапаны; 11 — анус

образования так же, как и зоб, обычно служат для накопления и резервирования запасов пищи, перевариваемой здесь лишь ферментами слюны. Например, у медоносных пчел цветочный нектар насыщается в зобу ферментами, под воздействием которых он преобразуется в мед, а у хищных жуличиц и прямокрылых проникающие сюда ферменты средней кишки способны переваривать белки. Пищеварительная функция зоба особенно полно выражена у форм с внекишечным пищеварением, вводящих протеолитические ферменты со слюной в тело пойманной, но еще не проглоченной жертвы. Однако всасывания продуктов переваривания пищи здесь не происходит, и основным назначением пищевода и зоба служит проведение пищевого комка.

Если у насекомого имеется развитый пищевой резервуар, в него обычно поступают различные жидкости, а твердая пища переходит в зоб и далее в проventрикулус. Самки кровососущих комаров, например, прокалывая стилетами кожу, направляют всосанную кровь в зоб и проventрикулус, а потребляя воду, заполняют ею резервуар. Акт прокола определяет путь следования пищи, и если самке предложить свободную капельку свежей крови, то она погибнет после свертывания крови в пищевом резервуаре.

Наиболее деятельный компонент передней кишки — проventрикулус, иногда называемый мышечным желудком (рис. 82). Сильноразвитые кольцевые мышцы и кутикулярные зубцы, вдающиеся в его полость, обеспечивают эффективное перетирание и фильтрацию пищевых частиц, дополняя тем самым функции челюстей. Иногда движения проventрикулуса, видимые через прозрачные покровы некоторых личинок, напоминают движения глотки: вдаваясь в пищевой комок, находящийся в зобу, он как бы «откусывает» некоторую часть этого комка и приступает к методичному «пережевыванию». Отдельные порции «пережеванной» пищи проventрикулус передает через кардиальный клапан в среднюю кишку.

Кардиальный клапан кольцевидной складкой вдаётся в полость средней кишки. При этом, начиная с места перегиба складки, кутикулярная выстилка исчезает, и, очевидно, именно здесь проходит граница передней и средней кишки. Полагают, что клапан препятствует обратному ходу пищи, но у многих насекомых содержимое средней кишки все же проникает в переднюю. У некоторых насекомых кардиальный клапан

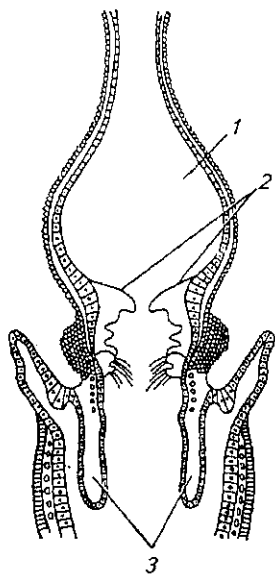


Рис. 82. Схема строения проventрикулуса насекомых (по Romoser, 1981):

1 — зоб; 2 — кутикулярные зубцы; 3 — кардиальный клапан

участвует в выделении перитрофической мембраны, облегающей тончайшим чехлом пищевые массы и защищающей от повреждения нежный эпителий средней кишки.

Перитрофическая мембрана. Она образована сетью микрофибрилл и тончайшей белково-хитиновой пленкой в ее ячейках. Легко проницаемая для воды и растворов минеральных солей, она обладает свойствами одностороннего фильтра в отношении более крупных молекул. В частности, молекулы пищеварительных ферментов легко проходят к перевариваемой ими пище, но не способны вернуться обратно. Лишь продукты полного расщепления достигают эпителия средней кишки и абсорбируются его клетками. Даже некоторые дисахариды и простые липиды, как и многие микроорганизмы, не способны преодолеть барьер перитрофической мембраны.

Весьма обычная для насекомых перитрофическая мембрана отсутствует у форм, отличающихся внекишечным перевариванием пищи и предельно суженным рационом легкоперевариваемых веществ. Там же, где она есть, ее структура однообразна, хотя по способу образования выделяют несколько типов мембран, в частности обычный и зональный. В первом случае перитрофическая мембрана выделяется всей поверхностью эпителия средней кишки и как бы отслаивается от него, во втором — узкой зоной специализированных клеток кардиального клапана (рис. 83), как, например, у личинок двукрылых, некоторых взрослых мух и, вероятно, ухверток и термитов.

Средняя кишка. Облеченная перитрофической мембраной, основательно «пережеванная» и отфильтрованная пищевая масса поступает в среднюю кишку. Здесь она подвергается воздействию ферментов и расщепляется на относительно простые органические соединения, либо абсорбирующиеся клетками эпителия, либо диффундирующие в гемолимфу непосредственно через стенку кишечника. Далее они включаются в общий цикл биохимических превращений, происходящих в жировом теле, гемолимфе и других тканях тела насекомого. Таким образом, средняя кишка — основной орган переваривания пищи и всасывания образовавшихся при этом продуктов.

В исходном состоянии средняя кишка имеет вид прямой трубки, снабженной близ ее переднего и заднего края слепыми выростами для увеличения активной поверхности всасывания. Однако у подавляющего большинства насекомых она удлиняется, образуя изгибы и петли, а у высших двукрылых свертывается плотной двойной спиралью

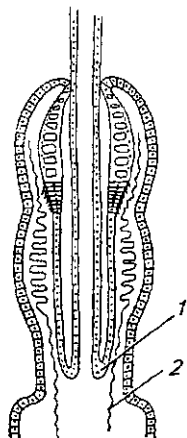


Рис. 83. Кардиальный клапан (1) и образование перитрофической мембраны (2) (по Шванвичу, 1949)

(рис. 84). Как правило, средняя кишка особенно велика у тех форм, которые питаются плохо усвояемыми субстратами, например у копрофагов, тогда как у плотоядных она относительно коротка. У клопов и некоторых других насекомых средняя кишка дифференцирована на зоны, отличающиеся по форме и строению эпителия (рис. 85).

Эпителий средней кишки (рис. 86) обычно представлен столбчатыми клетками, на активной поверхности которых находится рабдориум — слой неподвижных цитоплазматических палочек, подстланный складчатой базальной мембраной. Как и все секретирующие клетки, они особенно богаты эндоплазматическим ретикулумом, рибосомами и митохондриями. Среди клеток эпителия рассеяны регенеративные гнезда — крипты. Сосредоточенные в них мелкие, интенсивно делящиеся клетки содействуют обновлению эпителия и восстанавливают его при линьках и метаморфозе насекомых. У многих личинок эпителий средней кишки сбрасывается в просвет кишечника и замещается провизорным (временным) эпителием куколок, который, в свою очередь, уступает место дефинитивному (постоянному) имагинальному эпителию. Однако при глубоком метаморфозе у жуков, бабочек и мух куколочный эпителий вообще не формируется.

Назначение эпителиальных клеток средней кишки — секреция ферментов и всасывание продуктов гидролиза и распада белков, углеводов и жиров. Секреция ферментов может происходить без видимых изменений клеток за счет выделения накопленных в них ферментов между палочками рабдориума. Этот так называемый апокринный тип секреции нередко сочетается с мерокринным и голокринным типами. В первом случае содержащие ферменты вакуоли вместе с частью цитоплазмы отшнуровываются от клеток и затем изливаются в полость кишечника, во втором — заполненные секретом клетки целиком выходят из эпителия и, погибая, освобождают содержимое своих тел.

У вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) секреция происходит в первой зоне средней кишки (см. рис. 85) и частично во второй и третьей зонах, тогда как клетки четвертой зоны вмещают симбиотические микроорганизмы. У мухи цеце (*Glossina palpalis* L.), передающей человеку опаснейшую сонную болезнь, все процессы секреции сосредоточены в средних зонах.

Всасывание продуктов распада происходит либо повсеместно, либо на отдельных участках средней кишки. Например, у колорадс-

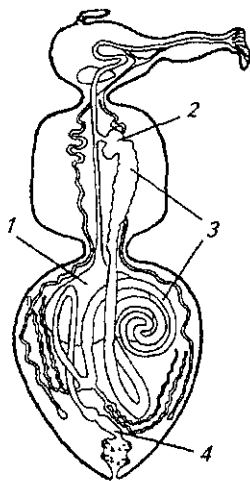


Рис. 84. Кишечный тракт высших двукрылых (по Шванвичу, 1949):

1 — пищевой резервуар;
2 — провентрикулус; 3, 4 — соответственно средняя и задняя кишка

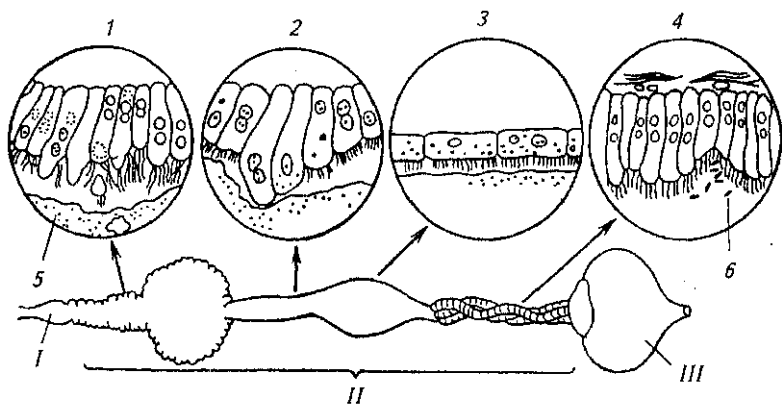


Рис. 85. Дифференциация зон средней кишки у вредной черепашки. В кружках — последовательные зоны (1—4) средней кишки при большом увеличении (по Тыщенко, 1976):

I, II, III — соответственно передняя, средняя и задняя кишка; 5 — перитрофическая мембрана; 6 — симбионты

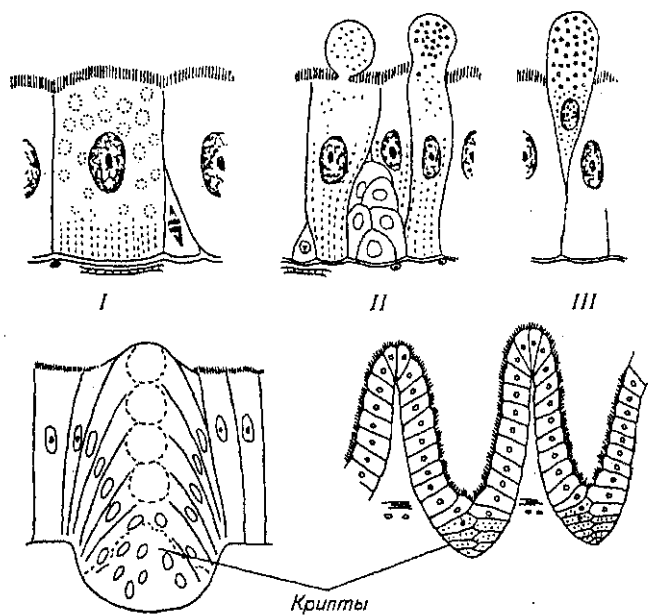


Рис. 86. Эпителий средней кишки и различные типы секреции (по Тыщенко, 1976):

I, II, III — соответственно апокринный, мерокринный, голокринный типы секреции

кого жука всасывание углеводов сосредоточено в передней половине средней кишки, а продуктов расщепления жиров — только в задней половине. У других насекомых жиры абсорбируются в дивертикулах, но у пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) здесь всасываются только аминокислоты. Нередко в первой половине средней кишки насекомых всасывается вода, которая затем выделяется в задней половине, создавая тем самым необходимый для пассивного транспорта молекул углеводов и липидов градиент концентрации. Всасывание аминокислот требует активного транспорта и часто происходит вопреки градиенту концентрации.

Выделение ферментов и всасывание продуктов пищеварения регулируются в зависимости от физиологического состояния организма.

Отмечено, что сам акт питания и заполнение пищи зоба стимулируют выделение секретов и ферментативную активность; все эти процессы контролируются также импульсами стоматогастрической нервной системы, регистрирующей растяжение брюшка, и, видимо, гормонами головного мозга. Переваривание пищи требует совершенно определенной реакции среды кишечника (рН 6—8) и перистальтики, которая, в свою очередь, регулируется либо посредством нервной системы и гормонов, либо за счет возбуждения рецепторов в окружающей кишке мускулатуре, то есть миогенным путем.

З а д н я я к и ш к а. Она обособлена от средней пиlorическим клапаном и обычно разделена на тонкую и прямую кишку с ректальным клапаном между ними (см. рис. 81). В ней имеются тонкая кутикулярная выстилка, проницаемая для воды, минеральных солей и некоторых органических соединений, а также мышечные волокна, расположение которых необычно: толстые кольцевые мышцы находятся под более тонкими продольными.

Непосредственно за пиlorическим клапаном расположен сфинктер, а в промежутке между ними впадают мальпигиевы сосуды. Сфинктер регулирует поступление непереваренных остатков пищи в заднюю кишку.

Важнейшие функции задней кишки — всасывание воды и формирование обезвоженных экскрементов, что имеет особое значение для поддержания водного баланса в условиях постоянного дефицита влажности. У многих сапрофагов и у питающихся древесной древесиной сапрофагов тонкая кишка преобразуется в ферментативную камеру, где обитают разнообразные симбионты: сапрофитные бактерии, грибы и простейшие разных групп. Выделяя ферменты, расщепляющие целлюлозу до глюкозы, или продолжая разлагать не переваренные в средней кишке остатки пищи, они синтезируют некоторые незаменимые аминокислоты, витамины, стеролы и, по некоторым данным, способны к фиксации атмосферного азота как почвенные нитрификаторы. Лишенный симбионтов термит после дефаукации его кишечника кислородом вскоре гибнет от голода, хотя в нормальных условиях способен длительно существовать, питаясь, например, ватой, то есть практически чистой клетчаткой, которую разлагают его симби-

онты. Многие другие насекомые более легко расстаются со своими симбионтами, а щетинохвостки *Stenolepisma lineata* F. переваривают клетчатку без их участия — собственными ферментами.

Высланная кубическим эпителием, задняя кишка не выделяет собственных пищеварительных ферментов, но обычно снабжена 6—8 ректальными железами, всасывающими воду из экскрементов. Особой сложности эти железы достигают у двукрылых, причем для них характерна ритмическая пульсация. У некоторых червецов слепой вырост прямой кишки (ректальная ампула), образуя широкую петлю, срастается с передней кишкой в «фильтрационную камеру». У других равнокрылых эти камеры (рис. 87) формируются при срастании обоих концов средней кишки или при врастании мальпигиевых сосудов в область кардиального клапана. Таким образом, вода и балластные углеводы, обильно поступающие в кишечник при высасывании соков растений, отфильтровываются в самом его начале и в среднюю кишку поступает лишь относительно концентрированный и обогащенный белками раствор. Побочное следствие такого способа питания — выделение жидких сахаристых экскрементов, именуемых падью. Однако экскременты большинства насекомых представляют собой совершенно сухие пакетики, облеченные остатками перитрофической мембраны.

Длительность пребывания пищи в кишечнике различных насекомых варьирует в весьма широких пределах. Например, у таракана *Periplaneta americana* L. пищеварение продолжается около 20 ч, у близкого вида *P. australasiae* L. — 7, у рыжего таракана *Blatella germanica* L. — только 3 ч.

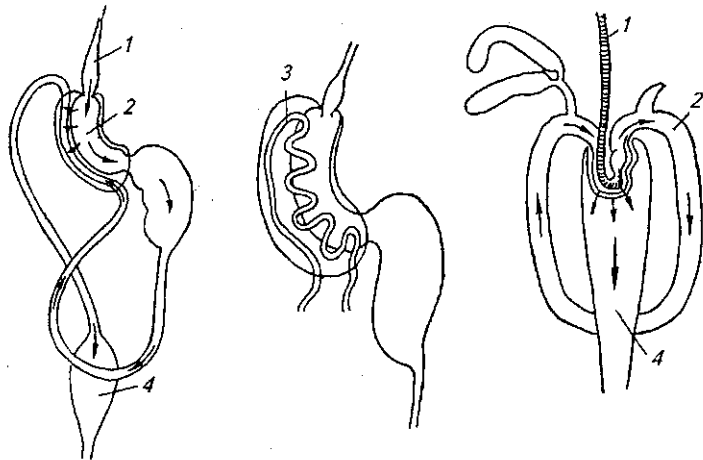


Рис. 87. Фильтрационные камеры равнокрылых (по Шванвичу, 1949):

1 — пищевод; 2 — средняя кишка; 3 — мальпигиевы сосуды; 4 — задняя кишка

Таким образом, функции задней кишки насекомых многообразны. Наряду со всасыванием воды и формированием экскрементов здесь происходят ферментация и всасывание веществ, синтезируемых симбиотическими микроорганизмами, или эти вещества переводятся антиперистальтическими движениями кишечника в полость средней кишки. Всасывание воды, ионов и относительно простых органических соединений обычно происходит здесь вопреки градиенту концентрации путем активного транспорта молекул через мелкопористую кутикулу и эпителий. У зимующих насекомых и многих паразитических перепончатокрылых задняя кишка накапливает экскременты и выводит их наружу лишь с началом активного существования.

РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ И МЕТАБОЛИЗМ

Кровеносная система. Редукция замкнутой кровеносной системы кольчатых червей оставила у их далеких потомков лишь незамкнутый спинной сосуд с сегментарно расположенными камерами, клапанами и остиями (рис. 88). Прилегая изнутри к тергитам брюшка, он всасывает гемолимфу и гонит ее от слепого заднего конца вперед, в лишенную клапанов и остий аорту. При этом полный цикл обращения гемолимфы в полости тела занимает не менее 6 мин.

Не участвуя в распределении кислорода, кровеносная система насекомых сохранила исходные функции переноса продуктов переваривания пищи от стенок кишечника к метаболически активным органам и поддержания гомеостаза, то есть постоянства внутренней среды организма, ее защиты от агрессивных воздействий и агентов. Вместе с тем гемолимфа как полостная жидкость и кровь обеспечивает осмотическое и гидростатическое напряжения стенок тела, клеток и органов; являясь средой для протекающих в растворах биохимических реакций, она транспортирует и биологически активные соединения от мест их синтеза ко всем тканям.

Стенки спинного сосуда образованы кольцевыми мышцами миокарда с вплетенными в них продольными и косыми волокнами и слоем соединительной ткани. Обычно сам миокард не способен к произвольным ритмическим и частым сокращениям; ему свойственны слабые волны перистальтики, зарождающиеся в его стенках миогенно. У некоторых насекомых спинной сосуд иннервируется латеральными нервами симпатической и сегментарными нервами центральной нервной системы. Поступающие по ним импульсы ускоряют ритм биений до 310 ударов в

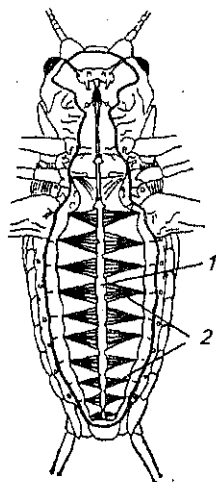


Рис. 88. Спинной сосуд насекомых (по Gillot, 1980):

1 — спинной сосуд; 2 — крыловидные мышцы

минуту, хотя обычно он не превышает 10—160 ударов. У комара *Anopheles quadrimaculatus* Mg. спинной сосуд вообще не иннервируется; его работа регулируется влиянием гормонов и физиологически активных веществ типа ацетилхолина.

Засасывая гемолимфу через остии, число которых варьирует от двенадцати до одной пары, спинной сосуд гонит ее вперед. Вслед за сокращением камер (фаза систолы) наступает расслабление миокарда (диастола), сменяемое фазой покоя (диастазис) между последовательными биениями. Движение гемолимфы обеспечивается также ритмичными колебаниями дорзальной и вентральной диафрагм, сокращениями крыловидных мышц и дополнительных пульсирующих органов (ампул и мембран) у основания крыльев, антенн и ног. Например, крыловые ампулы, имея собственный ритм сокращения, нагнетают гемолимфу в жилки костального края крыла. Затем она возвращается в тело по системам медиальных и анальных жилок.

Гемолимфа. Составляя от 5 до 40 % массы тела, гемолимфа насекомых наряду с жидкой плазмой включает в себя форменные элементы — гемоциты. Обычно гемолимфа бесцветная, реже — желтая или зеленая, а у личинок комаров-звонцов, некоторых оводов и клопов-гладышей окрашена гемоглобином в красный цвет. Ее реакция близка нейтральной (рН 6—7), но осмотическое давление заметно выше, чем у гемолимфы млекопитающих. Однако в качестве основных осмотически активных веществ здесь выступают аминокислоты и другие органические соединения, но не минеральные соли.

Особенно наглядны осмотические свойства гемолимфы у форм, заселяющих соленые и солоноватые воды. У личинок мух-береговушек *Ephydra cinerea* Flhn. эти свойства остаются неизменными даже в крепком растворе соли. Излишние ионы выводятся мальпигиевыми сосудами и различными ректальными ампулами и железами, но в гипотонической среде они, наоборот, удерживают ионы в плазме.

В плазму входит вода с растворенными в ней газами (O_2 и CO_2) и диссоциированными неорганическими ионами (катионы: Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ; анионы: Cl^- , HCO_3^- , $H_2PO_4^-$), а также углеводы, многоатомные спирты, липиды, аминокислоты, пептиды, белки, пигменты и некоторые другие соединения, в частности относительно концентрированная мочевиная кислота.

Из углеводов гемолимфы не менее 80 % приходится на долю трегалозы. Она синтезируется из двух молекул глюкозы в клетках жирового тела и расщепляется вновь ферментом трегалазой в метаболически активных органах. Далее отметим глицерин, синтезируемый здесь же из гликогена жирового тела при понижении температуры. Выполняя роль антифриза, он предотвращает замерзание гемолимфы зимующих насекомых. Например, у наездника *Braccon cephi* L. глицерин, составляя 25 % массы тела, снижает точку замерзания полостной жидкости до $-17^\circ C$. Среди липидов, присутствующих в гемолимфе обычно в виде липопротеидов, основная масса представлена сложными

ми эфирами глицерина и высших жирных кислот. Последние служат источником энергии, и если трегалоза и гликоген расходуются уже в первые минуты полета, то, например, жирные кислоты жирового тела у пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* Forsk. обеспечивают непрерывный лёт в течение 5 ч.

Высокая концентрация аминокислот, в особенности глутамина и глутаминовой кислоты, определяется их ролью в осморегуляции. Вместе с тем они используются для синтеза белков и как резервы азотистых соединений для синтеза кутикулы (тирозина, триптофана). Поступая в гемолимфу из жирового тела, пищи и гидролизованных при метаморфозе белков тканей тела, они обычно сохраняются в виде пептидов. В гемолимфе присутствуют также белки, и их концентрация закономерно изменяется при линьках и развитии насекомого. Как субстрат морфогенетических процессов и источник энергии они участвуют в транспортировке углеводов и жиров в форме гликопротеидов и липопротеидов.

Следует отметить дегидрогеназы яблочной и изолимонной кислот — ферментов, способствующих осуществлению некоторых звеньев цикла Кребса (см. ниже) непосредственно в гемолимфе, а также специфичных для самок белков — вителлогенинов, необходимых для синтеза желтка в формирующихся яйцах. Имеющийся у многих насекомых белок — лизоцим служит одним из основных агентов защиты организма от безразличных патогенных бактерий.

Не менее разнообразны, чем клетки крови позвоночных животных, гемоциты насекомых. Гемоциты обычно оседают на стенках органов и лишь перед наступлением линьки и метаморфоза свободно плавают в плазме вместе с фрагментами тканей. Число их достигает 10 000—100 000 в 1 мм³ гемолимфы. Они формируются в специальных гемопоэтических органах, отмеченных в дорзальной диафрагме и близ спинного сосуда у сверчков, пилильщиков, чешуекрылых и мух.

Наиболее постоянны гемоциты трех основных типов, тогда как шесть других типов встречаются спорадически и у немногих форм (рис. 89). По-видимому, все они берут начало от пролейкоцитов 5 — мелких округлых клеток с относительно крупным ядром и базофильной цитоплазмой. Испытывая митотические деления, пролейкоциты преобразуются в более крупные и весьма разнообразные по форме плазмоциты 6. Обладая гранулами и лизосомами в цитоплазме, они способны к фагоцитозу, как и гранулоциты, отличающиеся ацидофильной, заполненной гранулами цитоплазмой. Имеющиеся у двукрылых и перепончатокрылых сферулоциты 7 со сферическими включениями в ацидофильной цитоплазме, по-видимому, участвуют в транспорте гормонов, тогда как адипогемоциты 3 разносят жировые включения. Цистоциты 4, иногда именуемые коагулоцитами, обеспечивают свертывание гемолимфы при ранениях тела насекомого. Наряду с ними изредка встречаются уплощенные подоциты 2, длинные червеобразные клетки 1 и крупные эноцитойды 8 с 1—2 эксцентрично расположенными ядрами. Состав и относительную численность

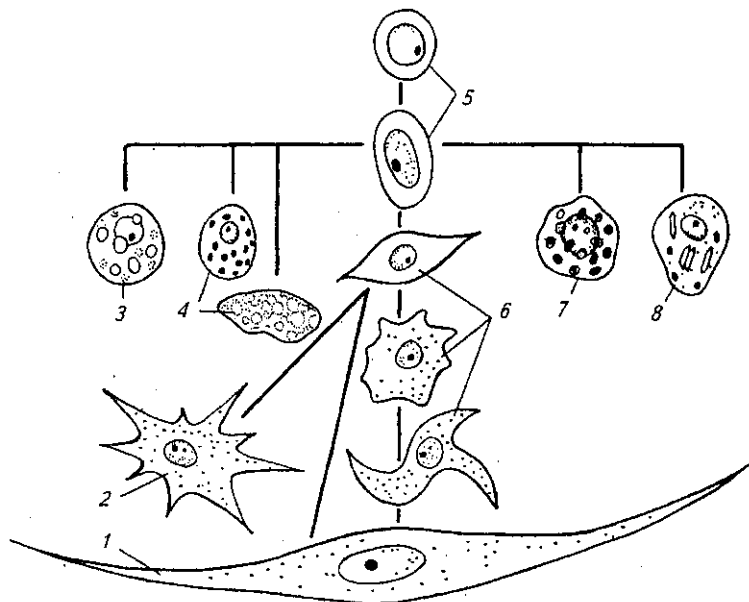


Рис. 89. Различные типы гемоцитов насекомых и их взаимоотношения (по Тыщенко, 1976; Gillot, 1980). Обозначения в тексте

гемоцитов можно использовать для диагностики физиологического состояния организма.

Особое значение имеют барьерные, защитные свойства гемолимфы, проявляющиеся в фагоцитарной активности гемоцитов, в их агглютинации (склеивании) на поверхности ран, в бактерицидном действии лизоцима и наконец в инкапсуляции чужеродных включений и тел паразитов.

Представляют интерес сообщения о возможной иммунизации насекомых различными вакцинами. Правда, формирующийся иммунитет пассивен и скоротечен, так как ничего похожего на антитела у насекомых не обнаружено. Вероятно, в этих реакциях, описанных еще в 1920 г. С. И. Метальниковым, какую-то роль играют производные тирозина и недавно открытые простагландины.

Жировое тело. Помимо гемоцитов и плазмы с кровеносной системой насекомых тесно связаны клетки жирового тела и атроциты — многоядерные перикардиальные клетки, перивисцеральные нефроциты, выполняющие экскреторные функции и регулирующие состав гемолимфы, а также энциты. Последние в отличие от всех рассмотренных ранее компонентов имеют не мезодермальную, а эктодермальную природу и, секретируя липопротеиды и кутикулины, по-видимому, участвуют в метаболизме гормонов.

Продукты переваривания пищи, проникая в гемолимфу, обычно сразу же включаются в метаболизм. Почти во всех тканях и клетках идет активная работа по синтезу специфических веществ, и если, например, в гиподерме образуется хитин, то в эпителии кишечника — ферменты. Однако средоточием всех основных процессов метаболизма и синтеза белков, жиров и углеводов служит жировое тело. В этом смысле оно аналог печени млекопитающих, а не метаболически пассивные отложения жира.

Клетки жирового тела так же, как и гемоциты, образуются из висцеральной мезодермы сомитов. Утрачивая изначальное распределение по сегментам, они вскоре рассредоточиваются по всей полости тела и связываются в пласты и дольки под покровами и близ кишечника. Сначала их трудно отличить от гемоцитов, но позже они сильно увеличиваются, приобретают обширные вакуоли и включения гликогена, жиров и белков, а их ядра становятся многолопастными. При наступлении метаморфоза эти крупные клетки распадаются, изливая содержимое своих тел в гемолимфу. У взрослых особей они восстанавливаются заново.

Основную массу жирового тела образуют клетки — трофоциты, способные синтезировать транспортные и резервные соединения. После 12-дневного голодания трофоциты личинок комара *Aedes aegypti* L. теряют все включения, а их вакуоли заполняются водой. Впоследствии, при потреблении личинками углеводов, они весьма быстро накапливают гликоген и некоторое количество жира, однако при питании растительными маслами трофоциты заполняются только жировыми включениями. Если голодающим личинкам предложить только белковую пищу, то в трофоцитах наряду с гранулами белка обнаруживаются жиры. Таким образом, липиды синтезируются при всех испытанных рационах, но в обычных условиях существования накопление гликогена и жира наблюдается только у личинок младших возрастов и лишь позднее резервные белки накапливаются у личинок старшего возраста.

В жировом теле насекомых имеются также уратные клетки, которые некоторые исследователи считают преобразованными трофоцитами. Они особенно многочисленны у форм, лишенных мальпигиевых сосудов, или в те периоды жизни, когда последние не функционируют. Накапливая в цитоплазме ураты и прочие конечные продукты, эти клетки избавляют от них другие, более активные ткани и таким образом дополняют функции обычных органов выделения.

У тараканов и некоторых других насекомых в жировом теле присутствуют мицетоциты — клетки, заполненные симбиотическими бактериями. Однако после скармливания насекомым антибиотиков бактерии исчезают и бывшие мицетоциты накапливают кристаллы мочевой кислоты.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МЕТАБОЛИЗМА ЖИРОВОГО ТЕЛА

Биосинтез углевода трегалозы в трофоцитах происходит в считанные минуты путем фосфорилирования глюкозы. Сохраняя относительное постоянство концентрации, этот транспортируемый через гемолимфу углевод служит своеобразным и активным конкурентом гликогена — основного углеводного резерва жирового тела.

В сплетении метаболических путей процессы синтеза трегалозы за счет гликогена регулируются гипергликемическим гормоном, активирующим фосфорилазу. Таким образом, в зависимости от титра гормона, меняющегося в процессе линек и при развитии насекомого, пути биосинтеза переключаются на образование либо трегалозы, либо гликогена.

Однако гликоген способен синтезироваться не только из глюкозы, но и из других простейших углеводов и даже из аминокислот. В то время как сильно поляризованные молекулы трегалозы не проникают сквозь биологические мембраны, накапливаемый в мышцах гликоген используется ими непосредственно как источник энергии.

По сравнению с углеводами жиры — более экономичный источник энергии: они продуцируют в 2 раза больше джоулей на единицу массы. Образуемые либо из продуктов расщепления пищи (жирных кислот и глицерина), либо путем синтеза из углеводов и аминокислот жиры, накапливаясь по мере развития насекомого, достигают половины сухой массы тела. В связи с тем что их мобилизация требует больших сроков, жиры используются главным образом для обеспечения долговременных морфогенетических процессов (эмбриогенеза, метаморфоза), диапаузы, продолжительного полета и т. п. В частности, при истощении запасов трегалозы кардиальные тела эндокринной системы вместо гипергликемического гормона начинают выделять адипокинетический гормон. Содействуя мобилизации липидов и преобразованию триглицеридов в транспортируемые по гемолимфе диглицериды, этот гормон приводит к накоплению в мышцах липаз и других ферментов гидролиза и расщепления свободных жирных кислот до фрагментов, окисляемых в цикле Кребса.

Вместе с тем липиды используются для синтеза воска и наряду с аминокислотами, углеводами и фосфатами участвуют в образовании более сложных и метаболически активных соединений. Однако некоторые из соединений такого рода, например стеролы, поступают с пищей и не синтезируются насекомыми.

В процессе метаболизма многие аминокислоты подвергаются в жировом теле трансаминированию и преобразуются в новые аминокислоты. Другие в конце концов преобразуются в углеводы и жиры. Несмотря на то что конкретные пути биосинтеза в трофоцитах жирового тела еще неизвестны, установлено, что именно здесь формируется значительная часть белков гемолимфы, в частности уже упомянутые вителлогенины. Все эти процессы регулируются гормонами эндокринной системы.

Рассмотрим метаболизм инсектицидов, которые в последние десятилетия стали обычными атрибутами агроценозов, поэтому многие вредители сельскохозяйственных культур были вынуждены к ним приспособиться. Физические приспособления насекомых выражаются в сокращении проницаемости покровов, изменении рН кишечника, ведущем к сокращению растворимости и абсорбции инсектицидов, в увеличении количества жиров, депонирующих жирорастворимые пестициды, а также в снижении проницаемости мембран, окружающих особо чувствительные к действию пестицидов ткани и органы.

Кроме этих путей относительно пассивной защиты организма у насекомых отмечена более активная, метаболическая, детоксикация потенциально вредных веществ, выражающаяся в способности к их гидролизу, гидроксигированию, метилированию, ацетилированию и связыванию с цистеином, глицином, глюкозой и другими соединениями. В частности, связывание и гидроксигирование содействуют преобразованию жирорастворимых инсектицидов в водорастворимые вещества, доступные для выведения из организма. Все эти способы противодействия активизируются различными ферментами, либо повышающими свою концентрацию и активность, либо меняющими свойства и специфичность реагирования.

Конкретные механизмы повреждающего действия хлорорганических инсектицидов типа ДДТ, гамма-изомера ГХЦГ, хлордана, гептахлора еще неизвестны, но все же есть основания предполагать, что эти инсектициды, растворяясь в липидном слое мембран нервных клеток, содействуют диффузии ионов натрия. Поскольку для восстановления ионного баланса из клеток начинают активно транспортироваться ионы калия, сама мембрана становится постоянно деполяризованной (нарушение натрий-калиевого насоса), а проведение нервного возбуждения — невозможным.

Развитие устойчивости (резистентности) к таким инсектицидам, в частности к ДДТ, определяется активностью продуцируемых жировым телом ферментов. Преобразуя ДДТ в менее токсичные дихлорэтиленовые (ДДЭ), уксуснокислые (ДДА), трихлорэтаноловые (кельтан) и дихлорэтановые (ДДД) производные, они все же далеко не всегда обеспечивают необходимое сокращение токсичности инсектицидов. Однако в сочетании с пассивными факторами устойчивости достигается регистрируемый во многих случаях эффект.

Сходные преобразования в организме испытывают ГХЦГ и хлордан, однако циклодиеновые соединения (например, гептахлор) обезвреживаются иначе. Сами по себе они нетоксичны, но, окисляясь в тканях, преобразуются в сильнодействующие яды (соответственно в гептахлорэпоксид, дилдрин и эндрин). Таким образом, насекомые сами содействуют своему отравлению, но гибнут не в течение нескольких минут, как обычно, а лишь через 1—2 ч.

Механизм действия фосфорорганических инсектицидов (тиофос, карбофос, диазинон и фосфамид) более ясен. Все они ингибируют

холинэстеразу, которая, расщепляя медиатор ацетилхолин в местах контактов нервных клеток друг с другом, также препятствует проведению нервного возбуждения. Вместе с тем они подавляют активность эстераз и способны повышать свою токсичность при окислении в тканях. В данном случае устойчивые насекомые препятствуют активности этих соединений и преобразуют их в нетоксичные формы путем гидролиза или образования комплексов с глутатионом.

Карбамиды, например фурадан, севин, пиролан, как и фосфорорганические инсектициды, блокируют активность холинэстеразы. Развитие устойчивости к этим ядам, как правило, связывают с совершенствованием физических барьеров, но некоторые насекомые способны обезвреживать их посредством гидролиза и окисления в трофоцитах и гемолимфе. Клетки жирового тела участвуют и в процессах биолюминесценции. Отметим светящихся ногохвосток *Achorutes muscorum* Tullb., цикадок *Fulgora lauternaria* Rib., голова которых мерцает лишь в брачный период, немногих двукрылых (представители семейств Platyuridae и Bolitophilidae) и в особенности жуков (семейства Lampyridae, Elateridae, Drilidae, Phengolidae) с наиболее интенсивной биолюминесценцией. При свете некоторых тропических светляков можно читать книгу. Характерны личинки жуков Drilidae, прозванные «железнодорожными вагончиками», так как 11 светящихся зеленоватых пятен по бокам тела и пара красных пятен на голове весьма напоминают свет крошечных вагонов ночного поезда.

В основе биолюминесценции лежат преобразования люциферина, который под воздействием фермента жирового тела — люциферазы выделяет энергию в виде света. Строение световых органов насекомых весьма сложно. Наряду со светящимися трофоцитами в них имеются «рефлектор» из близлежащих уратных клеток и сплетения трахей, а также «стекло» прозрачных покровов.

ДЫХАНИЕ И ГАЗООБМЕН

Снабжение органов и тканей кислородом достигается путем его диффузии через покровы тела и стенки трахей. Сходным образом из организма выводится углекислота и испаряется влага. Следовательно, при сравнительно высоком отношении площади поверхности тела к его объему обеспечение интенсивного газообмена чревато постоянной угрозой иссушения. Чем меньше организм, тем это отношение больше, и поэтому только самые мелкие насекомые, обитающие во влажных средах или в воде, довольствуются «кожным дыханием».

Более крупные насекомые для увеличения поверхности диффузии газов и сокращения потерь воды развивают сложную систему внутренних тонкостенных трубочек — трахей, пронизывающих все тело и разветвляющихся в его полости.

Диффузия кислорода через воздух осуществляется в $3 \cdot 10^5$ раз быстрее, чем через воду, и в 10^6 раз быстрее, чем через ткани. Однако углекислый газ диффундирует через воду и ткани тела с гораздо большей легкостью, и уж если организм удовлетворяет свои потребности в кислороде, то он, несомненно, избавляется от углекислоты. Расчеты свидетельствуют о том, что трахейная система насекомых служит оптимальным средством решения проблем газообмена и предотвращения потерь воды.

Трахейная система. Возникая в виде сегментарных впячиваний эктодермы, трахеи сформированных насекомых начинаются серий дыхательных отверстий, или стигм, открывающихся на плейритах средне- и заднегруди и восьми первых сегментах брюшка. Такая картина наблюдается далеко не всегда; чаще бывает сокращенный набор стигм, сохраняющихся, например, у личинок двукрылых лишь на среднегруди и на восьмом сегменте брюшка. Часто они совсем редуцируются, и трахейная система становится замкнутой.

Дыхальца бывают простыми или сложными. Простые дыхальца представляют собой отверстия, иногда снабженные специальными замыкательными аппаратами в виде двух створок, как устьица на листьях растений. У большинства насекомых эти исходные отверстия погружаются под покровы, на которых развиваются новые, более сложные запираемые клапаны, ограничивающие доступ воздуха в расположенную под ними полость атриума (рис. 90). Последняя нередко заполнена густыми фильтрующими волосками или снабжена пористой пластинкой, предназначенной не столько для очистки воздуха от пылевидных частиц, сколько для предохранения трахей от заливания водой, проникновения в них паразитов, а также для сокращения потерь влаги, конденсирующейся на внутренней поверхности пластинки.

У примитивных первичнобескрылых насекомых от отверстий стигм отходят отдельные пучки древовидно-ветвящихся трахей, однако для насекомых более характерно объединение их в общие стволы.

Весьма обычны идущие под покровами продольные боковые стволы, в которые открываются стигмы (рис. 91). Отходящие от них трахеи разделяются на все более тонкие веточки и постепенно переходят в трахеолы. Они проникают между отдельными органами и дольками жирового тела и укреплены спиральными утолщениями (тенидиями) общей кутикулярной выстилки — интимы (рис. 92). Благодаря этому они не спадают и сохраняют просвет при давлении и изгибаниях, как трубки противогаса.

И тенидии, и интима, секретируемые эпи-

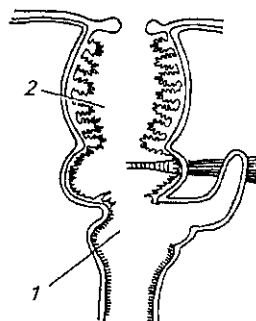


Рис. 90. Строение стигмы трахейной системы (по Шванвичу, 1949):

1 — запираемый клапан;
2 — атриум

Рис. 91. Строение трахейной системы насекомых (по Romoser, 1981)

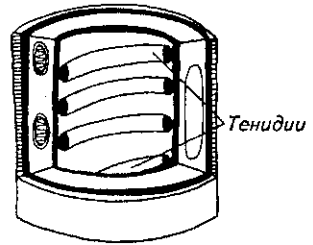
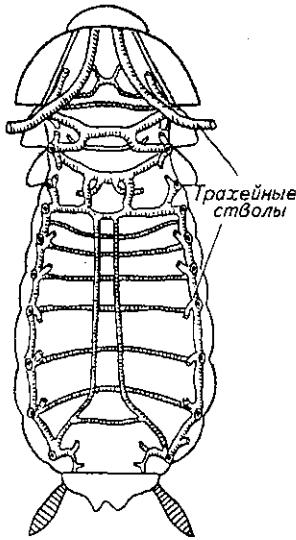


Рис. 92. Строение трахен насекомых (по Romoser, 1981)

телием трахей, обычно не содержат хитина и воскового слоя эпикутикулы, но богаты эластичным резилином, не препятствующим газообмену. Как производные гиподермы они сбрасываются при линьках. Вытягиваемые тонкими трубочками через отверстия стигм, они замещаются вновь секретируемыми образованиями. Тенидии, отмеченные не только в трахеях, но и в трахеолах, не препятствуют их растяжению в длину, что имеет значение при постоянных движениях внутренних органов. При этом испытывающие кислородное голодание (гипоксию) клетки отсылают длинные псевдоподии к близлежащим трахеолам и подтягивают их к себе. Постоянный дефицит кислорода индуцирует развитие новых трахей и трахеол сразу же после линек.

Трахеолы, диаметр которых не превышает 1 мкм, не сбрасывают интимы в ходе линек. Они обычно заканчиваются в цитоплазме звездчатых клеток — трахеобластов (рис. 93), проникающих своими отростками вплоть до митохондрий клеток крыловых мышц, или плотно прилегают к их оболочкам снаружи.

Общее число трахеол огромно и у крупных активных насекомых достигает $(1-1,5) \cdot 10^6$. Некоторые крупные стволы теряют тенидии и преобразуются в объемистые воздушные мешки, способные сплющиваться и раздуваться. Запасая воздух, содействуя циркуляции гемолимфы и сохранению тепла, они амортизируют резкие биения крыловых мышц и сокращают удельный вес тела при полете. У некоторых насекомых такие мешки выполняют роль резонаторов в звуковых органах.

Легко проникая сквозь тонкие стенки трахей и трахеол, кислород растворяется в полостной жидкости и диффундирует на расстояние до

1 мм. Однако для обеспечения работы крыловых мышц рассчитанные расстояния до трахеол должны быть сокращены в сотни раз (до 6—8 мкм). На самом деле они не превышают 2—3 мкм.

Если в гемолимфе имеется гемоглобин, то он связывается с кислородом в оксигемоглобин и транспортирует кислород по тканям, но только при его дефиците в окружающей среде. Это имеет определенное значение для обитающих в гниющем иле личинок комаров-звонцов, личинок оводов, паразитирующих в кишечнике млекопитающих, или для клопов-гладышей, надолго погружающихся под воду. В противном случае оксигемоглобин лишь резервирует запасы кислорода и не участвует в его транспортировке, а газообмен осуществляется обычными для насекомых способами. Что касается углекислоты, то, диффундируя по тканям в 35 раз быстрее кислорода, она легко выводится из организма через покровы и стенки трахей.

Расчеты размеров трахейной системы и потребностей насекомого в кислороде показали, что уже двухпроцентный перепад его концентраций в тканях тела и в атмосфере достаточен для диффузии. Таким образом, трахейная система насекомого с открытыми стигмами вмещает почти десятикратный избыток кислорода, но при полете его расходование возрастает в 50 раз и более. К тому же при открытых стигмах резко возрастают транспирация и утечка воды из организма. По-видимому, именно эти обстоятельства определили развитие специальных средств пассивной и активной вентиляции трахейной системы у крупных активных насекомых.

Пассивная вентиляция обеспечивается расходом кислорода и растворением углекислоты в гемолимфе. Возникающий вследствие этого вакуум приводит к засасыванию воздуха через плотно сомкнутые створки стигм. Накопление углекислого газа требует его выведения, которое у некоторых насекомых приобретает характер периодически повторяющихся «залпов» (рис. 94). Например, у диапазирующих куколок шелкопряда *Hyalophora cecropia* L. через каждые 7 ч створки дыхалец раскрываются и углекислота, легко диффундирующая из трахей и гемолимфы, выводится наружу за несколько минут. Между тем потребление кислорода происходит непрерывно, а смыкание дыхалец в интервалах между «залпами» сокращает транспирацию воды. Сходные явления отмечены у личинок комаров, периодически всплывающих на поверхность воды за очередной порцией воздуха.

Весьма характерны средства пассивной вентиляции у обитателей водоемов и у внутренних паразитов. Рассмотренное выше строение

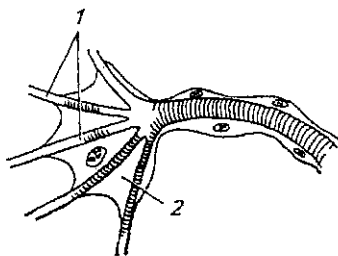


Рис. 93. Ветвление трахеолы в трахеобласте (по Komoser, 1981):

1— трахеолы; 2— трахеобласт

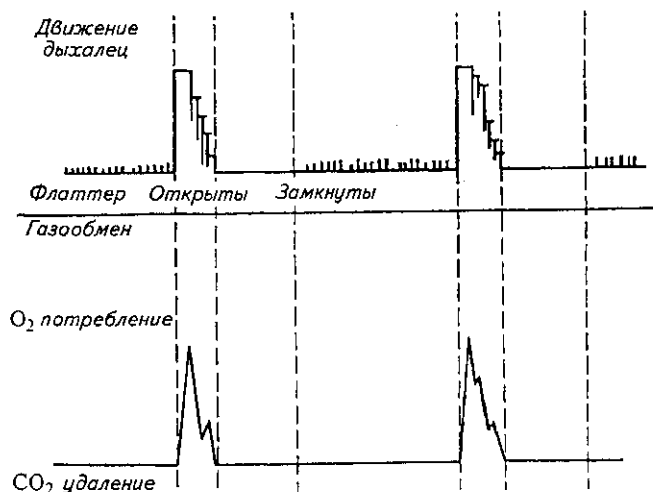


Рис. 94. Диаграмма работы дыхалец, демонстрирующая «запасы» выведения углекислоты (по Gillot, 1980)

трахейных жабр личинок поденок и стрекоз допускает диффузию растворенных в воде газов. Проникая в омывающую изнутри жабры гемолимфу, кислород переходит в трахеи и трахеолы. Кутикулярные (дыхальцевые) жабры (рис. 95), свойственные водным куколкам некоторых двукрылых, обеспечивают еще более легкий газообмен. Связанные непосредственно со стигмами как выступающие из них тонкие кутикулярные пузыри, они не требуют предварительного растворения кислорода в гемолимфе и вместе с тем легко выводят углекислоту. Сходным образом функционируют пластроны — воздухоносные полости в гидрофобных сеточках и решетках на покровах (рис. 96). Являясь органами газообмена многих водных насекомых или их яиц, они способны обеспечивать и диффузию газов из атмосферы.

Многие водные насекомые все же дышат кислородом атмосферы, поднимаясь время от времени на поверхность. Часто они уносят с собой в глубину пузырьки воздуха. За счет диффузии газов в погруженный под воду пузырек воздуха обновляемые в нем запасы кислорода позволяют этим насекомым долгое время оставаться под водой. Другие насекомые используют кислород воздухоносных полостей подводных растений или развивают различные сифоны и дыхательные трубки. Приспосабливаются к дыханию кислородом атмосферы и некоторые эндопаразиты, либо выставляя наружу дыхательные рожки, либо прикрепляясь к воздушным мешкам и к стволам трахейной системы хозяина. Однако при этом они уже используют средства активной вентиляции трахей.

Активная вентиляция обеспечивается регулярными движениями тела, имитирующими «вдохи» и «выдохи», и согласованной работой дыхалец. Попеременно смыкаясь и раскрываясь, передние и задние дыхальца недолго остаются открытыми. Во время активного полета грудные дыхальца вообще не закрываются, а за счет сокращений мощных крыловых мышц создается автономная вентиляция грудного отдела.

Активная вентиляция обеспечивает «проветривание» только главных трахейных стволов и не способна усилить потребление кислорода клетками активно работающих органов. Для этих целей служит «трахеоларный контроль газообмена», суть которого в следующем. У насекомого, не занятого активной деятельностью, концы трахеол заполнены жидкостью и выключены из распределения кислорода или поддерживают весьма слабую диффузию газов. При активной работе накапливающиеся в гемолимфе метаболиты повышают осмотическое давление и жидкость, заполняющая окончания трахеол, легко проходит через их стенки. Сразу же заполняемые воздухом, они существенно увеличивают поверхность активного газообмена. Последующее окисление и выведение метаболитов содействуют падению осмотического давления гемолимфы, и ее плазма устремляется в тонкие капилляры трахеол до тех пор, пока свойственные им капиллярные силы не уравновесят осмотические.

Недостаток кислорода или избыток углекислоты приводит к усилению дыхательных движений, изменению ритма работы стигм и

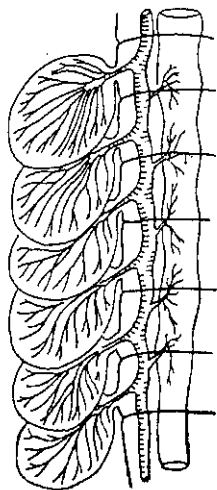


Рис. 95. Кутикулярные жабры личинки поденки (по Шванвичу, 1949)

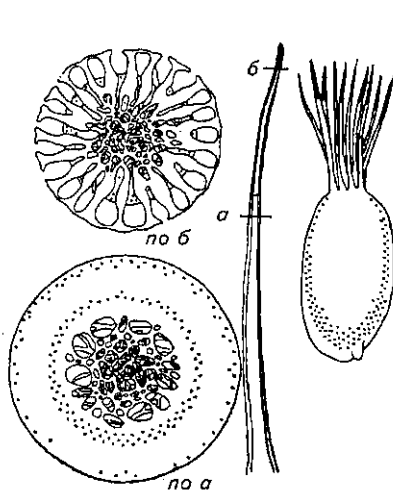


Рис. 96. Пластрон яиц насекомых (по King, 1982):

а и б — разрезы на разных уровнях пластрона

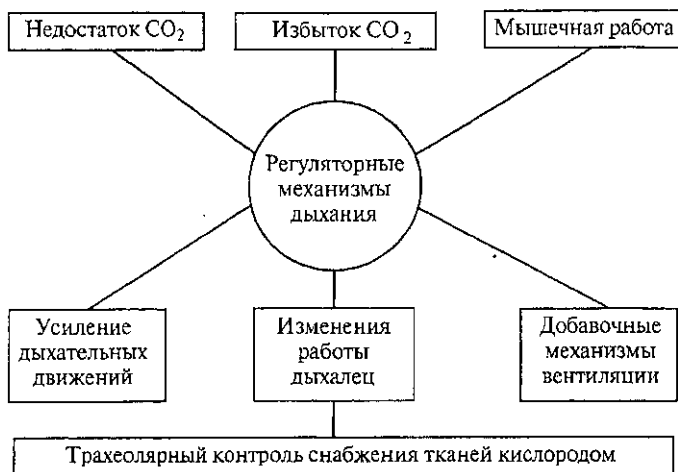


Рис. 97. Схема регуляции дыхания у насекомых (по Тыщенко, 1976)

включению некоторых дополнительных механизмов вентиляции (рис. 97). Координированное сокращение мышц тела при дыхательных движениях определяется импульсами, поступающими от метамерно расположенных первичных нервных центров дыхания. Вторичные центры, находящиеся в грудных и головных ганглиях, стимулируют или тормозят деятельность первичных центров. Регуляция работы дыхалец обеспечивается иннервацией мускулатуры створок и существенным образом зависит от влажности воздуха и концентрации ионов в гемолимфе, регистрируемой специальными центрами головного мозга.

Газообмен. Потребление кислорода и выделение углекислоты — внешние проявления газообмена, суть которого состоит в окислении энергетических субстратов (образовавшихся при переваривании углеводов, жирных кислот и аминокислот). При окислении углеводов объем выделенной углекислоты равен объему поглощенного кислорода и их отношение — дыхательный коэффициент (объем CO_2 / объем O_2) — равен 1. При окислении продуктов расщепления жиров и белков этот коэффициент оказывается несколько меньшим (для жиров 0,77—0,82, белков 0,7) и, очевидно, по его значению можно судить о характере используемой пищи. Если он особенно мал (менее 0,7), то некоторая часть жиров, по-видимому, расходуется на синтез углеводов, и, наоборот, при синтезе жиров из углеводов дыхательный коэффициент превышает 1.

С потребления кислорода начинаются реакции, в результате которых накапливается энергия в макроэнергетических связях АТФ (в меньшей степени молекул аргининфосфата и ацетилкофермента А) и выделяются конечные продукты обмена — CO_2 и H_2O .

Освобождение энергии обычно происходит двумя путями. При гликолизе — анаэробном распаде углеводов в цитоплазме — у позвоночных животных образуется молочная кислота, у насекомых наряду с ней — пировиноградная кислота и проникающий через мембраны митохондрий α -глицерофосфат (рис. 98). При окислительном фосфорилировании — аэробном окислении жирных кислот, углеводов и аминокислот в митохондриях — процессы распада углеводов протекают либо в пентозном цикле, либо в цикле Кребса. В первом случае, испытав ряд преобразований, молекула глюкозы дает начало молекуле триозы и трем молекулам углекислоты.

Значение пентозного цикла не исчерпывается освобождением энергии. Например, у таракана *Periplaneta americana* L. при этом используется только 4—9 % глюкозы. Однако в пентозном цикле синтезируются пентозы, входящие в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот, что определяет реальное значение пентозного цикла в метаболизме насекомых.

Таким образом, основная масса углеводов подвергается распаду в ходе гликолиза либо окисляется в цикле Кребса, который начинается с продуктов превращения пировиноградной кислоты (рис. 99). Эта кислота включается в цикл либо через образование щавелево-уксусной кислоты, что, однако, отмечено только у мухи цеце, либо через ацетилкофермент А. Далее она претерпевает ряд превращений, начиная с лимонной кислоты и заканчивая вновь щавелево-уксусной. Последняя связывается с ацетилкоферментом А и, давая начало лимонной кислоте, обеспечивает повторение цикла. В результате всех этих превращений образуются конечные продукты метаболизма: CO_2 и H_2O и макроэргические связи АТФ.

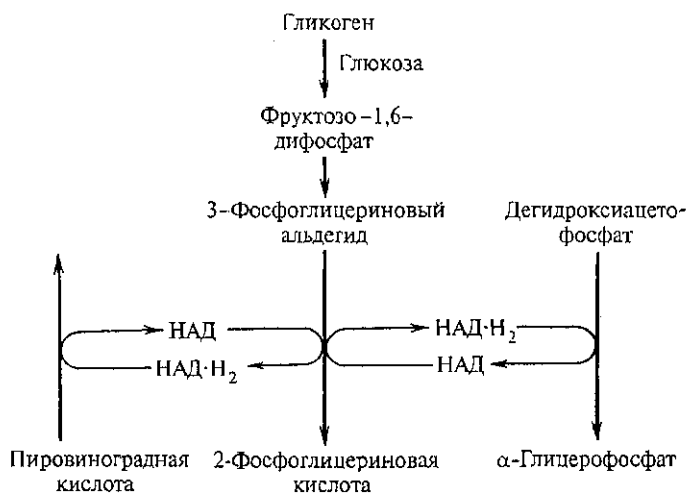


Рис. 98. Пути гликолиза у насекомых (по Тыщенко, 1976)

Если в процессе гликолиза одна молекула глюкозы дает начало двум макроэргическим связям, то в цикле Кребса формируется 38 связей. Сопоставление этих цифр не требует комментариев. Ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса у насекомых, гораздо активнее, чем у позвоночных животных.

Наряду с углеводами окислительному фосфорилированию подвергаются жирные кислоты и аминокислоты, причем последние, вступая в цикл Кребса, испытывают трансаминирование. В результате формируются новые аминокислоты и аммиак, который связывается с образовавшейся при гликолизе пировиноградной кислотой.

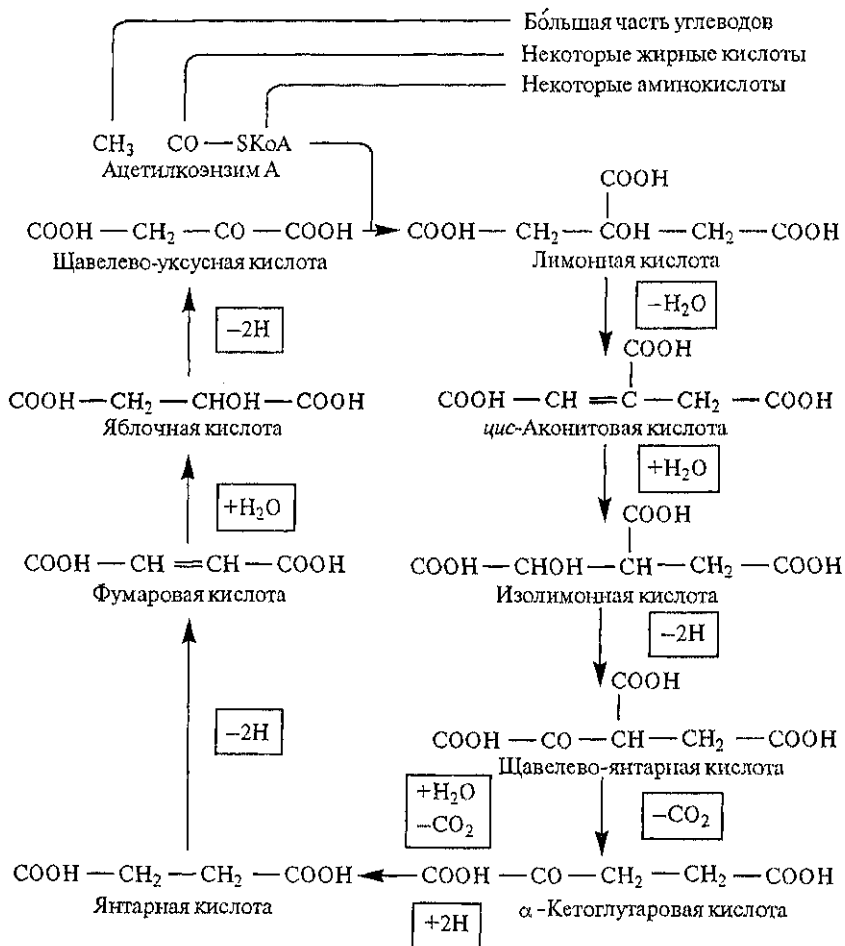


Рис. 99. Основные звенья цикла Кребса (по Тыщенко, 1976)

Следовательно, в цикле Кребса скрещиваются важнейшие пути метаболизма белков, жиров и углеводов — всех основных компонентов перевариваемой в кишечнике пищи. В конечном счете от них остаются вода, углекислый газ, подлежащие выведению экскременты, синтезированные новые органические соединения и запасы энергии.

Отметим, что некоторые дыхательные яды, например оксид углерода или производные синильной кислоты, блокируют дыхательные ферменты. Однако при пониженном газообмене зимующих (диапаузирующих) насекомых, который обеспечивается совершенно особыми, специфическими ферментами, эти яды не оказывают действия даже в концентрациях, смертельных при активной жизнедеятельности.

ВЫВЕДЕНИЕ КОНЕЧНЫХ ПРОДУКТОВ МЕТАБОЛИЗМА

Образовавшиеся при распаде пищи конечные продукты метаболизма либо выводятся через покровы тела и стенки трахей (CO_2), либо абсорбируются в задней кишке (H_2O), либо удаляются с остатками непереваренной пищи — экскрементами (мочевина, мочевая кислота, аммиак и др.).

При гидролизе нуклеиновых кислот образуются углеводы, фосфорная кислота и обогащенные азотом пуриновые (аденин, гуанин) или пиримидиновые (цитозин, тимин) основания. В свою очередь, пуриновые основания, подвергаясь окислению и дезаминированию, дают начало мочевой кислоте и ее производным: аллантиину, аллантииновой кислоте, мочеvine и аммиаку, которые выводятся из организма. Пиримидиновые основания, хотя и способны преобразовываться в мочеvinу и аммиак, обычно вновь вовлекаются в метаболические процессы.

При гидролизе белков образуются аминокислоты и некоторые из них — чаще всего богатые азотом аргинин и гистидин — входят в состав экскрементов (в весьма малых количествах). Обычно они используются в синтезе пуриновых оснований, образуя наряду с ними мочеvinу. Таким образом, конечные продукты метаболизма азотсодержащих соединений формируются при окислении пуринов или синтезируются из аминокислот (рис. 100).

Большинство наземных насекомых выделяют азот в виде слаборастворимых и нетоксичных для организма мочеvinой кислоты, аллантина и аллантииновой кислоты. Они удаляются вместе с обезвоженными экскрементами; при этом возможные потери влаги сводятся к минимуму. Водорастворимые и токсичные даже в малых концентрациях мочеvinа и аммиак требуют для выведения очень больших количеств воды. Не случайно, что именно эти соединения являются конечными продуктами метаболизма у водных форм. Прежде чем поступить в заднюю кишку, в формирующиеся здесь экскременты, все эти мета-



Рис. 100. Конечные продукты обмена азотсодержащих соединений и их превращения у насекомых (по Gillot, 1980)

болиты накапливаются в гемолимфе и извлекаются из нее специализированными органами выделения — мальпигиевыми сосудами.

Мальпигиевые сосуды представляют собой длинные и тонкие трубочки, впадающие в кишечник на уровне пилорического отдела (см. рис. 81). Вместе с задней кишкой они обеспечивают экскрецию азотсодержащих метаболитов и постоянство ионного баланса гемолимфы. Лишь у ногохвосток, некоторых двухвосток и тлей они не развиты.

Стенки сосудов образованы однослойным эпителием и мышечными волокнами. Оплетенные трахеями, но лишенные нервов, они способны только к миогенным червеобразным движениям. У щетинохвосток, ухверток и трипсов мальпигиевые сосуды не имеют мышц и пассивно колеблются в токах гемолимфы.

В простейшем случае, например у прямокрылых, мальпигиевые сосуды однообразны по всей длине и лишь насыщают плазму с содержащимися в ней экскретатами (рис. 101). Далее эта «первичная моча»

проникает в полость задней кишки и подвергается здесь реабсорбции. Все метаболически ценные вещества (H_2O , Cl^- , Na^+ , K^+ и др.) возвращаются в гемолимфу, а экскретывыводятся из организма. Сравнительно малая эффективность работы таких сосудов компенсируется их громадным числом (до 250 и более).

Сходным образом функционируют малочисленные (4—8) мальпигиевы сосуды некоторых жуков, однако их свободные концы вырастают в стенку задней кишки. Высасывая из ее полости воду, они энергично проводят первичную мочу, но не способны к ее реабсорбции. У многих клопов происходит дифференциация отделов и эпителия сосудов и соответственно распределение функций по их длине. В дистальном отделе эпителиальные клетки несут плотный рабдориум и содействуют образованию первичной мочи. Переходя в проксимальный отдел, клетки которого снабжены рыхлым рабдориумом, она подвергается реабсорбции, и, таким образом, этот отдел принимает на себя функции задней кишки прямокрылых (рис. 102).

Еще большей сложностью строения отличаются мальпигиевы сосуды двукрылых. Наряду с дистальным и проксимальным отделами в них выделяются промежуточный и медиальный отделы. В дистальном происходит насыщение мочевой кислоты и ее солей, а также ионов Ca^{2+} , тогда как в промежуточном и медиальном — воды. В проксимальном отделе реабсорбируются метаболически ценные продукты. У гусениц многих бабочек свойства сосудов, отмеченные у клопов и двукрылых, сочетаются с криптонефрией (рис. 103).

Заполняющая мальпигиевы сосуды жидкость изотонична гемолимфе, но отличается от нее по набору ионов. В частности, у палочника *Carausius morosus* Вг. ионы K^+ преобладают внутри сосуда, а ионы Na^+ — снаружи. Нарушение ионного баланса проявляется в разности потенциалов и возникновении электрохимического градиента.

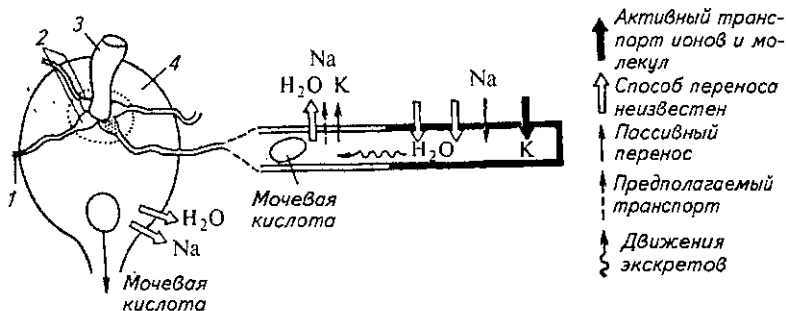


Рис. 101. Строение и принципы работы мальпигиевых сосудов палочника (по Тыщенко, 1976):

1 — мальпигиевы сосуды; 2 — ампула; 3 — средняя кишка; 4 — задняя кишка

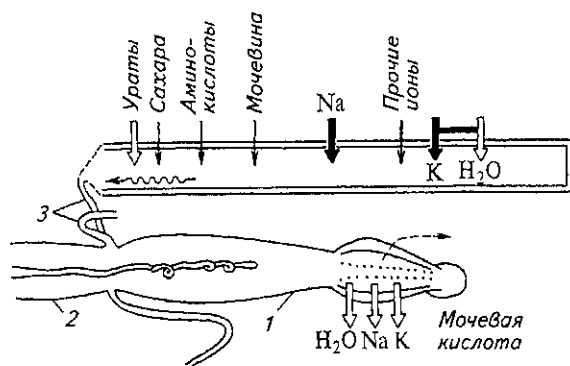


Рис. 102. Строение и принципы работы мальпигиевых сосудов клопа *Rhodnius prolixus* St. (по Тыщенко, 1976):

1 — задняя кишка; 2 — средняя кишка; 3 — мальпигиевы сосуды

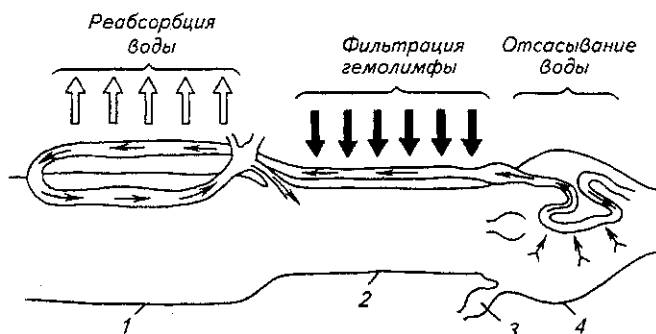


Рис. 103. Строение и принципы работы мальпигиевых сосудов гусеницы бабочки *Comptosia cephalonica* (по Тыщенко, 1976):

1 — средняя кишка; 2 — тонкая кишка; 3 — ампула мальпигиева сосуда; 4 — прямая кишка

Ионы K^+ активно транспортируются внутрь и, по-видимому, переносят молекулы воды вопреки градиенту диффузии. Несколько по-иному работают мальпигиевы сосуды кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* St. В них активно проникают ионы K^+ и Na^+ , транспортирующие воду. Экскреты, поступающие в их дистальные отделы в виде мочекислых солей натрия и калия, оказываются в слабощелочной среде (рН 7,2), но, продвигаясь проксимально, встречают слабощелочную реакцию (рН 6,6) жидкости. В этих условиях Na^+ и K^+ освобождаются, а мочевая кислота кристаллизуется и выпадает в осадок (см. рис. 102).

Активность экскреции у *Rhodnius prolixus* St. существенно повышается (в 1000 раз) под влиянием диуретического гормона, секретлируемого в грудных ганглиях. Однако его выведение в гемолимфу происходит только при возбуждении рецепторов растяжения брюшка, что наблюдается всякий раз при насаживании крови. У саранчи *Schistocerca gregaria* Forsk. диуретический гормон стимулирует абсорбцию в мальпигиевых сосудах и тормозит реабсорбцию в ректальных железах задней кишки. У таракана *Periplaneta americana* L. наряду с диуретическим выделяется антидиуретический гормон.

Кроме мальпигиевых сосудов функции экскреции конечных продуктов метаболизма азота выполняют лабиальные железы *Collembola*, *Thysanura* и некоторых крылатых насекомых. У шелкопряда *Hyalophora cecropia* L. лабиальные шелкоотделительные железы гусениц преобразуются в имагинальные органы, регулирующие водообмен и выделение экскретов. Продуцируемая придаточными половыми железами самцов некоторых тараканов мочевая кислота используется для покрытия сперматофоров и таким образом выводится из организма. Вместе с тем азотсодержащие метаболиты часто вообще не выводятся наружу, а, накапливаясь в уратных клетках жирового тела, в нефроцитах и в кутикуле, исключаются из процессов обмена веществ.

Согласованность и совершенство рассмотренных процессов метаболизма обеспечивают экономное расходование воды и энергетических субстратов, не допуская потерь сколько-нибудь ценных метаболитов. В этом отношении насекомые не уступают млекопитающим животным, несмотря на то что малые размеры тела определяют для них ряд ограничений. Однако ключевые пути метаболизма у тех и других принципиально сходны.

НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ АКТИВНОСТЬ НАСЕКОМЫХ

Полет, плавание, прыжки, ползание, сложнейшие акты строительной деятельности и брачного ритуала — все разнообразие движений тела и его придатков, перистальтика кишечника, биение сердца и движения внутренних органов сводятся в конечном счете к расслаблению и сокращению мышц, к преобразованию запасенной химической энергии в механическую.

Мышцы. И скелетная, и висцеральная мускулатура насекомых образована поперечнополосатыми волокнами, либо объединенными в пучки мышц, либо распластанными по внутренним органам.

Обычно число волокон в каждой мышце невелико, но общее число мышц тела насекомых достигает 1500, поэтому они намного превосходят по этому показателю более крупных млекопитающих. Впрочем, особенно мощные продольные крыловые мышцы у китайского дубового шелкопряда *Antheraea pernyi* G.—М. слагаются из 2450 волокон толщиной около 45 мкм. Эти же мышцы у двукрылых образова-

ны лишь шестью, но гораздо более толстыми волокнами (до 1500 мкм в диаметре).

Прикрепление скелетных мышц насекомых к периодически сбрасываемым покровам обеспечивается проходящими сквозь клетки гиподермы тонофибриллами — тончайшими микротрубочками, связанными, с одной стороны, с десмосомами мышечных волокон, а с другой — с кутикулиновым слоем эпикуткулы (рис. 104).

В ходе линьки эти структуры замещаются новыми таким образом, что мышцы не теряют необходимые для их опоры связи. К тому же мембраны мышечных клеток прочно срастаются с базальной мембраной эпителия гиподермы.

Каждое мышечное волокно представляет собой видоизмененную глубокоспециализированную клетку с собственной оболочкой — сарколеммой и многочисленными миофибриллами в саркоплазме (рис. 105). В этих клетках находится большое число ядер и особенно крупные митохондрии, что связывает с усиленным метаболизмом, а обилие элементов эндоплазматического (саркоплазматического) ретикулула — с необходимостью поглощения и выделения ионов Са, активизирующих сократительные белки миофибрилл.

Весьма характерная для мышечных волокон насекомых система трансверсальных (поперечных) полых трубочек (Т-система), образованных глубокими впячиваниями сарколеммы, содействует переносу нервных импульсов на всю глубину саркоплазмы (рис. 106). Наиболее важные структуры мышечной клетки — миофибриллы — распо-

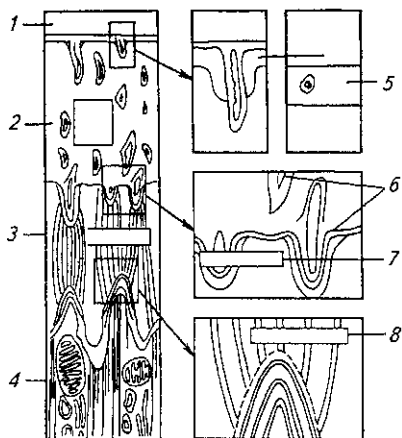


Рис. 104. Прикрепление скелетных мышц к покровам насекомых (по Romoser, 1981):

1 — эпикуткула; 2 — прокутикула; 3 — эпидермис; 4 — мышцы; 5 — кутикулин; 6 — поровые каналы; 7 — десмосомы; 8 — микротрубочка

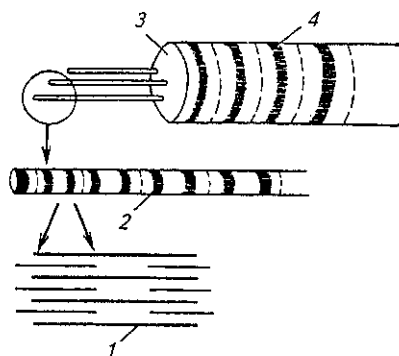


Рис. 105. Схема организации мышечного волокна (по Romoser, 1981):

1 — саркомер; 2 — миофибрилла; 3 — саркоплазма; 4 — сарколемма

ложены плотными пакетами в саркоплазме, придают волокну характерную поперечную исчерченность и обуславливают его способность к сокращению. Исчерченность определяется чередованием светлых изотропных полос — I-дисков — с более темными анизотропными A-дисками; сокращение обуславливают протофибриллы сократительных белков — актина и миозина (см. рис. 105).

Строение саркомера — участка миофибриллы, многократно повторяющегося по всей ее длине, — типично для поперечнополосатой мускулатуры как позвоночных животных, так и насекомых (рис. 107). В соответствии с гипотезой скользящих нитей Хаксли более тонкие протофибриллы актина вдвигаются между толстыми протофибриллами миозина, что приводит к сокращению миофибриллы и мышечного волокна в целом. Полагают, что миозин, обладая свойствами АТФазы, трансформирует энергию макроэргических связей АТФ в механическую работу мускулатуры. Не вдаваясь в более подробное изложение этой гипотезы, ограничимся ее демонстрацией (рис. 107).

При сокращении обычных скелетных мышц длина их уменьшается на 25—30 %, но крыловые мышцы сокращаются лишь на 5—12 %. Однако последние сокращаются намного быстрее и с гораздо большей частотой, создавая необходимый для полета ритм биения крыльев. В частности, многие бабочки и стрекозы совершают крыльями до 10—15 взмахов в секунду, жуки — до 175, пчелы — до 208—247, а мелкие двукрылые — до 500—1000.

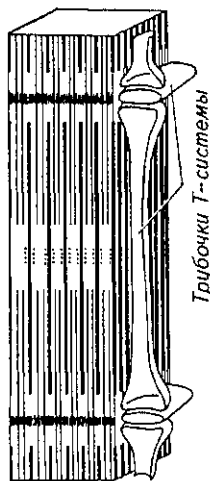


Рис. 106. Трубочки трансверсальной системы (Т-системы) мышц насекомых (по Smith, 1965)

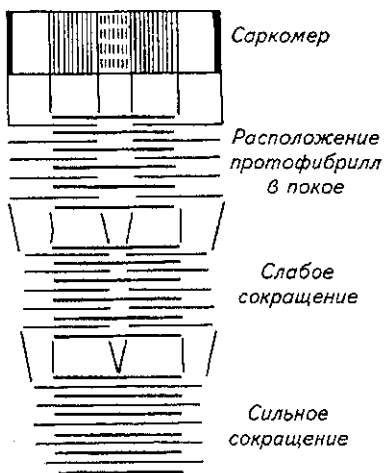


Рис. 107. Механизм мышечного сокращения — гипотеза скользящих нитей (по Тыщенко, 1977)

Столь необычный ритм сокращений недоступен мышцам позвоночных животных, сразу же сводимым судорогой и тетанусом при частоте возбуждений около 10 раз в секунду. Вместе с тем возникает проблема проведения нервных импульсов, в ответ на которые крыловые мышцы насекомых реагируют сокращениями. Распространяясь только по поверхности мембран, эти импульсы стимулируют выделение веществ, диффундирующих в саркоплазму, но даже самая высокая скорость диффузии все же недостаточна для последовательных стимуляций столь частых сокращений миофибрилл. Однако это противоречие устраняется развитием Т-системы, доносящей нервные импульсы до глубинных миофибрилл, а также уникальной способностью некоторых из них реагировать на один импульс серией частых сокращений.

Таким образом, мускулатура насекомых своеобразна, и это своеобразие, особенно явное для крыловых мышц, обусловлено несколькими типами волокон.

Трубчатые мышцы названы так потому, что в центре радиально расходящихся миофибрилл, как в полости трубки, заключены ядра (рис. 108, А). Способные к относительно медленным сокращениям, они обеспечивают движения ног насекомых, а также крыльев у стрекоз, тараканов и некоторых других форм. Реагируя дискретными сокращениями на каждый нервный импульс, трубчатые мышцы не требуют особенно больших доз кислорода и подходящие к ним трахеолы не проникают внутрь отдельных волокон.

Несколько более «быстрые» волокна плотноупакованных мышц отличаются положением ядер непосредственно под сарколеммой и заполнены плотными пачками миофибрилл (рис. 108, Б). Свойственные крыловой мускулатуре прямокрылых и чешуекрылых, они во всех прочих отношениях сравнимы с трубчатыми мышцами. Реагируя сокращениями на каждый нервный импульс, они вместе с последними именуются мышцами синхронного действия.

Быстрые фибриллярные мышцы образованы крупными миофибриллами с рассеянными между ними ядрами и митохондриями (рис. 108, В). Характерные для звуковых органов цикад и крыловой мускулатуры жуков, перепончатокрылых и двукрылых, мышцы этого типа реагируют на один нервный импульс серией частых сокращений. По этому признаку они противопоставляются синхронным скелетным мышцам как мышцы асинхронного действия.

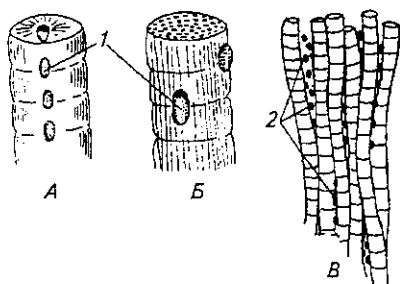


Рис. 108. Строение трубчатых (А), плотноупакованных (Б) и фибриллярных (В) мышц насекомых (по Gillot, 1980):

1 — ядра; 2 — митохондрии

Скоростной машущий полет в сравнении с другими видами движения требует существенно больших затрат энергии. Летящая пчела расходует не менее 10^7 Дж/кг в час, что в 10 раз больше значения, рассчитанного для сердечной мышцы человека. Нуждаясь в усиленном обеспечении кислородом — в полете его расходование возрастает в 50 раз — фибриллярные мышцы снабжены проникающими внутрь волокон трахеолами и способны совершать работу, в десятки раз большую, нежели мышцы ног финиширующего спринтера. Во всяком случае, по скорости метаболизма фибриллярные крыловые мышцы намного превосходят все прочие ткани тела не только насекомых, но и животных других групп.

В отличие от скелетной висцеральная мускулатура обеспечивает более медленные движения внутренних органов и не обладает глубокой специализацией. Сохраняя признаки поперечнополосатой мускулатуры, сократимые элементы висцеральных мышц обычно не сгруппированы в обособленные миофибриллы и часто вообще не иннервируются. Скелетные мышцы, напротив, иннервируются весьма обильно, формируя единые нервно-мышечные комплексы.

Проведение нервного возбуждения на мышцы. Этот процесс связан со сложными электрохимическими явлениями на мембранах нервных клеток — нейронов. Изначально, то есть в исходном невозбужденном состоянии, здесь регистрируется мембранный потенциал (МП), обусловленный неравновесной концентрацией ионов K^+ по обе стороны мембраны и отрицательным зарядом цитоплазмы. В момент возбуждения сразу резко повышается проницаемость мембраны для ионов Na^+ , что приводит к падению МП и деполяризации данного участка нервного волокна. При этом он приобретает отрицательный заряд по отношению к соседним, невозбужденным участкам, и регистрируемая между ними разность потенциалов (так называемый потенциал действия — ПД) индуцирует слабые токи, возбуждающие прилежащие участки. Таким образом, волна возбуждения переносится по нервному волокну и скорость проведения нервного импульса достигает 0,3—25 м/с.

Вслед за падением МП проницаемость мембран для ионов Na^+ снижается, но ионы K^+ легко выводятся наружу. МП вновь повышается, однако для полного возвращения к исходному состоянию необходимо вывести наружу проникшие внутрь волокна ионы Na^+ и заменить их ионами K^+ . Все эти функции выполняет «натриевый насос» мембраны, который, расходуя энергию, активно обменивает один ион Na^+ на один ион K^+ .

Проведение возбуждения по нервам подчиняется некоторым правилам и ограничениям. В частности, ПД, начав распространяться в одном направлении, уже не меняет его впоследствии и сохраняет свою величину вне зависимости от силы раздражения или от пройденного пути. Дойдя до конца нервного волокна, нервный импульс переносится на мышцы и при этом вынужден преодолеть разделяющие их пространства.

В простейшем случае конец нерва образует тонкие варикозные разветвления на поверхности мышцы. Не сливающиеся с сарколеммой, они передают возбуждение мышцам через узкую зону контакта, не ограниченную от гемолимфы. В более сложном состоянии оболочка нерва полностью срастается с сарколеммой, изолируя область нервно-мышечного контакта (синапса) от гемолимфы (рис. 109). Под этой общей оболочкой сохраняется узкая (синаптическая) щель, препятствующая непосредственному переходу нервного импульса на мышечное волокно. Однако здесь же, в нервном окончании, содержатся многочисленные пузырьки (синаптические пузырьки), выделяющие специфические медиаторы возбуждения.

У позвоночных животных медиатором нервного возбуждения служит ацетилхолин, который, исполнив свои функции по переносу нервного импульса через синаптическую щель, сразу разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой. Оба эти соединения имеются и в нервной ткани насекомых, но есть веские основания считать медиатором возбуждения в нервно-мышечных контактах этих организмов глутаминовую кислоту, а медиатором торможения — аминокислоту.

Возбуждение мышечных волокон. Нервный импульс, достигающий синаптической щели, содействует освобождению медиатора, который, в свою очередь, приводит к изменению проницаемости мембраны мышечного волокна. Отмеченное при этом падение мембранного потенциала содействует возникновению потенциала действия, распространяющегося по мышечному волокну и достигающего через Т-систему самых глубоких миофибрилл. Однако в отличие от проведения нервного импульса возбуждение мышечного волокна распространяется по всем возможным направлениям и в зависимос-

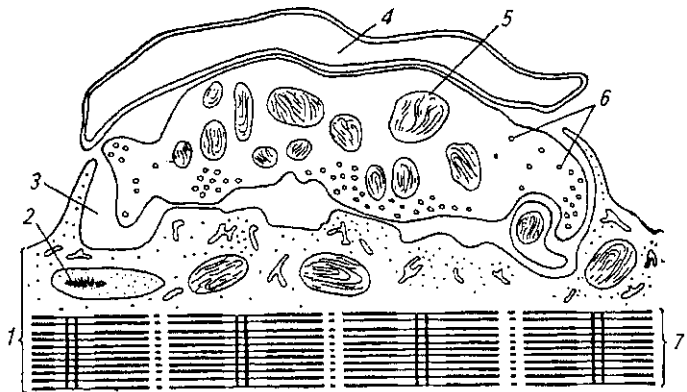


Рис. 109. Схема нервно-мышечного синапса (по Тыщенко, 1977):

1 — мышечное волокно; 2 — ядро клетки; 3 — синаптическая щель; 4 — нейрилемма; 5 — митохондрии; 6 — синаптические пузырьки; 7 — миофибрилла

ти от силы раздражения постепенно затухает. При этом число сокращений синхронных мышечных волокон всегда совпадает с числом возникающих потенциалов, и если принять длительность одиночного сокращения с момента регистрации потенциала действия до расслабления мышцы за 30 мс, то за 1 с возможно осуществление не более 34 сокращений.

Таким образом, синхронная мускулатура не способна обеспечить высокий ритм сокращений крыловых мышц жуков, перепончатокрылых и двукрылых. Их асинхронные мышцы, реагируя на один импульс 4—13 биениями, позволяют развивать громадные для столь малых существ скорости полета.

Иннервация мышечных волокон. В отличие от мышц позвоночных животных мускулатура насекомых снабжена громадным числом нервных окончаний, причем чем «медленнее» мышца, тем этих окончаний больше. Например, в волокне межсегментной мышцы гусеницы *Hyalophora cecropia* L. отмечено до 1000 синапсов, тогда как в каждом волокне разгибателя голени саранчи их не более 25. Столь богатая иннервация мышц насекомых, очевидно, содействует быстрому распространению возбуждения и обуславливает теснейшие связи с нервной системой в целом. Поэтому уместнее рассматривать комплексные нервно-мышечные единицы, которые у насекомых включают не менее 10—100 мышечных волокон и обслуживающий их нерв с 1—3 осевыми отростками (аксонами) нервных клеток (рис. 110). Один из них, именуемый «быстрым» аксоном, вызывает быстрые тетанические сокращения и расслабления мышц и наряду с «медленным» аксоном, ответственным за медленные тонические сокращения, служит пусковым нервным элементом. Кроме них в некоторых нервно-мышечных единицах присутствует тормозной регулирующий аксон. Таким образом, скелетная мускулатура насекомых находится под совместным контролем разнородных нервных центров.

Особенно своеобразна регуляция работы фибриллярных крыловых мышц. Способные к двукратному учащению ритма сокращений после ампутации крыльев, они характеризуются собственными миогенными водителями ритма в сочетании с более редкими нервными импульсами. Во всяком случае, даже изъятые из организма и убитые глицерином волокна фибриллярных мышц продолжают часами ритмично пульсировать в среде с АТФ и ионами Na^+ .

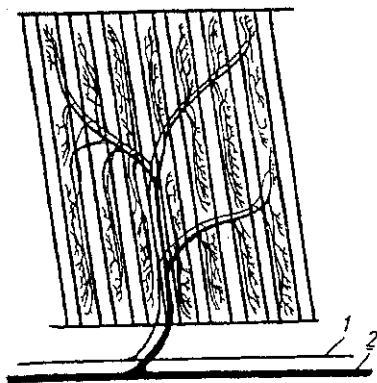


Рис. 110. Нервно-мышечный комплекс (по Romoser, 1981):

1 — быстрый аксон; 2 — медленный аксон

НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Основной структурный и рабочий элемент нервной системы — нейрон. Это специализированная нервная клетка с собственной оболочкой, набором внутриклеточных органелл и нейрофибриллами (рис. 111). От ее тела отходят длинный осевой отросток — аксон и короткие ветвящиеся дендриты. Получая нервные импульсы от других нейронов, дендриты переводят их на аксон, по которому возбуждение распространяется без затухания на другие нейроны или эффекторы — разного рода железы и мышцы.

В зависимости от исполняемых функций нейроны подразделяются на сенсорные (чувствительные), проводящие возбуждение от рецепторов к нервным центрам; ассоциативные (вставочные, или интернейроны), перерабатывающие поступающую в центры информацию; моторные (двигательные) нейроны, которые доносят в центробежном направлении до эффекторов возбуждение, полученное от ассоциативных нейронов (рис. 112). Сформированная таким образом трехнейронная рефлекторная дуга обеспечивает целесообразное реагирование на стимулы, тогда как образованная только сенсорным и

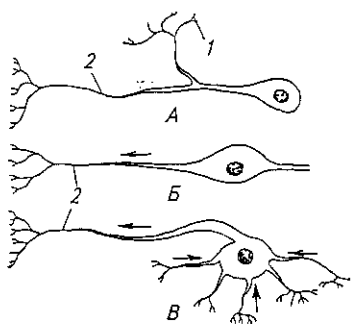


Рис. 111. Типы нейронов насекомых (по Gillot, 1980):

А, Б, В — соответственно униполярный, биполярный, мультиполярный нейрон;
1 — дендриты; 2 — аксон

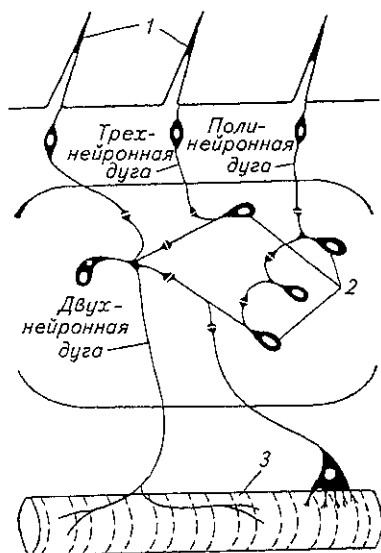


Рис. 112. Рефлекторные дуги насекомых (по Тыщенко, 1977):

1 — рецепторы; 2 — ассоциативные нейроны; 3 — эффектор

моторным нейронами двухнейронная дуга обуславливает однозначный ответ на раздражение. Свойственная более примитивным организмам, она не характерна для насекомых, рефлекторные дуги которых нередко включают по несколько ассоциативных нейронов, обеспечивая тем самым весьма сложные формы реагирования.

В соответствии с предназначением сенсорные нейроны обычно являются биполярными, так как на полюсе, противоположном аксону, имеют единственный дендрит; реже они несут несколько дендритов и становятся мультиполярными (см. рис. 111). Тела этих нейронов расположены на периферии и входят в органы чувств, тогда как тела моторных нейронов сосредоточены в ганглиях (нервных узлах) нервной системы, а отходящие от них аксоны выходят на периферию. Как правило, моторные нейроны униполярны: и дендрит, и аксон отходят от общего корня с одной стороны клетки. Распространяющиеся по ним импульсы нервного возбуждения достигают мышечных волокон или иных эффекторов. Ассоциативные нейроны биполярны, и их аксоны, изредка достигающие нескольких сантиметров в длину («гигантские аксоны»), проходят по ганглиям нервной системы.

Взаимоотношения разных нейронов в нервных центрах показаны на схеме рефлекторных дуг (см. рис. 112), а их взаимное положение — на поперечном срезе одного из ганглиев брюшной нервной цепочки (рис. 113). Облеченный соединительнотканной оболочкой (нейрилемма) и подстилающим слоем клеток (перинеирум), каждый ганглий прямокрылых насекомых имеет дополнительную защиту от контакта с гемолимфой в виде слоя клеток жирового тела и эпителия трахей. Клетки перинеирума регулируют транспорт ионов через нейрилемму и, поддерживая постоянство ионного состава, обеспечивают проведение нервного возбуждения без внешних помех. Эти клетки также переводят из гемолимфы необходимые для нейронов вещества, передавая их внутриганглионарным (нейроглиальным) клеткам. Последние через цитоплазматические выросты питают нейроны или образуют вокруг их аксонов плотные спирально закрученные оболочки со свойствами изоляторов.

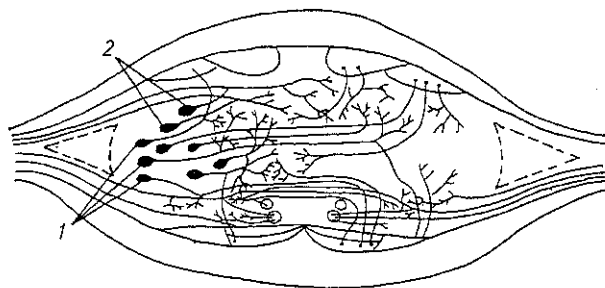


Рис. 113. Поперечный срез через ганглий брюшной нервной цепочки. Тела ассоциативных (1) и моторных (2) нейронов (по Шванвичу, 1949)

Нейроны с обслуживающими их нейроглиальными клетками распределены во внешнем, корковом, слое ганглия, непосредственно под перинеирумом, тогда как центральная часть ганглия — нейропиль — занята сплетенными нервными волокнами. На периферии нейропиля с дорзальной стороны проходят аксоны моторных нейронов, формируя выходящие из ганглия дорзальные корешки боковых нервов. С вентральной стороны в нейропиле сосредоточены аксоны сенсорных нейронов, входящие в ганглий через вентральные корешки боковых нервов, а центр нейропиля заполнен разветвлениями ассоциативных нервных клеток.

Сквозь нейропиле проходят также пучки нервных волокон, связывающих нейроны обеих сторон одного ганглия и соседних ганглиев друг с другом. Общее число нейронов в пределах одного ганглия обычно не превышает 1000, а в пределах всей нервной системы насекомого измеряется несколькими миллионами. Это весьма малые величины по сравнению с таковыми у млекопитающих, однако сложность реакций и форм поведения насекомых свидетельствует о совершенстве их нервной системы.

Центральная нервная система. Она образована двойной цепью ганглиев, связанных между собой продольными коннективами и поперечными комиссурами (рис. 114). Ее передний отдел — надглоточный ганглий, по положению и функциям отвечающий головному мозгу позвоночных животных, происходит из слившихся между собой ганглиев по меньшей мере трех сегментов. Вслед за ним расположен подглоточный ганглий, связанный с головным мозгом окологлоточными коннективами. В его состав входят соединенные друг с другом ганглии трех сегментов челюстей. Далее следуют три грудных ганглия, изредка образующие единую ганглиозную массу, и, наконец, ганглии брюшных сегментов. Закладывающиеся у эмбриона в виде сегментарных зачатков, они позднее смещаются вперед

и нередко объединяются. У имаго наиболее примитивных насекомых (*Thysanura*) сохраняется не более восьми парных ганглиев брюшка, причем последний, самый крупный из них, имеет следы объединения 2—3 ганглиев.

У нимф поденок и стрекоз в брюшке отмечено семь парных ганглиев, у прямокрылых — пять, другие насекомые имеют часто еще большую концентрацию брюшной нервной цепочки. Например, центральная нервная система высших мух представлена лишь двумя ганглиозными массами (синганглиями): одна из них —

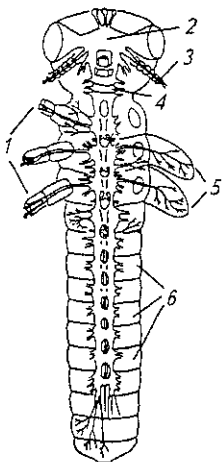


Рис. 114. Центральная нервная система насекомых (по Шванвичу, 1949):

1 — ноги; 2 — надглоточный ганглий; 3 — антенна; 4 — подглоточный ганглий; 5 — крылья; 6 — ганглии брюшной нервной цепочки

головной мозг, другая — продукт объединения остальных ганглиев. Обычно личинки имеют менее концентрированную нервную систему, чем имаго, но у личинок мух единая ганглиозная масса вообще не разделена (рис. 115).

Строение ганглиев брюшной нервной цепочки и ганглиев подглоточного нервного узла сходно; различия между ними определяются различиями иннервируемых органов. В частности, самый последний ганглий контролирует спаривание и откладку яиц и, как и впереди лежащие ганглии, имеет по две пары нервов, включающих сенсорные и моторные волокна. В ганглии крылоносных сегментов входят три пары нервов, обслуживающих ноги, крылья и туловищную мускулатуру, а в ганглий лишенной крыльев переднегруди и в ганглиозные массы подглоточного нервного узла — две пары нервов.

Головной мозг. Особой сложности в строении и во взаимодействии отдельных нервных центров достигает надглоточный ганглий (рис. 116). Образованный протоцеребрумом, дейтоцеребрумом и тритоцеребрумом, он включает ассоциативные центры и ганглиозные массы объединенных сегментов головы.

Более крупный протоцеребрум обладает явственными оптическими долями (с тремя парами нейропилярных масс и оцеллярным центром), воспринимающими и перерабатывающими сенсорную информацию от сложных глаз и дорзальных глазков насекомого.

При этом тела сенсорных нейронов глазков связываются с оцеллярными ганглиями, от которых отходят оцеллярные нервы к межцеребральной части головного мозга. Нейропилярные, то есть образованные отростками нервных клеток, массы протоцеребрального моста и центрального тела соединяют симметричные доли протоцеребрума и, воспринимая

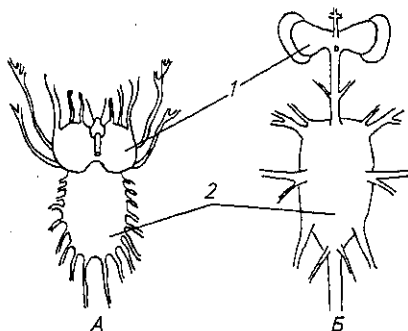


Рис. 115. Центральная нервная система личинки и имаго мух:

A — личинка; *B* — имаго; 1, 2 — соответственно головной и туловищный синганглий

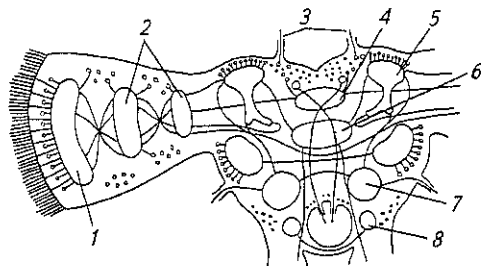


Рис. 116. Головной мозг насекомых (по Rotoseg, 1981):

1 — оптическая пластинка; 2 — медуллярные пластинки; 3 — оцеллярные нервы; 4 — протоцеребральный мост; 5, 6 — соответственно грибовидное и центральное тело; 7 — дейтоцеребрум; 8 — тритоцеребрум

аксоны от других центров, координируют моторную активность сегментов тела, определяя, в частности, согласованность работы дыхалец. Примыкающие с обеих сторон к долям протоцеребрума парные стебельчатые (или грибовидные) тела являются высшим ассоциативным центром, где замыкаются условнорефлекторные связи. Их разрушение ведет к утрате приобретенных навыков, но безусловные рефлексы сохраняются.

В чашечках стебельчатых тел расположены многочисленные (например, у тараканов до 300 000—400 000) ассоциативные нейроны, аксоны которых проходят в два стебелька, где образуют контакты с аксонами других центров протоцеребрума. Один из этих стебельков (α -доля) связывается с сенсорными, второй (β -доля) — с моторными нейронами (рис. 117). Степень развития стебельчатых тел коррелирует со сложностью поведения насекомых. Например, у муравьев эти тела занимают $\frac{1}{5}$ объема мозга, а у рабочих пчел они развиты значительно сильнее, чем у маток или трутней.

Следующий отдел головного мозга — дейтоцеребрум — образован парными антеннальными долями, связанными друг с другом и с сенсорными и моторными аксонами антенн. Отходящий от них ольфакторный тракт достигает чашечек стебельчатых тел, обеспечивая участие ольфакторных стимулов в общей координации нервной деятельности.

Наконец, самый задний отдел головного мозга — крошечный тритоцеребрум — иннервирует головную капсулу с верхней губой и соединяется со стоматогастрической нервной системой (см. ниже) посредством фронтального ганглия и с брюшной нервной цепочкой посредством окологлоточного нервного кольца. Связывающие волокна (поперечная комиссура) между правой и левой долями тритоцеребрума проходят позади рта. Это свидетельствует об исходной принадлежности тритоцеребрума к туловищным сегментам насекомых, лишь вторично вошедшим в состав головы.

Завершая обсуждение строения центральной нервной системы, отметим, что подглоточный ганглий, обслуживающий рецепторы и мышцы челюстей и шейной области, содействует поддержанию двигательной активности насекомого. В этом смысле он служит антагонистом тормозящих влияний головного мозга.

Симпатическая нервная система. Именуемая также висцеральной или вегетативной, она складывается из стоматогастрической (ротожелудочной) системы, системы непарного нерва и каудальной системы (рис. 118). Ее высший нервный центр — тритоцеребрум, от которого отходят два фронтальных коннектива к непарному фронтальному ганглию. Образованный из стенки передней кишки эмбриона, этот ганглий

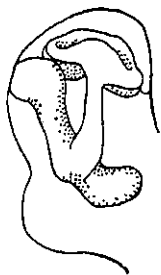
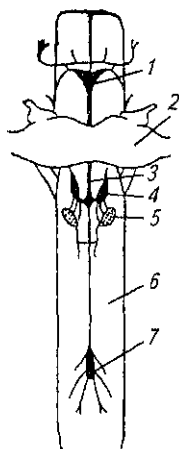


Рис. 117. Грибовидное (стебельчатое) тело головного мозга насекомых (по Тыщенко, 1977)

Рис. 118. Симпатическая нервная система насекомых (по Шванвичу, 1949):

1 — фронтальный ганглий; 2 — мозг; 3 — возвратный нерв; 4 — затылочный ганглий; 5 — прилежащие тела; 6 — пищевод; 7 — вентрикулярный ганглий



вскоре теряет с ней связь и, соединяясь с головным мозгом, отсылает пару нервов к верхней губе и непарный возвратный нерв к гипocereбральному ганглию. Последний связывается с нейросекреторными органами ретроцеребрального комплекса и с двумя вентрикулярными ганглиями. Иннервируя передние отделы кишечника и аорту, ганглии стоматогастрической системы включают в себя не только моторные и ассоциативные нейроны, но и сенсорные. В этом отношении они противопоставляются ганглиям брюшной нервной цепочки, с которыми связана система непарного нерва.

Обслуживая дыхальца, эта система связана с ними боковыми ветвями, но образующие их нейроны находятся в грудных и брюшных ганглиях центральной нервной системы. Непарный нерв, по-видимому, участвует в работе крыловых мышц, так как при его разрушении резко возрастает их утомляемость.

Каудальная система, образованная двумя нервами, отходящими от последнего ганглия брюшка, иннервирует заднюю кишку и органы размножения насекомых.

Периферическая нервная система. Все нервы, выходящие из ганглиев центральной и симпатической нервной системы, наряду с сенсорными нейронами органов чувств (рецепторов) образуют периферическую нервную систему насекомых. Некоторые ее компоненты будут рассмотрены позднее в связи с сенсорными системами и рецепцией.

Проведение нервного возбуждения в ганглиях. При прохождении возбуждения через ганглий возникают дополнительные ограничения, связанные с необходимостью преодоления по крайней мере нескольких синапсов рефлекторных дуг.

Отличаясь односторонней проницаемостью, синапсы допускают распространение импульсов только в одном направлении — от сенсорных нейронов к моторным, а необходимость выделения медиаторов и их диффузии по синаптической щели всякий раз задерживает импульс на 1—4 мс. Эта задержка многократно возрастает в полинейронных рефлекторных дугах со многими нейронами и синапсами. Вместе с тем нередкое для насекомых объединение множества пресинаптических волокон в одно постсинаптическое проявляется в так называемой пространственной суммации возбуждения; лишь совместное одновременное раздражение нескольких из них генерирует потенциал действия (ПД) в постсинаптическом аксоне. Аналогичным

образом слишком слабые, но многократные раздражения, чередуясь в определенном ритме, приводят к временной суммации раздражений и к преодолению синаптического барьера.

Отметим также трансформацию ритма возбуждения во многих синапсах ганглия, своеобразный эффект последействия, связанный с продолжающейся после выключения раздражителя генерацией импульсов, и способность к иррадиации возбуждения на другие рефлекторные дуги ганглия. Наряду с привыканием (то есть блокированием синапса в ответ на монотонные раздражения) и обучением (облегчением переноса возбуждения через синапс) эти свойства ганглиев и синапсов приводят к фильтрации и преобразованию информации, которая поступает в нервные центры от рецепторов. Все это определяет целесообразность реагирования и сложность форм поведения насекомых.

Медиаторы нервного возбуждения в нервно-мышечных контактах и в синапсах ганглиев различны. Есть веские основания считать, что здесь, как и у позвоночных животных, медиатором служит ацетилхолин, разрушаемый ацетилхолинэстеразой. В частности, среди веществ, блокирующих активность ацетилхолинэстеразы насекомых, основное значение имеют фосфорорганические инсектициды.

Не касаясь более сложных аспектов функционирования центральной нервной системы насекомых, укажем, что каждый ганглий брюшной нервной цепочки — первичный рефлекторный центр иннервируемого им сегмента. Однако роль вторичных рефлекторных центров, контролирующих частные функции отдельных ганглиев, принадлежит головному мозгу и подглоточному нервному узлу. Комбинирование сегментарных рефлексов в целостные акты поведения возможно благодаря неспецифическим системам торможения и возбуждения, сравнимым с соответствующими системами млекопитающих.

Первая из них связана с нейронами стебельчатых тел протоцеребрума, вторая — с его центральным телом и с подглоточным ганглием. Именно поэтому лишенное мозга насекомое проявляет расторможенную двигательную активность. Вместе с тем в некоторых нейронах протоцеребрума наблюдается регулярная изменчивость в спонтанной генерации импульсов возбуждения. Являясь своеобразными «датчиками времени» и определяя сроки торможения и возбуждения двигательных центров, они тем самым контролируют суточную ритмику активности насекомого, которая сохраняется при постоянной темноте или при постоянном освещении.

Головной мозг насекомых исполняет роль высшего анализатора. Принимая участие в анализе сигналов, поступающих от всех органов чувств, он синтезирует акты поведения целостного организма. Лишенные мозга насекомые ведут себя как автоматы с испорченной программой: спонтанные рефлексы теряют приспособительный смысл и противоречат друг другу.

Многие аспекты высшей нервной деятельности насекомых еще не изучены, но не следует думать, что существование и поведение насекомых целиком подчинены безусловным рефлексам, предопределяющим стереотипные реакции на все стимулы окружающего мира. Некоторые виды (например, пчела) способны к обобщению зрительных образов, превосходя в этом отношении рыб и даже крыс.

РЕЦЕПЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

Рецептор — элементарный орган чувств, образованный сенсорными нейроном или нейронами и вспомогательными структурами. Настроенный на восприятия адекватных раздражений, он обеспечивает взаимодействие их носителей со специфическими белковыми молекулами на плазматической мембране нейрона. В результате этих взаимодействий ее проницаемость меняется и возникающие ионные потоки приводят к деполяризации мембраны, регистрируемой как постоянно нарастающий рецепторный потенциал. Последний содействует образованию импульсов возбуждения и их распространению в соответствующие нервные центры. Таким образом, рецептор трансформирует энергию раздражающего стимула в нервные импульсы, частоты которых соответствуют силе раздражения.

Малоклеточные и миниатюрные рецепторы насекомых отличаются исключительной чувствительностью и устойчивостью к помехам, надежностью и экономичностью работы. По многим параметрам они превосходят измерительные приборы высокой точности. Так, одни из них, воспринимая летучие соединения в исчезающе малых концентрациях, служат «счетчиками» отдельных молекул, а другие регистрируют единичные фотоны или колебания субстрата с амплитудой, равной радиусу атома водорода.

Для насекомых характерны первичные рецепторы, нейроны которых не только воспринимают энергию стимула, но и сами генерируют и передают нервные импульсы. В этом отношении они противопоставляются вторичным рецепторам позвоночных животных, образованным двумя нейронами: воспринимающим раздражение и передающим возникающее в нем возбуждение через синаптическую щель на нейрон, генерирующий импульсы в центральную нервную систему.

После проведенной первичной обработки, кодирования и передачи информации ее последующий анализ, а затем и синтез целостного образа раздражителя происходят в нервных центрах, которые вместе с органами чувств и проводящими путями объединяются в анализаторы.

У насекомых выявлено не менее девяти анализаторов: зрительный, обонятельный, вкусовой, слуховой, тактильный, двигательный, гравитационный, висцеральный и температурный. Имеются сведения о способности насекомых регистрировать изменения влажности и

электромагнитного поля, но соответствующие нервные центры еще не исследованы. Между тем перечисленному набору воспринимаемых ощущений отвечают лишь четыре класса рецепторов: механо-, термо-, хемо- и фоторецепторы. Объяснение этому несоответствию можно найти в том, что, например, различия вкусовых и обонятельных стимулов определяются лишь той средой — жидкой или газообразной, в которой воспринимаются их носители, а противопоставления тактильных, двигательных, гравитационных ощущений или ощущений звуковых волн и состояния внутренних органов (висцеральное чувство) сводятся к различиям в механических раздражениях сенсорного нейрона.

Механорецепция. Описание механорецепторов уместно начать с простейшего из них — осязательного волоска, именуемого трихоидной сенсиллой (рис. 119). Расположенный на покровах, в сочлененной резилиновой мембране, он связан с дендритом сенсорного нейрона, окончание которого (преобразованная ресничка) одето кутикулярным чехликом — сколопсом. Этот волосок настолько упруг, что любое его отклонение сразу передается мембране и, деформируя сколопс, генерирует рецепторный потенциал. Обычно сенсиллы такого типа группируются в местах наиболее частых контактов с механическими раздражителями и дифференцируются как органы осязания и ветрочувствительные волоски. Последние, как правило, более тонкие и подвижные.

При стимуляции трихоидной сенсиллы постепенно нарастающий рецепторный потенциал достигает порогового значения и возбуждает незатухающие нервные импульсы. Их частоты определяются силой воздействия на рецептор. По восприятию воздействия тоническим сенсиллами противопоставляются фазовые. При восприятии фазовыми сенсиллами высокие значения рецепторного потенциала и частот нервных импульсов отмечаются только в начале воздействия и при

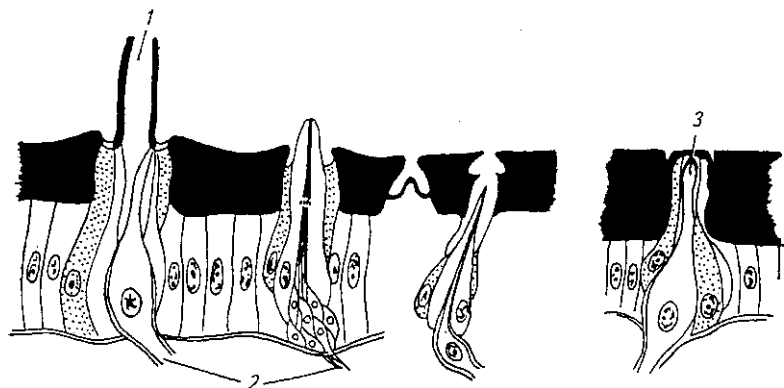


Рис. 119. Трихоидная сенсилла и ее производные (по Шванвичу, 1949):

1 — сенсилла; 2 — нервы; 3 — колоколовидная сенсилла

длительном раздражении подавляются, при восприятии тоническими — сохраняются неизменными все время, пока действует раздражитель. Наряду с ними выделяют фазотонические сенсиллы, реагирующие в начале раздражения всплеском нервных импульсов, частоты которых, однако, резко снижаются при длительном действии раздражителя. Таким образом, тонические сенсиллы передают в нервные центры анализатора информацию о силе и длительности раздражения, фазовые — о его начале, а фазотонические объединяют свойства тех и других.

Обычно сенсиллы специализируются на определенном режиме восприятия стимула, но в яйцекладе некоторых мух присутствуют все три их типа. Видимо, это позволяет им отличать кратковременные и случайные соприкосновения с субстратом при движении от более длительных контактов.

Особенно густые скопления фазотонических трихоидных сенсилл (волосковые пластинки) в сочленениях и на границах сегментов регистрируют взаимные смещения и положения последних. Являясь проприоцепторами (рецепторами собственного положения), эти сенсиллы нередко приобретают значение рецепторов гравитации и, восприимчивая ориентацию тела в гравитационном поле, содействуют коррекции его положения при полете и плавании.

Несмотря на простоту строения, трихоидные сенсиллы участвуют в рецепции весьма разнообразных механических стимулов. В этом отношении они противопоставляются кампаниформным (колоколовидным) сенсиллам, специализирующимся как проприоцепторы упругих деформаций кутикулы при мышечных сокращениях. Морфологически они отличаются от трихоидных сенсилл только тем, что лишены волоска, преобразованного здесь в невысокий овальный колпачок. Располагаясь по линиям деформаций, они передают в фазотоническом режиме сигналы о силе и направленности изгибаний кутикулы.

В еще большей степени специализированы хордотональные сенсиллы — сколопидии, которые наряду с функциями проприоцепторов нередко приобретают способность к регистрации звуков. Дендрит сенсорного нейрона сколопидии образует тонкую, расширенную по середине ресничку. Окруженная кутикулярным сколопсом, выделяемым обкладочной клеткой, она простирается за его пределы в центральный канал колоколовидной шапочки (рис. 120), к которой примыкает шапочковая клетка. Многочисленные тонофибриллы этой клетки содействуют прикреплению всего комплекса к эпикутicule покровов и при их растяжении переводят раздражение на ресничку дендрита. Обычно сколопидии группируются в более или менее сложные хордотональные органы. Натянутые, как струны, они регистрируют малейшие деформации и нередко дифференцируются на относительно мелкие тонические и более крупные фазовые и фазотонические элементы.

О конкретном назначении механорецепторов можно судить по

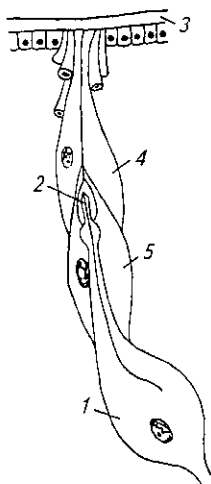


Рис. 120. Хордотональная сенсиль насекомых (по Gillot, 1980):

1 — сенсорный нейрон; 2 — сколопс; 3 — кутикула; 4, 5 — соответственно шапочковая и обкладочная клетка

следующим примерам. Богомол *Mantis religiosa* L., заметив жертву, остается неподвижным и лишь слегка поворачивает вслед ей голову. Раздражая при этом волосковые пластинки в шейном сочленении, он легко перестраивает направление броска. Однако выключение этих рецепторов, не препятствуя слезению, сокращает точность бросков (прицельность) в несколько раз. Еще более нагляден тарзальный рефлекс, свойственный многим насекомым. Он заключается в следующем. Отрыв лапок насекомого от опоры сразу вызывает полет, который прекращается столь же быстро при возобновлении контакта с субстратом.

Вместе с тем для поддержания полета необходима стимуляция ветровосприимчивых сенсилл на голове и крыльях, а для его контроля — проприоцепторов антенн: чем сильнее на них давление встречных потоков воздуха, тем меньше амплитуда взмахов крыльев. Не менее важную роль играют механорецепторы в поддержании равновесия и регистрации положения тела в поле гравитации. Сопоставляя раздражения от разных частей тела, соответствующие анализаторы весьма тонко отличают малейшие (до 2°) отклонения от горизонтали. При этом у водных форм роль проводников гравитационных стимулов нередко исполняют пузырьки воздуха. Стремясь к поверхности и оказывая давление на расположенные над ними группы сенсилл, они содействуют также сохранению равновесия и регистрации глубины погружения под воду.

Все эти столь разнообразные функции осуществляются осязательными волосками и развивающимися на их основе более сложными кампаниформными и хордотональными сенсиллами. Дальнейшая специализация последних как виброрецепторов приводит к оформлению весьма чувствительных к малейшим сотрясениям субстрата подколенных органов кузнечиков и расположенных в антеннах джонстоновых органов. Выполняя роль проприоцепторов, они одновременно приобретают способность к восприятию звуков. На этом основании их можно противопоставить всем ранее рассмотренным контактным механорецепторам, воспринимающим механические стимулы лишь при непосредственном контакте с их носителями как рецепторы дистантного действия, работающие на расстоянии от источника стимула. Поэтому мы рассмотрим их вместе со специализированными органами слуха, а сейчас остановимся на рецепторах растяжения.

В отличие от прочих биполярных сенсорных нейронов мультиполярные нейроны рецепторов растяжения распластываются своими многочисленными дендритами по поверхности внутренних органов и в полости тела. Регистрируя натяжение мышц, они генерируют импульсы, частота которых возрастает при усилении и ускорении растяжения. При этом в соответствующие анализаторы передается информация о силе и скорости сокращения мышц. Наряду с регистрацией состояния мускулатуры рецепторы такого рода сообщают в нервные центры о перистальтике кишечника, биении спинного сосуда, движениях внутренних органов и активности вентиляции трахей.

Восприятие и генерация звуков. Способность к восприятию и генерации звуковых волн у разных видов насекомых далеко не одинакова. Не ограничиваясь восприятием сигналов, насекомые отвечают своему партнеру, но гораздо чаще безмолвно реагируют на них специфическими актами поведения.

О биологическом значении акустической коммуникации можно судить по набору выявленных сигналов, среди которых различаются призывы, обращенные к самкам, и их ответы, брачные песни спаривающихся особей, звуковые сигналы самцов, охраняющих избранную территорию, и сигналы агрессии, предшествующие поединкам, сигналы протеста, бедствия и тревоги.

Наибольшую акустическую одаренность обнаруживают прямокрылые, в особенности самцы сверчков, которые превосходят в этом отношении не только рыб, амфибий и рептилий, но и многих певчих птиц. Общее число сигналов, связанных со специфическими актами поведения, достигает у насекомых 13 (у отдельных видов — 7).

Насекомые владеют различными средствами и способами производства звуков. Весьма обычны для них фрикционные органы, принцип работы которых основан на трении острого кутикулярного канта о зазубренную поверхность. Например, у кузнечиков и сверчков соответствующие структуры расположены на передних крыльях: потирая их друг о друга, они издают характерное стрекотание (стридуляцию). Сходный эффект достигается трением о край крыла внутренней поверхности бедер задних ног, которая у саранчовых несет мелкие шипики.

Свойственные певчим цикадам тимбальные органы имеют жесткие кутикулярные мембраны, которые приводятся в действие сильными асинхронными мышцами. Вгибаясь и выгибаясь, как дно у жестяной банки, они генерируют звуки, многократно усиливаемые резонатором, функции которого выполняет брюшко, пустое у поющих самцов.

Звуки, возникающие при вибрации крыльев и стенок грудных сегментов, — побочное следствие работы крыловых мышц, но для многих двукрылых эти звуки приобретают значение видоспецифичных сигналов и акустических ориентиров.

Засасывая воздух в кишечник и с силой выталкивая его наружу, бражник мертвая голова (*Acherontia atropos* L.) шипит, как потрево-

женная змея. Некоторые таракановые, перепончатокрылые и двукрылые шипят, выпуская воздух через дыхальца. Многие жуки-точильщики призывают самок стуком головы о стенки прокладываемых в мертвой древесине ходов. Эти звуки, напоминающие тихое тиканье часов («часы смерти»), нередки в старых деревянных строениях. Сходным образом предупреждают друг друга об опасности термиты. Голодные личинки некоторых ос, требуя пищи, скрежещут челюстями о края ячеек гнезда. Многие совки издают ультразвуки, узнавая приближающуюся летучую мышшь с расстояния до 30 м или воспринимают ее собственные ультразвуковые посылки с еще больших расстояний.

Звуки, производимые насекомыми, варьируют по частоте от 5 до 2 кГц, а их сила у наиболее громкоголосых кузнечиков и цикад достигает 110—115 дБ. Нередко они слагаются в песни, образованные элементарными звуковыми посылками — пульсами и щелчками, длящимися обычно 10—30 мс, сериями пульсов и непрерывными трелями. При этом наборы пульсов в сериях и трелях варьируют от 5 до 800 за 1 с.

Частотные характеристики генерируемых звуков в основном определяются механическими свойствами звукопроизводящих органов, тогда как временной рисунок песен контролируется работой нервно-мышечного аппарата и центральной нервной системой. Однако прежде чем судить о значении тех или иных параметров звуковых сигналов для акустической коммуникации, необходимо ознакомиться со свойствами органов слуха насекомых. При этом заметим, что способность звуковых волн распространяться в воздухе, а также в водной и твердой средах не позволяет провести резких границ между слухом и виброрецепцией. Очевидно, речь может идти лишь о противопоставлении дистантной и контактной рецепции механических стимулов.

Один из наиболее сложных хордотональных органов, способных к восприятию звуковых волн в воздушной и водной средах, — джонстонов орган. Обычно он образован группой из 1—3-нейронных сколопидиев, которые прикрепляются к сочленовной мембране 2-го и 3-го члеников антенн. Воспринимая колебания жгута, они передают импульсы возбуждения непосредственно в головной мозг. У мух-дрозофил этот орган настроен на видоспецифичные сигналы, порождаемые вибрацией крыльев самцов, а у жуков-вертячек наряду с функциями виброрецептора он регистрирует искривления поверхностной пленки воды (мениски) на расстоянии до 15 мм от преграды.

Особенно сложен и своеобразен джонстонов орган у комаров (рис. 121). Его основу составляют тысячи нейронов, которые группируются концентрическими слоями у основания жгута антенн. Воспринимая малейшие вибрации и отклонения антенн, они генерируют импульсы в фазовом и тоническом режимах. Если при этом фронт звуковых волн параллелен оси антенны, то покрывающие ее волоски начинают вибрировать и, раскачивая жгут антенны, вызывают максимальное раздражение рецепторов. Воспроизводя посредством зву-

ковых генераторов специфические для комаров сигналы, в некоторых случаях удается привлечь этих докучливых насекомых к засасывающим ловушкам.

Специализированные органы слуха насекомых снабжены тимпанальными мембранами, регистрирующими звуковое давление и его градиент. Отмеченные у прямокрылых, цикад, некоторых клопов, сетчатокрылых и бабочек, они различаются положением, набором рецепторов и вспомогательными структурами. У кузнечиков, сверчков и медведок тимпанальные органы расположены на голених передних ног и открываются наружу узкими окошечками. Основу этих органов составляют разграниченные стволами трахей две тимпанальные мембраны и примыкающие к ним группы сколопидиев подколенного органа, промежуточного отдела и слухового гребня (рис. 122). Подколенный орган, образованный веером сколопидиев, служит высокочувствительным виброрецептором. Немногочисленные сенсиллы промежуточного отдела, натянутые между кутикулой и трахеями, вероятно, выполняют функции проприоцепторов. Расположенные в один ряд сколопидии слухового гребня своеобразны в двух отношениях: во-первых, они примыкают к трахее и не скрепляются шапочковыми клетками с кутикулой; во-вторых, постепенно уменьшаются в размерах, начиная с самых крупных проксимальных и кончая мелкими дистальными. Не имея контакта с тимпанальной мембраной, они воспринимают колебания, передаваемые ею на трахейные стволы.

У саранчовых дендриты сенсорных нейронов вплотную прилегают к мембране и возбуждаются ее колебаниями непосредственно. В отличие от органов кузнечиков тимпанальные органы саранчовых, а

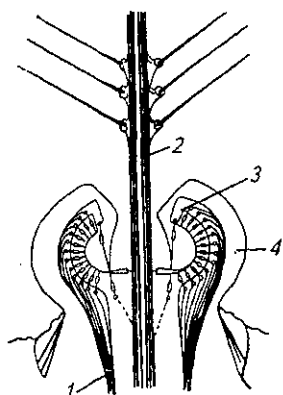


Рис. 121. Джонстонов орган комара (по Жантиеву, 1977):

1 — нервы; 2 — жгут антенны; 3 — джонстонов орган; 4 — второй членик антенны

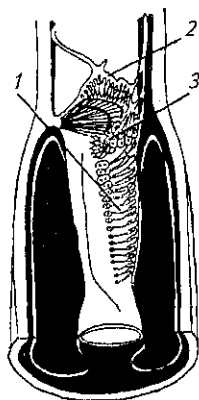


Рис. 122. Слуховой гребень кузнечиков (по Шванвичу, 1949):

1 — слуховой гребень; 2 — подколенный орган; 3 — промежуточный отдел

также бабочек и цикад расположены в первом сегменте брюшка или в заднегруди. У некоторых бражников органами слуха служат заполненные трахейными мешками членики нижнегубного щупика, соприкасающиеся с рудиментом верхней губы — пилифером, а у сетчатокрылых и бабочек-бархатниц — заполненные гемолимфой вздутия при основаниях радиальных жилок крыла.

Обычно в тимпанальные органы насекомых входят десятки, реже — сотни нейронов, но у цикад их число достигает 1500. Реагируя на раздражения, они генерируют залпы импульсов, частоты которых вскоре сокращаются и стабилизируются на некотором уровне. Обладая сравнительно невысокой остротой слуха (7—40 дБ), они вместе с тем способны различать звуковые посылки, следующие друг за другом с частотой 100—300 в секунду. Несмотря на рекордное число нейронов, тимпанальные органы цикад настроены лишь на определенный диапазон частот, соответствующий максимальной энергии в спектре призывных песен самцов. У саранчовых выявлено четыре типа разных нейронов, настроенных на восприятие низких и высоких частот. У способных генерировать и воспринимать ультразвук бабочек-совок выявлено три нейрона, причем только два из них возбуждаются ультразвуком, а третий, наоборот, тормозит импульсную активность. Вероятно, это торможение повышает «внимательность» всего органа к восприятию ультразвуковых посылок летучих мышей.

Таким образом, тимпанальные органы насекомых воспринимают в первую очередь не частотные, а временные параметры звуковых стимулов, передавая в высшие нервные центры информацию о длительности импульсов и о характере их повторений, то есть временной рисунок песен.

Преобразованная сенсорными нейронами информация о характере звуковых стимулов поступает в нервные центры грудных ганглиев, где подвергается дальнейшей обработке. Расположенные здесь ассоциативные нейроны, работая в разных режимах, отвечают на одни и те же сигналы по-разному. Фазовые нейроны регистрируют начало песен и на каждый сигнал генерируют по 1—2 импульса, подчеркивая ритмическую организованность звуковых посылок. Одновременно тонические нейроны регистрируют длительность отдельных сигналов.

Таким образом, интенсивность импульсов, продуцируемых сенсорными нейронами в зависимости от интенсивности раздражителя, определяет частоту импульсации ассоциативных нейронов и вместе с тем общее число реагирующих элементов в нервном центре. Некоторые нейроны при повышении интенсивности опосредованных сигналов тормозятся и выключаются, другие — вступают в обработку акустической информации. У саранчи *Locusta migratoria* L. соответствующие нейроны могут работать либо в фазовом, либо в тоническом режиме. При звуках средней и низкой интенсивности они дают фазовые ответы, при звуках высокой интенсивности — тонические. Это позволяет различать ритмические посылки и обуславливает вы-

сокую чувствительность анализатора к изменениям интенсивности шумовых «фоновых» звуков.

Очевидно, что на уровне нервных ганглиев контрастируются временные узоры звуковых стимулов по интенсивности, частоте повторения посылок и серий, направленности. По-видимому, именно здесь происходят различение и опознание их видовой специфичности. Одновременно идет фильтрация посторонних шумов и помех. В конце концов ассоциативные нейроны грудных ганглиев передают сообщения в высшие нервные центры слухового анализатора, расположенного в надглоточном ганглии.

Следовательно, обработка воспринятой акустической информации проходит по меньшей мере в три этапа: на уровне сенсорных нейронов рецептора, на уровне ассоциативных нейронов грудных ганглиев и, наконец, в головном мозге, где продолжаются опознание и локализация источника звука и формируется целостный образ раздражителя.

В разноголосом хоре насекомых, птиц и амфибий, среди шелеста листьев и трав самки кузнечиков рода *Isophya* не слышат песен сверчков, но отвечают на каждую звуковую посылку самцов своего вида одним-двумя характерными щелчками. Нередко к солирующему самцу присоединяются другие, подчиняя его песням ритмический рисунок своих трелей.

Терморцепция и гигрорцепция. Влияя на метаболические процессы, осмотические свойства цитоплазмы, свойства мембран и растворов, изменения температуры и влажности могли бы регистрироваться организмом непосредственно как изменения всех этих процессов и свойств. Более того, проведение импульсов возбуждения по нервам и синапсам и спонтанная активность нейронов также подвержены влияниям температуры и влажности, но не как рецепторных стимулов, а как экологических факторов, сравнимых по значению и характеру действия с влиянием корма, полового партнера или хищника.

Вряд ли есть сомнения в том, что моментальная реакция на изменения температуры и влажности по сравнению с их регистрацией через изменения в метаболических процессах биологически целесообразна. Иными словами, вошедшему в огонь или в воду способность лишь к опосредованному восприятию такого рода факторов могла бы обойтись слишком дорого.

Вместе с тем не исключены возможные влияния влажности и температуры на рецепторные мембраны сенсорных нейронов механо- или хеморецепторов. Во всяком случае, насекомые имеют специализированные термо- и гигрорцепторы.

ТрихOIDные сенсиллы на антеннах таракана *Periplaneta americana* L. реагируют пятикратным увеличением частоты импульсов на понижение температуры на 1 °С. Дрессированные пчелы различают температуру посещаемых субстратов с точностью до 2 °С. Их фазотонические рецепторы имеют вид коротких волосков, погруженных в кутикулу (целоконические сенсиллы), и возбуждаются при понижении

температуры. Однако сходные сенсиллы на антеннах хлебного жука-кузьки *Anisoplia austriaca* L. генерируют фазовые залпы импульсов лишь с повышением температуры, как, впрочем, и терморцепторы клопа *Oncopeltus fasciatus* L. На этом основании их именуют тепловыми в отличие от холодových рецепторов пчелы и таракана.

Особой чувствительностью отличаются целоконические сенсиллы на кончиках антенн комара *Aedes aegypti* L. Располагая нейронами обоих типов, они генерируют фазовые ответы при изменении температуры на 0,05 °С; при этом возбуждение теплового нейрона тормозит активность холодového и наоборот. Однако они не реагируют на источник инфракрасного излучения, воспринимая лишь конвекционное тепло — энергию молекул нагретого воздуха.

Удаление антенн у многих насекомых и регистрация потенциалов действия (ПД) нейронов некоторых чешуекрылых позволяют признать рецепторами влажности тонкостенные базиконические сенсиллы. Последние отличаются от трихоидных сенсилл тем, что имеют вид коротких конусов с закругленными вершинами. В ответ на струю влажного воздуха они генерируют импульсы, которые, однако, тормозятся сухим воздухом. Сходные реакции отмечены в некоторых нейронах механорецепторов кровососущих клопов родов *Triatona* и *Rhodnius*, но дифференцировать их от возможных влияний влажности на механические (физические) свойства вспомогательных структур не представляется возможным.

Хеморецепция. Восприятие химических стимулов предполагает условное противопоставление дистантной и контактной хеморецепции. В первом случае стимуляторами служат летучие соединения, во втором — растворы этих соединений.

В обоих случаях источником стимула служит потенциальная энергия взаимного притяжения и отталкивания элементарных частиц на рецепторных мембранах. Вместе с тем очевидные различия в абсорбции газов и жидкостей определяют своеобразие вспомогательных структур, обслуживающих толстостенные вкусовые и тонкостенные обонятельные сенсиллы (рис. 123). Нередко и те и другие имеют облик трихоидных, базиконических и стилоконических сенсилл, но первые, как правило, несут одну вершинную пору, вторые — множество пор по всей поверхности рецептора.

Контактные хеморецепторы и вкусовой анализатор. Толстостенные вкусовые сенсиллы чаще всего сосредоточены на ротовых придатках и на лапках насекомых, реже — на их антеннах и яйцекладе. Обычно им сопутствуют 3—5 (реже — до 50) нейронов с дендритами, достигающими вершинной поры, которая способна замыкаться при механических раздражениях.

Несмотря на сравнительно небольшое число сенсорных элементов, вкусовые реакции и предпочтения насекомых далеко не однозначны. Например, в трехнейронных лабеллярных сенсиллах мухи *Phormia regina* Mg. каждый нейрон выполняет определенные и специфические функции: один из них служит механорецептором, а два других диф-

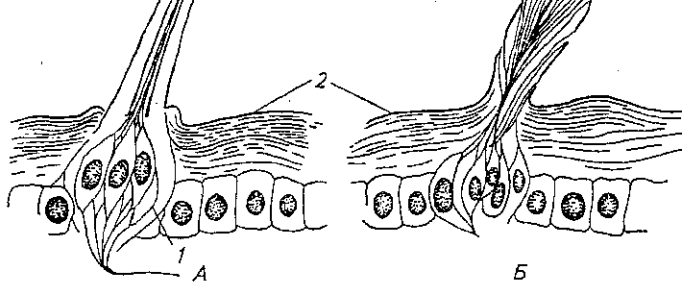


Рис. 123. Толстостенная (А) и тонкостенная (Б) сенсилла насекомых (по Gillot, 1980):

1 — сенсорные нейроны; 2 — кутикула; 3 — поры

ференцированы на солевой (L-нейрон) и сахарный (S-нейрон). В более сложных четырехнейронных сенсиллах наряду с ними присутствует W-нейрон, раздражаемый дистиллированной водой.

Стимуляция S-нейрона провоцирует положительную пищевую реакцию, основанную на лабеллярном рефлексе — разворачивании хоботка при контактах вкусовых рецепторов лапки с привлекающим пищевым субстратом. При раздражении L-нейрона пищевая реакция тормозится и насекомое стремится покинуть субстрат. При этом частота генерируемых импульсов пропорциональна силе воздействия, то есть концентрации растворов сахаров или солей.

Отличаясь весьма низкой спонтанной активностью (1—4 импульса в секунду), оба нейрона обладают тормозящими воздействиями: раздражения солевого рецептора тормозят активность сахарного и наоборот.

Таким образом, нейроны контактных хеморецепторов насекомых позволяют различать привлекающие и отвергаемые вещества и более дробно дифференцировать их по концентрациям и свойствам.

Информация, поступающая в нервные центры анализатора, подвергается дальнейшей обработке, и возникающие на ее основе вкусовые реакции весьма разнообразны. Насекомые дифференцируют четыре первичных вкусовых качества, различая сладкое, соленое, кислое и горькое, не уступая человеку по чувствительности к ним. Например, человек различает сахар в концентрации $2 \cdot 10^{-2}$ моль/л, а пчелы и бабочка-адмирал (*Pyrameis atalanta* L.) — в концентрации $6 \cdot 10^{-2}$ и 10^{-1} — 10^{-2} моль/л соответственно.

Однако при длительном воздержании от сахаров бабочка-адмирал способна снизить порог чувствительности до $8 \cdot 10^{-5}$ моль/л. Насекомые отличаются своеобразием вкусов. Например, безвкусная для

пчел лактоза оказалась умеренно сладкой для гусениц бабочек, воспринимающих с пищей существенно меньшее количество сахаров.

В отношении солей насекомым свойственны положительные пищевые реакции лишь на малые концентрации, но наиболее «солёны» для них катионы K , наименее — катионы Li .

Пороги чувствительности пчел к кислым веществам — 10^{-3} моль/л. В отношении непереносимо горьких растворов хинина, ацетилсахарозы и настоев полыни насекомые малочувствительны.

Насекомые воспринимают вкус дистиллированной воды, которая для человека безвкусна; нередко они обнаруживают странное пристрастие к ядам (см. с. 78). Например, питающийся на зверобое листоед *Chrysolina* sp. имеет специальный рецептор, возбуждаемый только характерным для этого растения алкалоидом — гиперизидом.

Дистантные хеморецепторы и обонятельный анализатор. Дистантные хеморецепторы, как правило, сосредоточены на антеннах; обычно их больше, чем контактных (до 60 000 у самцов бабочки *Antheraea polyphemus* L.), но все же насекомые значительно уступают по этому показателю млекопитающим. Например, у кролика имеется до 10^8 ольфакторных нейронов.

Среди дистантных хеморецепторов насекомых нередко трихонидные, базиконические, целоконические, а также плакоидные сенсиллы. У одних видов они рассеяны по всей поверхности антенн, у других — объединены группами под покровами в сложные органы обоняния.

Обонятельные сенсиллы обычно отличаются многочисленными порами, заполненными 10—20 трубочками, с которыми связаны ветвящиеся отростки дендритов. Назначение этой порово-трубчатой системы, видимо, состоит в активной абсорбции и транспортировке молекул ольфакторных раздражителей к рецепторным мембранам.

Пока остается неясным, каким образом немногие молекулы летучих соединений (феромонов), попадая на антенну, достигают рецепторов и вступают с ними во взаимодействие. Неясен и характер этого взаимодействия. По весьма популярной в свое время стереохимической теории обоняния обладающие определенной пространственной конфигурацией молекулы оседают на рецепторную мембрану, в которой имеются соответствующие этой конфигурации участки — лунки. На смену этой оригинальной, но плохо согласующейся с фактами гипотезе была выдвинута вибрационная теория, связывающая способность различать запахи с восприятием колебаний молекул, которые регистрируются по спектрам поглощения в инфракрасной области. Однако при замещении водорода тритием в молекулах особо привлекательных веществ они по-прежнему охотно воспринимались насекомыми, несмотря на резкое изменение спектров поглощения.

Тонкостенные обонятельные сенсиллы обычно содержат по несколько нейронов; изредка их число достигает 40—60; при этом они специализируются на восприятии разных химических соединений.

В ответ на обонятельные стимулы нейроны генерируют импульсы, частоты которых зависят не только от концентрации веществ, но и от их привлекательности для насекомых.

Обычно при повышении концентрации привлекающих соединений частоты импульсов увеличиваются, а возрастание концентраций отвергаемых веществ приводит к ее снижению.

Таким образом, на уровне дистантных хеморецепторов происходит первичная дифференциация раздражителей, чему в немалой степени содействуют два типа сенсорных нейронов: генералисты и специалисты. Первые из них отвечают на широкий набор разных летучих соединений, но малочувствительны, вторые реагируют на одно или несколько близких соединений и отличаются повышенной чувствительностью. Например, у жука-мертвоеда *Necrophorus* sp. нейроны этого типа обеспечивают регистрацию трупного запаха с расстояния до 90 м, у самцов шелкопряда *Bombyx mori* L. они позволяют различать половой аттрактант самок — бомбикол в концентрации 100 молекул на 1 см³. При этом для раздражения одного нейрона-специалиста достаточно одной молекулы, а для генерации возбуждения — не менее 1 молекулы в секунду в расчете на поверхность обеих антенн. По образному замечанию Ж. А. Фабра, возможность рецепции самцом грушевой сатурнии запаха самки с расстояния 5—10 км (рекордный случай) можно сравнить с попыткой окрасить воды озера одной каплей красителя кармина.

Столь фантастичная чувствительность насекомых к специфическим запахам предполагает очень строгую дифференциацию ольфакторных стимулов. Аксоны соответствующих сенсорных нейронов переводят нервные импульсы в обонятельные доли дейтоцеребрума непосредственно, без синаптических переключений. По-видимому, существование изолированных путей для проведения возбуждения от нейрона-специалиста к ассоциативным центрам соответствует особому биологическому назначению ольфакторных стимулов.

Между тем по порогу чувствительности к некоторым запахам насекомых можно сравнить с человеком. Так, муха *Phormia regina* Mg. пары аммиака чувствует в концентрации $2 \cdot 10^{-6}$ моль/л и пчела воспринимает отвратительно пахнущий скатол в концентрации $2,3 \cdot 10^{-8}$ моль/л. Из предлагаемого пчеле набора 1816 парных сочетаний запахов она при соответствующей дрессировке с успехом различает почти все из них (95,5 %).

Таким образом, насекомые различают разнообразнейшие запахи, среди которых одни принадлежат излюбленному корму, другие — субстратам для откладки яиц, третьи — ориентирам гнезд или семьи. Среди них можно выделить запахи следов фуражирующих термитов или муравьев, тревоги, потенциального полового партнера и издаваемые пчелиной маткой для торможения развития яичников у рабочих особей.

Фоторецепция. В основе светоразличения лежит регистрация сенсорным нейроном фотоизомеризации зрительного пигмента — ро-

допсина. Под воздействием поглощенного кванта света он преобразуется в изомер — метародопсин, который, восстанавливаясь в родопсин, обеспечивает многократное повторение элементарных зрительных актов.

Для восприятия зрительных стимулов насекомые располагают совершенными фоторецепторами — омматидиями, сгруппированными в сложные фасеточные глаза, дорзальными глазками и свойственными личинкам стеммами. В омматидии наряду с 4—12 униполярными нейронами, называемыми здесь ретинулярными клетками, выделяются вспомогательные структуры рецептора — светопреломляющий аппарат и аппарат пигментной изоляции. Первый из них образован шестигранной кутикулярной линзой роговицы, или хрусталиком (фасеткой), и лежащими под ней четырьмя земперовыми клетками, формирующими кристаллический конус. Снаружи каждая фасетка роговицы покрыта сетью мельчайших бугорков. Снижая отражение света и тем самым повышая прозрачность хрусталика, эта тончайшая сеть, видимая лишь под электронным микроскопом, придает ему свойства просветленной оптики и устраняет блеск поверхности глаза. Клетки кристаллического конуса проводят в глубь омматидия тонкие нити световодов, что придает светопреломляющему аппарату глаз насекомых достоинства современных оптических приборов.

Сфокусированные собирательными линзами и проходящие по световодам лучи света достигают расположенных в глубине ретинулярных клеток. Группируясь вокруг оптической оси, как дольки апельсина, эти светочувствительные нейроны образуют направленные к центру микровиллы — тончайшие микротрубочки, слагающиеся в рабдомер. Именно здесь совершаются элементарные акты светоразличения. В микровиллах каждого рабдомера, то есть оптически активной части светочувствительного нейрона, содержится до 10^7 молекул зрительного пигмента. Рабдомеры каждой ретинулярной клетки либо объединяются друг с другом в замкнутый рабдом, либо, например у мух, сохраняя обособленность, выстраиваются по стенкам центральной полости открытого рабдома (рис. 124).

В состав аппарата пигментной изоляции омматидия входят две корнеагенные (формирующие хрусталик) клетки, не менее четырех ирисовых клеток и часто еще несколько ретинальных пигментных клеток. В их цитоплазме рассеяны темные красноватые гранулы оммохромов, поглощающие почти все лучи видимого света, кроме красных, и более светлые гранулы птеринов, поглощающие ультрафиолетовые лучи. Образуя светонепроницае-

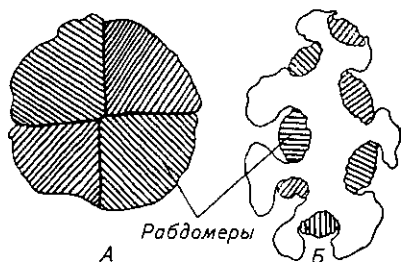


Рис. 124. Замкнутый (А) и открытый (Б) рабдом у насекомых (по Мазохину-Поршнякову, 1977)

мый чехол вокруг светочувствительных элементов глаза у дневных насекомых, эти клетки у сумеречных и ночных форм способны концентрировать гранулы пигмента близ хрусталика, открывая рабдом ретикулярных клеток для засветки боковыми лучами соседних омматидиев. Сокращая остроту восприятия, это явление (ретиномоторная реакция) многократно увеличивает светосилу глаза. При низкой освещенности, в сумерках, такое повышение светосилы очень важно. Однако качество изображения, создаваемого оптическими структурами, не имеет большого значения, так как обозреваемый насекомыми объект воспринимается каждым омматидием по отдельности, как мозаика пятен разной яркости.

В соответствии с отмеченными различиями свойств и набора пигментных клеток можно противопоставить аппозиционным глазам дневных форм суперпозиционные сумеречных и ночных насекомых.

Различаясь, кроме того, длиной рабдомов, эти два типа глаз предполагают либо сложение (аппозицию) воспринимаемого изображения из отдельных улавливаемых омматидием пятен, либо наложение (суперпозицию) этих пятен друг на друга. Способность пигментных клеток суперпозиционного омматидия рассредоточиваться по всей длине рабдома приводит его в функционально аппозиционное состояние (рис. 125), что происходит всякий раз при избытке освещения днем. Рассредоточение пигмента завершается в считанные минуты, тогда как для приспособления глаза к ночному видению требуется от 10 до 50 мин.

У двукрылых, отличающихся открытым рабдомом, ориентация отдельных рабдомеров омматидия такова, что все они «смотрят» в разные точки пространства, однако те же самые точки воспринимаются шестью рабдомерами, принадлежащими разным омматидиям. Иннервирующие их волокна сходятся в одном нервном центре, поэтому сигналы ретикулярных клеток разных омматидиев суммируются в оптических долях протоцеребрума. Таким образом, сохраняя преимущества аппозиционного видения, нейросуперпозиционные глаза мух обладают повышенной светосилой. Однако по сравнению с суперпозиционными глазами ночных бабочек, светосила которых превосходит аналогичный показатель аппозиционных глаз в десятки и сотни тысяч раз, нейросуперпозиционные глаза гораздо менее чувствительны в сумерках или ночью.

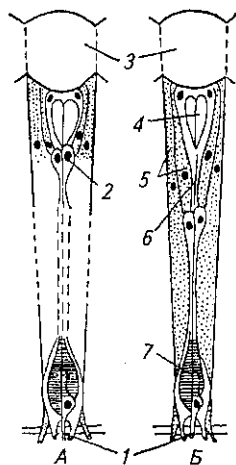


Рис. 125. Строение аппозиционного (А) и суперпозиционного (Б) омматидиев у насекомых (по Мазохину-Поршнякову, 1977):

1 — аксоны зрительных клеток; 2 — ретикулярные клетки; 3 — роговица; 4 — кристаллический конус; 5 — пигментные клетки; 6 — световод; 7 — рабдом

Глаза дневных форм насекомых также способны приспособляться к сумеречному освещению, но только за счет нарушения равновесия фотоизомеризации зрительного пигмента и изменения коэффициентов преломления ретикулярных клеток.

При поглощении рабдомерами фотона света они генерируют миниатюрные импульсы, видимо, связанные с выделением медиаторов в ретикулярные клетки, которые в ответ на это генерируют постоянно нарастающий потенциал деполяризации мембраны. Такого рода безимпульсные сигналы характерны для светочувствительных элементов, что отличает их от сенсорных нейронов других типов. Достигая оптических долей протоцеребрума, эти сигналы переключаются на ассоциативные нейроны, связывающие друг с другом разные ганглиозные массы. Здесь (см. рис. 116) выделяются четыре отдела и нервные волокна большинства омматидиев скрещиваются в оптической пластинке.

При замкнутом рабдоте волокна объединяют аксоны ретикулярных клеток одного омматидия, при открытом рабдоте — аксоны разных омматидиев, рабдомеры которых имеют совпадающую ориентацию. Вместе с тем отдельные сенсорные нейроны передают воспринимаемую информацию сразу в медуллярную пластинку, связанную с оптической пластинкой нервными волокнами зрительного перекреста. Дальнейшие пути проведения нервного возбуждения еще не исследованы, но оптические волокна отмечены и в центральных областях протоцеребрума, и в стебельчатых телах.

Важнейшие рабочие элементы зрительных центров — специализированные нейроны, которые представляют собой детекторы, избирательно реагирующие на параметры зрительных стимулов: их размеры, форму, окраску и характер движения. Нередко выделяются только те из них, которые движутся в строго определенном, предпочитаемом для восприятия направлении. Движущиеся иначе тормозят импульсную активность и, по-видимому, не воспринимаются насекомыми.

Наиболее простые детекторы — нейроны тревоги, реагирующие на затенение части глаза и любые перемещения объектов в поле зрения. Генерируемые ими импульсы обуславливают включение рефлекторной реакции бегства. Несколько сложнее организованы детекторы признаков полового партнера или направленности движений, в частности детектор движущегося пятна у стрекоз, включающий реакцию преследования.

Своеобразен рефлекторный механизм латерального торможения, проявляющийся в том, что активность омматидиев зависит не только от силы стимула, но и от активности соседних омматидиев. Усиливая перепады в освещенности созерцаемых объектов, эти механизмы подавляют оптически вредные последствия перекрытия полей зрения соседними омматидиями, не препятствуя, однако, стереоскопичности видения. Отметим, что сходные принципы реализованы в декодирующих устройствах реставраторов и криминалистов, используемых для расшифровки нечетких фотографий.

Распределение омматидиев по сфере сложного глаза и их численность, достигающая 12 000—17 000 у бабочек и 10 000—28 000 у стрекоз, придает зрению насекомых некоторые особые свойства.

Очевидно, что чем ближе сведены оптические оси омматидиев, чем меньше между ними угол, тем выше острота зрения — способность к различению двух сближенных между собой точек. У насекомых она в 3 раза выше, чем у человека (30 и 100 мкм соответственно), но вместе с тем при удалении объекта от глаза острота зрения резко сокращается — насекомые близоруки.

Кроме того, при малейших смещениях объекта его восприятие сразу же переходит к другим, соседним омматидиям, сообщая насекомым особую чувствительность к движущимся стимулам. Наряду с весьма малой инерционностью рецепторов это придает глазу способность к различению быстро мелькающих предметов. Если для человека слитное изображение на экране возникает при смене 16 кадров в секунду, то для насекомого — 250—300. Вполне понятно, что это свойство необходимо при скоростном полете среди растений. Ни человек, ни насекомое вообще не видят объектов, неподвижных в отношении сетчатки глаза. Постоянный тремор глазодвигательных мышц человека — одно из непрременных условий видения — противопоставляется неподвижности глаз насекомых, которые для выполнения этого условия вынуждены вибрировать всем телом. Обычно при громадном числе фасеток это не требует больших затрат энергии, но если их число ограничено, как, например, у гусениц бабочек, то необходимы более интенсивные движения тела. Быть может, именно этим объясняется особенность гусениц отрываться время от времени от приема пищи, приподнимая и раскачивая переднюю часть тела.

Сходным образом объясняется различие насекомыми формы объектов и предпочтения ими тех, чей контур более рассечен. Кроме того, уже доказана стереоскопичность зрения насекомых, обеспечивающая восприятие объемов тел и глубины пространства, а также способность к восприятию поляризации света. Не только голубое небо, но и поверхность водной глади, и покрытых восковым налетом листьев растений, и покровов насекомых, поляризуя свет, придают им неразличаемые человеком блики и тени.

В еще большей мере обогащает зрительные восприятия насекомых способность к цветовому зрению, доказанная для многих из них. Они не только могут различать спектральный состав света, но и воспринимают, как и человек, естественную окраску предметов независимо от цвета освещения. Среди исследованных в этом отношении насекомых цветослепотой страдали лишь пещерные формы, термиты и большой мучной хрущак (*Tenebrio molitor* L.).

Способность к цветоразличению определяется по меньшей мере двумя светоприемниками с различной спектральной чувствительностью. У человека их три, у пчел и многих дневных бабочек — также три, у других насекомых — обычно только два. Один из них, как правило, настроен на восприятие ультрафиолетовых лучей и обладает

повышенной чувствительностью, отличая, например, желтый цвет от желтого с 1 % примеси ультрафиолетового света. На рисунке 126 приведена схема различной спектральной чувствительности глаз человека, пчелы и мухи.

Ощущения, испытываемые человеком при восприятии различных стимулов, всегда субъективны. Поэтому, если пчелы, например, различают желтый и зеленый цвета, мы не знаем, как выглядят эти цвета для них, как они ощущаются ими. Кроме того, многие насекомые обладают врожденной предрасположенностью, например, к синим и пурпурным (бабочка-парусник *Papilio troilus* L.) или желтым цветам (мухи-журчалки рода *Eristalis*, многие тли) и не отличают белый цвет от смеси желтого с сине-фиолетовым.

Однако особое своеобразие цветовым восприятиям придает ультрафиолетовая окраска. Одноцветный для человека самец бабочки-лимонницы *Gonepteryx rhamni* L. воспринимается его самкой как двуцветный, так как его передние крылья сильно отражают ультрафиолетовые лучи. Однотонно-белые капустная белянка (*Pieris brassicae* L.) или бабочка-боярышница (*Aporia crataegi* L.) для насекомых весьма различны по цвету и имеют явные признаки половой принадлежности.

Многие желтые или белые цветки различаются насекомыми по ориентирам нектарников, а красный мак для невосприимчивых к красным лучам мух «сияет» лишь одним ультрафиолетовым «цветом».

Наряду с омматидиями сложных глаз в восприятии зрительных стимулов принимают участие дорзальные глазки, а у лишенных сложных глаз личинок они замещены стеммами. И те и другие значительно проще по устройству, но отличаются некоторыми своеобразными функциями.

Светопреломляющая кутикулярная линза дорзальных глазков ограничена слоем мелких корнеагенных клеток (рис. 127) от глазного бокала, в котором сосредоточены светочувствительные ретинальные клетки часто попеременно с пигментными. Отходящие от глазков аксоны сенсорных клеток достигают расположенных рядом оцеллярных

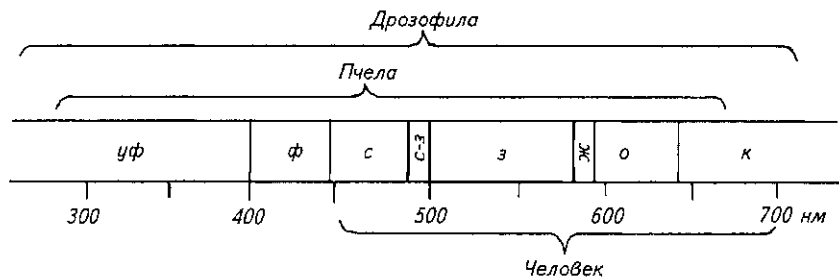


Рис. 126. Видимые части спектра для человека, медоносной пчелы и мухи-дрозофилы (по Мазохину-Поршнякову, 1977)

ганглиев, переводя воспринятую зрительную информацию к ассоциативным нейронам. Таким образом, ганглии глазков находятся вне протоцеребрума, но тесно связаны с ним толстыми оцеллярными нервами (см. рис. 116). Глазки регистрируют изменения освещенности и наступление темноты, различают цвета и поляризацию света, воспринимают движение крупных объектов и при этом обладают повышенной светосилой. Кроме того, поступающие от них сигналы влияют на активность головного мозга, который получает высокое тоническое возбуждение даже в темноте, регулируют направленность движения к источнику света и ритмику биений спинного сосуда. Однако некоторые весьма активные насекомые лишены развитых глазков.

Личиночные стеммы разнообразны по строению. Более примитивные из них напоминают дорзальные глазки, более совершенные — отдельные омматидии. Отличаясь высокой светосилой, они способны к цветоразличению и восприятию поляризации света.

Обобщение зрительных образов. О способности насекомых к дрессировке, запоминанию и обобщению зрительных образов можно судить по результатам экспериментов, в которых использованы условно-рефлекторные реакции на определенные стимулы.

Предлагая пчелам корм, расположенный на окрашенном столике, нетрудно уже через 2—3 прилета приучить их к определенному цвету как к символу пищи. Формированию условного рефлекса на двуцветные стимулы соответствует предпочтение и иных двуцветных сочетаний, даже если каждый из избранных цветов ранее не использовали при дрессировке.

Наиболее поразительные демонстрации способностей насекомых принадлежат К. Фришу, открывшему танец пчелы-разведчицы. Вернувшись в улей, она сообщает членам своей семьи о найденном ею корме и о том, где фуражирам его следует искать. Пробегая некоторое расстояние по стенке улья, пчела-разведчица виляет брюшком и, сворачивая направо и налево, описывает круги (рис. 128). Ориентация траектории прямого пробега в отношении направления силы тяжести точно соответствует направлению полета при ориентации по Солнцу, а частота виляний брюшка — расстоянию до источника корма. Если танец происходит на горизонтальной плоскости камеры с верхним смотровым окошком, то ориентация прямого пробега соответствует направлению поиска, но только тогда, когда небо не затянуто облаками. В противном случае танец становится ненаправленным. Стоит

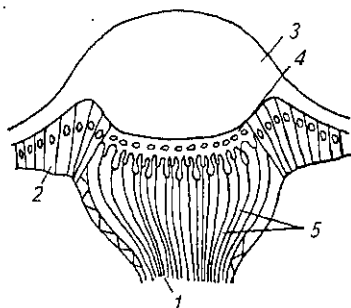


Рис. 127. Строение дорзального глазка насекомых (по Шванвичу, 1949):

1 — нервы; 2 — пигментные клетки; 3 — хрусталик; 4, 5 — соответственно корнеасенные и ретикулярные клетки

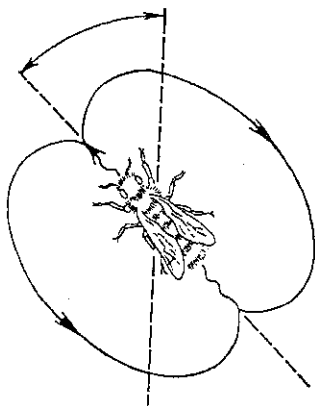


Рис. 128. Танец пчелы-разведчицы (по Frish, 1962)

пчеле увидеть хотя бы кусочек голубого неба в разрыве облаков, танец вновь становится ориентированным.

Таким образом, наряду с расшифровкой смысла танца пчелы К. Фриш открыл способность насекомых к восприятию поляризации света и использование этой способности для наведения на цель. В сущности это те же способы ориентации, которыми пользуется человек при движении по азимуту. Очевидно, что компасом насекомых может быть Солнце или направление поляризации лучей света голубого неба.

Преобразование ориентиров, в данном случае угла направления на Солнце в вертикальный угол, образованный траекторией прямого пробега в отношении силы гравитации, свидетельствует о

более глубоких способностях насекомого. Однако даже эти способности все же недостаточны для ориентации многочасовых ночных перелетов и миграций на тысячи километров. Возникающая необходимость коррекции направления полета по астрономическим ориентирам требует не только ощущения времени, но и синхронизации внутренних биологических часов организма с суточным движением Солнца на разных широтах и в различных часовых поясах. Демонстрируя качества опытных навигаторов, насекомые справляются и с этими, далеко не простыми задачами. Возможно, они регистрируют геомагнитное поле, но для однозначного ответа на эти вопросы требуются более глубокие исследования.

Поведение. Воспринятые насекомыми стимулы служат основой для формирования целесообразных актов поведения как результата сочетания врожденных рефлексов, инстинктов и приобретенного опыта.

Врожденные, или безусловные, рефлексы проявляются как однозначные ответы на раздражители. Примеры их — описанные ранее тарзальный и лабеллярный рефлексы, рефлекс движущегося пятна, включающий реакцию преследования у стрекоз и бросок богомола. Серии безусловных рефлексов определяют стереотипы пищевого и сексуального поведения насекомых, поведения при выборе мест откладки яиц и инстинкты при строительстве гнезд и домиков, при заливке коконов и т.п.

Инстинкты и стереотипы поведения представляют собой цепи последовательных рефлексов, которые возникают в ответ на изменения физиологического состояния организма. В этом случае их побудительными мотивами могут быть и голодание, и созревание половых продуктов или изменения в концентрации гормонов и других физио-

логически активных веществ, соответствующие достижению определенных фаз и стадий развития.

Сходную нейрофизиологическую природу имеют таксисы и тропизмы. Их следует противопоставить друг другу как алгоритмы наведения на цель и способы ориентации вне зависимости от природы ориентирующего стимула (таксисы) и как собственные отношения к этим стимулам, связанные с внутренней мотивацией их выбора (тропизмы). В соответствии с набором стимулов и отношением к ним насекомых различают положительные и отрицательные фото-, гео-, хемо-, гигро-, термотропизмы и т.д., подразумевая положительные и отрицательные реакции на источники света, гравитацию, источники химических стимулов, влажности и тепла.

Механизмы формирования тропизмов до сих пор остаются неясными, но их биологический смысл часто вполне очевиден. Известны многочисленные примеры использования тропизмов насекомых (как и рефлексов, и инстинктов) в практике защиты от них растений, в частности при наложении ловчих поясов на штамбы плодовых деревьев (отрицательный геотропизм гусениц плодожорок), при уничтожении растительных остатков, в которых скрываются от света многие вредители, при организации вылова насекомых различными светолушками и приманками с феромонами.

Что касается таксисов, то наиболее явные из них — это фобо-, клино-, тропо-, тело- и менотаксис.

Фоботаксис, иногда называемый методом проб и ошибок, представляет собой относительно примитивный, но и наиболее общий алгоритм поведения в экстремальных условиях, нередко угрожающих самому существованию организма. Он проявляется в замедлении или ускорении движений под влиянием стимула и в частоте изменений направления движения. Например, при повышенной температуре многие насекомые начинают быстро бегать, постоянно меняя направление движения, при этом вероятность выхода за пределы зоны опасности возрастает. На основе фоботаксиса можно объяснить формирование скоплений насекомых в местах с благоприятными для них условиями влажности, освещенности, температуры.

Клинотаксис определяет целенаправленность движения насекомого при последовательном выборе уровней возбуждения соответствующих рецепторов. Например, личинки комнатной мухи, отличающиеся отрицательным фототропизмом, раскачивают переднюю часть тела с расположенными на ней фоторецепторами, избирая направление движения, при котором рецепторы возбуждаются минимально.

Тропотаксис представляет собой более совершенный алгоритм наведения на источник стимула, основанный на достижении равновесия в возбуждении симметричных рецепторов. Например, медоносная пчела, расставив в стороны антенны, легко воспринимает пахучую приманку, расположенную в одном из колен Y-образной камеры. Если ее антенны закрепить на лбу в перекрещенном состоянии, то она всегда направляется в противоположное колено камеры на основе

тропотаксиса. При нарушении симметрии рецепторов, закрашивая, например, один глаз, мы вынуждаем насекомое к постоянным маневренным (круговым) движениям даже в параллельном пучке света.

Телотаксис предполагает наведение на стимул за счет того, что его воспринимают рецепторы, направленные вперед. При этом даже ослепленное на один глаз насекомое сохраняет верную ориентацию, не совершая маневренных движений. По-видимому, целенаправленный бросок богомола основывается на телотаксисе, проявления которого бывает трудно отличить от проявлений тропотаксиса и менотаксиса.

Менотаксис своеобразен в том отношении, что наведение посредством его на цель предполагает фиксацию некоторого угла между направлением движения и ориентирующим стимулом. При этом избранные ориентиры могут быть несущественными для насекомого, не всегда строго фиксированными по положению в отношении истинной цели. В частности, привлеченные на свет бабочки демонстрируют менотаксис, который сравним со способами ориентации по азимуту.

Таким образом, многие аспекты поведения насекомых расшифровываются на основе врожденных, безусловнорефлекторных реакций. Однако вопреки мнению Ж. Фабра насекомые не являются рабами своих инстинктов, своего рода автоматами, действующими по заранее разработанной программе. Приведенные ранее примеры формирования условных рефлексов у насекомых, их способностей к обобщению и дрессировке придают поведению гибкость, необходимую в переменчивых условиях существования. Известны примеры, когда формирующиеся условные рефлексы тормозят проявления инстинктов и тропизмов. Подвергая тараканов воздействию слабых электрических разрядов всякий раз, когда из двух предлагаемых им камер — освещенной и затемненной — они выбирают последнюю, можно вскоре подавить проявления отрицательного фототропизма и приучить их к существованию в непривычных условиях (при освещении).

Итак, сенсорные системы насекомых, различающиеся по сложности организации вспомогательных структур, служат проводниками информационных стимулов внешнего мира. Вместе с тем они регистрируют состояние внутренней среды организма.

Энергия воспринятых стимулов, преобразованная сенсорными нейронами в специфические процессы нервного возбуждения, подвергается дальнейшей обработке и фильтрации в центральных отделах анализаторов. Формируя целостный образ раздражителей на основе врожденных реакций и приобретенного опыта, насекомые обнаруживают явные способности к дрессировке, запоминанию и обобщению, не уступая в этом отношении позвоночным животным. При этом насекомые сохраняют своеобразие, несмотря на все сходства целесообразных реакций и актов поведения с таковыми позвоночных животных, противопоставляются им как существа, обитающие в мире иных масштабов и стимулов.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система насекомых образована разнородными нейросекреторными клетками, ретроцеребральным комплексом, протокальной личиночной железой и нейрогемальными органами. Принимая участие в управлении метаболическими процессами, координируя и интегрируя деятельность разных систем организма, она подчиняется нервной системе и опосредует ее функции на уровне гуморальных влияний. Вместе с тем эндокринная система управляет ходом развития и размножения насекомых.

Нейросекреторные клетки головного мозга. Отличаясь от нейронов способностью к синтезу гормонов, они рассредоточены по всем ганглиям нервной цепочки, образуя в головном мозге несколько обособленных групп. Различаясь по родству к определенным красителям, эти клетки распределяются на четыре типа, обозначаемые А (А', А''), В, С, D. Впрочем, далеко не все клетки одного типа выделяют секреты со сходными физиологическими свойствами. Клетки медиальной группы головного мозга, расположенные близ оцеллярных нервов, имеют аксоны, направленные к противоположным сторонам протоцеребрума (рис. 129), где проникают в первую пару кардиальных нервов. Выходя за пределы мозга, эти нервы направляются к кардиальным телам (*corpora cardiaca*), а иногда и к прилежащим телам (*corpora allatum*) ретроцеребрального комплекса. Группы латеральных нейросекреторных клеток формируют вторую пару кардиальных нервов, а их третья и четвертая пары образуются за счет соответствующих клеток дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Кроме того, нейросекреторные элементы обнаружены в оптических долях у некоторых насекомых. А- и В-клетки медиальных групп протоцеребрума саранчи *Locusta migratoria* L. синтезируют вещества, тормозящие деятельность прилежащих тел и влияющие на белковый обмен в гемолимфе, С-клетки — вещества, стимулирующие прилежащие тела и синтез меланинов, а D-клетки образуют диуретический гормон. Медиальные А'-клетки тутового шелкопряда *Bombix mori* L. продуцируют активационный гормон, а В-клетки подглоточного ганглия — вещества, индуцирующие диапаузу.

Ретроцеребральный комплекс. Кардиальные тела помимо четырех пар нервов, отходящих от головного мозга, имеют связи со стоматогастрической нервной си-

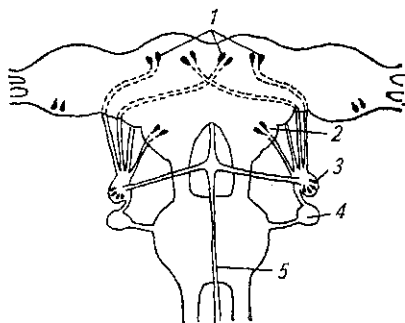


Рис. 129. Нейросекреторная система головного мозга насекомых (по Тыщенко, 1977):

1 — медиальные и латеральные нейросекреторные клетки; 2 — тритоцеребрум; 3 — кардиальное тело; 4 — прилежащее тело; 5 — возвратный нерв

стемой и рассматриваются как ее ганглии. Облеченные соединительнотканной оболочкой, они имеют собственные нейросекреторные элементы и нейроны, а также нейроглиальные клетки. Нередко кардиальные тела срастаются в непарный ганглий или (например, у мух) формируют вместе с прилежащими телами и проторакальной железой кольцевую железу. У таракана *Periplaneta americana* L. они выделяют активационный гормон (АГ), гипергликемический гормон, нейрогормон D, стимулирующий биение сердца, и вещество, влияющее на проведение нервного возбуждения, у бабочек-павлиноглазок — вещества, связанного с синтезом половых аттрактантов или стимулирующие откладку яиц.

Далеко не все эти гормоны и физиологически активные вещества синтезируются кардиальными телами, которые наряду с секреторными функциями исполняют роль нейрогемальных органов, то есть органов, запасующих нейросекреты головного мозга.

В частности, активационный гормон лишь накапливается в них, так же как и гормон, индуцирующий вылупление бабочек из куколки. Кроме кардиальных тел к нейрогемальным органам относятся: аорта (у клопов), депонирующая нейросекреты в своих стенках; своеобразные перисимпатические образования, топографически связанные с системой непарного нерва; прилежащие тела. Расположенные позади кардиальных тел прилежащие тела накапливают поступающий из них нейросекрет, синтезируют и выделяют в гемолимфу ювенильный гормон (ЮГ), регулирующий ход развития и размножения, процессы метаболизма, изменения окраски покровов, интенсивность питания, а также индуцирующий диапаузу и влияющий на поведение. Прилежащие тела, связанные двумя парами аллаторных нервов с кардиальными телами, вместе с тем соединены нервами с подглоточным ганглием.

Парные проторакальные железы, расположенные обычно в грудном отделе и входящие у двукрылых в состав кольцевидной железы, имеются только у личинок. Дегенерируя при переходе организма во взрослое состояние, они сохраняются в течение всей жизни лишь у некоторых первичнобескрылых насекомых, поденок, одиночных фаз саранчи и у рабочих особей термитов. Не связанные столь тесно, как компоненты ретроцеребрального комплекса, с нервной системой, проторакальные железы часто вообще не иннервируются. Однако посредством гуморальных влияний, распространяющихся по гемолимфе, они явно зависят от нейросекрета головного мозга, реагируя выделением личиночного гормона — экдизона. По существу, проторакальные железы — компонент единой эндокринной системы насекомых, во многих отношениях напоминающей эндокринную систему позвоночных животных. При этом в отличие от позвоночных насекомые, по-видимому, лишены половых гормонов, определяющих развитие вторичных половых признаков, и лишь у жуков-светляков *Lamipyris noctiluca* L. при пересадке семенников в тело развивающейся личинки самки происходит реверсия пола и появляются признаки, свой-

ственные самцу. Предположительно действующий в данном случае андрогенный гормон пока не выделен.

Имеются также данные о наличии в зрелых яичниках мухи *Musca domestica* L. оостатического гормона, который предотвращает развитие очередной партии яиц до тех пор, пока не будут отложены уже сформированные яйца. Этот гормон, синтезируемый в яичниках, тормозит выделение нейросекрета медиальными клетками головного мозга. В свою очередь, от этого нейросекрета зависит продукция ювенильного гормона, необходимого для стимуляции деятельности яичников. Близкий по характеру действия антигонадотропин клопа *Rhodnius prolixus* St., не влияя на другие эндокринные органы, блокирует активность самого ювенильного гормона непосредственно в яичниках.

Гормоны. У насекомых открыт целый спектр гормонов разного действия, но далеко не все они идентифицированы. Активационный гормон (АГ), проявления которого были отмечены раньше других (в 1922 г.), видимо, образован двумя компонентами: один из них стимулирует синтез РНК, другой влияет на проницаемость мембран и мембранный потенциал клеток проторакальной железы. Предположение об идентичности АГ холестерина не подтвердилось, но при выделении фракций нейросекрета медиальных клеток протоцеребрума удалось повысить их активность в 8000 раз. При этом были выделены три основные фракции с разной молекулярной массой.

Воздействуя на проторакальные железы, АГ побуждает их к синтезу экдизона — гормона, обуславливающего наступление и прохождения линьки, а также склеротизацию покровов при совместном действии с бурсиконом. Имеются данные о возможности продукции экдизона гемоцитами, клетками жирового тела и энтоцитами.

После того как Бутенандт и Карлсон, переработав в 1954 г. 500 кг куколок тутового шелкопряда, получили 25 мг чистого кристаллического продукта, было показано, что он образован двумя стероидами: α - и β -экдизонами. Вопреки точке зрения на β -экдизон как побочный продукт синтеза α -экдизона имеются свидетельства о том, что α -экдизон, синтезируемый в проторакальных железах, — предшественник основного гормона β -экдизона, синтез которого происходит в энтоцитах и, возможно, в клетках жирового тела.

В настоящее время признан действительным следующий метаболитический ряд: холестерин — 22,25-деоксиэкдизон — 22-деоксиэкдизон — α -экдизон — β -экдизон. Существенно, что оба экдизона и более 20 стероидов сходного физиологического действия выделены из растений, где их содержание достигает нередко очень высоких значений, например до 0,8 мкг на 1 г сухой массы в тканях тисса и ногоплодника. Однако, заимствуя стероиды из тканей кормовых растений, насекомые самостоятельно синтезируют холестерин и вещества всех последующих этапов метаболитического пути экдизона.

Основными мишенями для экдизона служат клетки гиподермы и имагинальных дисков, точнее, хромосомы этих клеток. С позиций

мембранной гипотезы экдизон, вызывая изменения проницаемости внутриклеточных мембран для ионов, стимулирует пуффинг — образование на хромосомах местных вздутий, соответствующих очагам интенсивного синтеза иРНК и считывания генетической информации. В политенных (многонитчатых) хромосомах слюнных желез двукрылых эти вздутия (пуфы) появляются в последовательности, соответствующей ходу личиночного процесса. Введение экдизона провоцирует реализацию этой последовательности пуффинга на хромосомах даже взрослого насекомого.

В качестве альтернативы была выдвинута депрессорная гипотеза действия экдизона на хромосомы. Пробуждая опероны, ответственные за синтез специфических ферментов, экдизон в соответствии с указанной гипотезой непосредственно определяет последовательность считывания генетической информации.

Таким образом, экдизон обуславливает наступление и прохождение личиночного процесса, однако его характер и результат зависят от ювенильного гормона, продуцируемого прилежащими телами. Химический анализ и синтез соединений, обладающих действием ЮГ, позволили выявить три близких терпеноида, условно названных ЮГ-I, ЮГ-II, ЮГ-III. Открыты и синтезированы также многие другие соединения, воспроизводящие эффекты этих терпеноидов. Названные аналогами ювенильного гормона, или ювеноидами, они были выделены из растений и животных или синтезированы искусственно.

Примечательно, что стимулом к поискам аналогов ЮГ послужили изготовленные из древесины пихты бальзамической картонные садки, в которых нимфы клопов-солдатиков (*Pyrrhocoris apterus* L.) не становились взрослыми, половозрелыми особями.

Среди ювеноидов особую известность приобрели близкие к гормонам насекомых синтетические нециклические сесквитерпены — фарнезол и его производные, а также моноциклические сесквитерпены типа ювабиона. В связи с выраженной специфичностью действия природные и синтетические ювеноиды используют для борьбы с отдельными видами вредителей сельскохозяйственных культур.

При наличии в гемолимфе ювенильного гормона линяющие насекомые испытывают лишь ограниченные преобразования, характерные, например, для перехода из одной преимагинальной стадии в другую.

Преобразования в имаго, особенно резкие при полном превращении, в присутствии ювенильного гормона становятся невозможными. Именно поэтому его иногда называют неотенином (гормоном молодых), или гормоном статус-кво.

В ходе развития к основным мишеням гормона относятся клетки гиподермы, а у вполне развитых самок — яичники. В соответствии с реверсивной гипотезой в клетках гиподермы насекомых присутствуют два или три типа генов (личиночные, куколочные и имагинальные), которые активируются при разных концентрациях гормона. С позиции репрессорной гипотезы действие ЮГ проявляется через по-

давление оперонов, ответственных за формирование имагинальных органов и структур. Однако возможность появления личиночных признаков у куколок большого мучного хрущака (реверсия) противоречит этому допущению. Вместе с тем ЮГ, по-видимому, способствует синтезу тРНК, которая устанавливает порядок в расположении аминокислот белков, синтезируемых на рибосомах.

Следовательно, гормоны насекомых выполняют многообразные функции — от регуляции активности генов до индукции диапаузы. Однако в первую очередь они ответственны за размножение и развитие, распространяя свое влияние вплоть до отдельных актов поведения, связанных с этими процессами. Например, ЮГ способен повышать двигательную активность самцов саранчовых или готовность к спариванию самок дрозофилы *Drosophila melanogaster* Mg. Экдизон, синтезируемый под воздействием созревающих в яичнике яиц, может блокировать стремление самок комара *Anopheles freeborni* Zt. к кровососанию, необходимому для формирования очередной партии яиц. Экстракты кардинальных тел, стимулируя фаллический нерв таракана *Periplaneta americana* L., обеспечивают реализацию стереотипа сексуального поведения.

В заключение отметим, что эндокринная система насекомых, координируя процессы метаболизма и ход развития, является системой долговременных процессов и реакций. В этом отношении она противопоставляется нервной системе, формирующей быстрые реакции на скоротечные стимулы. Кроме того, не имея собственных средств рецепции, эндокринная система теснейшим образом зависит от стимулов, опосредованных нервным возбуждением, и вместе с нервной системой обеспечивает интеграцию всех жизненно важных функций, направляя их на путь продолжения рода.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ РАЗМНОЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Воспроизводство потомков, обеспечивающее продолжение рода, нередко противоречит метаболическим потребностям индивидов. Израсходовав резервы, необходимые для поддержания своей собственной жизнедеятельности, на продукцию спермиев и яиц, многие насекомые требуют дополнительного питания для восстановления этих резервов или гибнут вскоре после размножения.

Мужские половые органы и сперматогенез. Мужские половые органы насекомых образованы парными семенниками (рис. 130), в которых формируются сперматозоиды, придаточными железами, выделяющими секреты, и семяпроводами.

Каждый семенник состоит из нескольких семенных фолликулов, расположенных посегментно у примитивных форм и объединенных в компактный орган с собственной оболочкой у более совершенных форм.

В некоторых случаях происходит вторичное сокращение числа фолликулов (до одного у двукрылых, блох и сеноедов) или их увеличение (до 70—80 у прямокрылых и тараканов). Реже, например у веснянок и бабочек, правый и левый семенники срастаются друг с другом в непарное образование с двумя отходящими от него семяпроводами.

В ограниченной эпителием полости фолликула выделяются зоны последовательного развития половых клеток (рис. 131). В зоне размножения, или гермарии, сосредоточены интенсивно делящиеся диплоидные клетки первичных сперматогониев. Здесь же находится крупная апикальная клетка или группа клеток апикальной розетки, которые транспортируют к половым клеткам вещества, необходимые для их роста и развития.

Потомки первичных сперматогониев — многочисленные вторичные сперматогонии, сохраняя плазматические связи друг с другом, оформляются в тонкостенные семенные цисты. Пройдя ряд синхронных митозов, они преобразуются в сперматоциты первого порядка, число которых в каждой цисте соответствует геометрической прогрессии: 32 у червецов, 64 у мух, 128 у ручейников и 256 у бабочек.

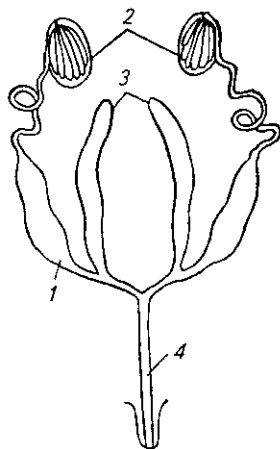
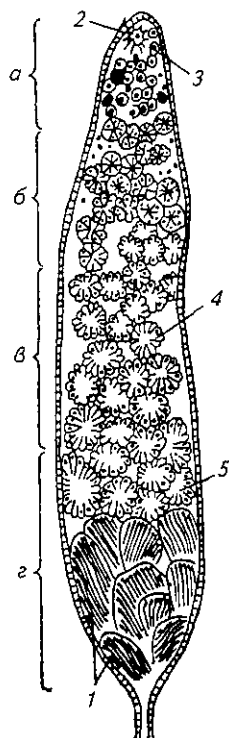


Рис. 130. Строение половых органов самцов (по Romoser, 1981):

1 — семенной пузырек; 2 — семенники; 3 — придаточные железы; 4 — семяизвергательный канал

Рис. 131. Фазы сперматогенеза в семеннике (по Gillot, 1980):

a — гермарий; *б, в, г* — соответственно зоны роста, созревания, трансформации; 1 — сперматозоиды; 2 — апикальная клетка; 3 — сперматогонии; 4 — сперматоциты; 5 — сперматиды



Проходя в зону роста и затем в зону созревания, каждый сперматоцит первого порядка подвергается редукционному делению и дает начало четырем гаплоидным потомкам — сперматоцитам второго порядка. Последние, приобретая облик сперматид, теряют оболочку цисты и постепенно преобразуются в сперматозоиды в зоне трансформации. Все процессы сперматогенеза обычно завершаются у нимф и куколок до окрыления, и половозрелые самцы уже не пополняют расходуемые запасы половых клеток.

Зрелые сперматозоиды насекомых имеют веретеновидную головку, покрытую шапочкой акросомы, и удлинненный жгутик, образованный микрофибриллами осевого филамента (рис. 132). Сохраняя крупные митохондрии и центриоли, они теряют свойственные сперматидам рибосомы, структуры аппарата Гольджи и почти всю цитоплазму. Представляя собой ядро, снабженное мощным, но кратковременно действующим двигательным аппаратом, сперматозоид специализирован в направлении поиска и осеменения яйца. Позднее, при слиянии с яйцеклеткой, он отбрасывает жгутик и в виде гаплоидного ядра мужского пронуклеуса участвует в образовании синкариона — диплоидного ядра зиготы.

Сформированные в фолликулах сперматозоиды проходят по семяпроводам в семяпроводах и остаются неподвижными в обширных полостях семенных пузырьков. Здесь они поддерживают жизнедеятельность за счет секретируемых эпителием семяпроводов выделений и в момент копуляции пассивно выносятся волнами перистальтики в семяизвергательный канал.

Придаточные железы семенника имеют вид парных извитых трубочек, реже они отсутствуют (у двукрылых и первичнообескрылых) или объединены в крупный грибовидный орган (тараканы). Выделяемые ими секреты активируют движение сперматозоидов и вместе с тем побуждают самку к ускоренному формированию яиц. Нередко эти секреты содействуют развитию сексуальной восприимчивости, а также, заполняя половые пути самки, предотвращают повторные спаривания с другими самцами. Кроме того, выделения придаточных желез изредка поедаются самками или используются для образования сперматофоров — заполненных сперматозоидами флаконов (рис. 133).

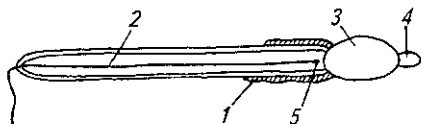


Рис. 132. Строение сперматозоида (по Rotoser, 1981):

1 — митохондрии; 2 — осевой филламент; 3 — головка; 4 — акросома; 5 — центриоль

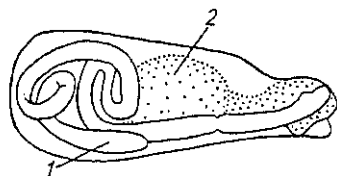


Рис. 133. Строение сперматофора (по Rotoser, 1981):

1 — семенной флакон; 2 — белковый секрет

Примитивные насекомые откладывают сперматофоры на субстрат, и самка подбирает их своими половыми придатками нередко при участии самца, подталкивающего ее к ним. У многих сверчков и кузнечиков сперматофоры образуются до спаривания, у саранчовых — в момент спаривания, у тараканов и бабочек они формируются в половых путях самки из введенных самцом секретов.

Возможные пути регуляции деятельности придаточных желез представлены на рисунке 134. Добавим, что экдизон ограниченно стимулирует митотическую активность сперматогониев, а ювенильный гормон тормозит.

Женские половые органы и оогенез. Парные яичники насекомых образованы серией овариол — яйцевых трубочек, в которых проходят все важнейшие процессы формирования яиц (рис. 135). Закладывающиеся у эмбриона в виде поперечно расположенных парных зачатков овариолы сохраняют сегментарную принадлежность лишь у самых примитивных насекомых (рис. 136) и обычно утрачивают ее при вторичной полимеризации зачатков. В исходном состоянии их число ограничено 5—7 парами в соответствии с набором половых сегментов (второй—девятый сегменты брюшка), в чем прослеживается сходство с кольчатыми червями, половые органы которых развиваются в сегментах задней половины тела.

Следовательно, весьма ограниченная плодовитость примитивных насекомых связывается с ограниченным числом сегментарных зачат-



Рис. 134. Возможные пути регуляции деятельности придаточных желез при формировании сперматофоров. Пунктирные линии — предполагаемые пути регуляции (по Gillot, 1980)

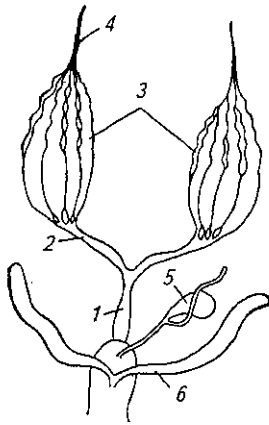


Рис. 135. Строение половых органов самки (по Romoser, 1981):

1, 2 — соответственно медиальный и латеральный яйцевод; 3 — овариолы; 4 — терминальный филламент; 5 — семяприемник; 6 — придаточные железы

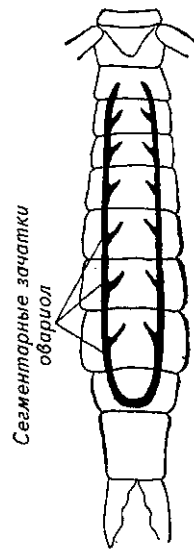


Рис. 136. Сегментарное строение яичников у примитивных насекомых (по Шванвичу, 1949)

ков овариол, но если для кольчатых червей один из способов повышения плодовитости — рост их тела в длину, то для насекомых этот путь неприемлем.

Рассмотрим строение отдельной овариолы (рис. 137). Снаружи каждая яйцевая трубочка облечена слоем мышц, эпителием и соединительнотканной оболочкой (туникой). Ее вершина продолжается в бесструктурный филламент, и все филламенты овариол правого и левого яичников, соединяясь друг с другом, закрепляются в дорзальной диафрагме. Обычно в пределах овариолы выделяют концевую камеру — гермарию и образованный серией фолликулов вителлярий. В гермарию сосредоточены первичные оогонии, митотическое размножение которых пополняет набор расходуемых гамет, а также редкие префолликулярные клетки. Начинающиеся здесь процессы оогенеза приводят к формированию вторичных оогониев, судьба которых в овариолах разных типов различна.

В примитивных паноистических овариолах, свойственных шетинохвосткам, поденкам, стрекозам, всем ортоптероидным насекомым, исключая ухверток, а также трипсам, сеноедам, веснянкам, некоторым скорпионовым мухам, блохам и, вероятно, вислокрылкам, оогонии расходуются на образование яиц и в редких случаях на пополне-

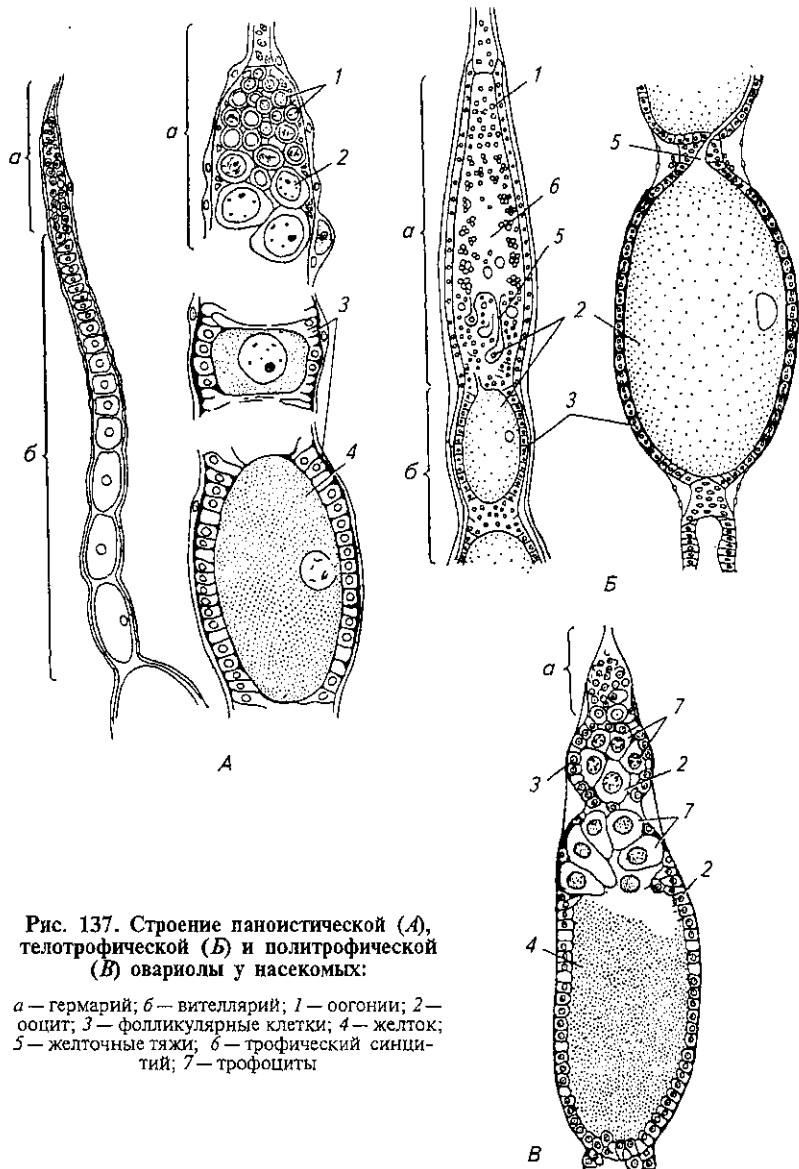


Рис. 137. Строение паноистической (А), телотрофической (Б) и политрофической (В) овариолы у насекомых:

a — гермарий; *b* — вителлярый; 1 — оогонии; 2 — ооцит; 3 — фолликулярные клетки; 4 — желток; 5 — желточные тяжи; 6 — трофический синцитий; 7 — трофоциты

ние набора префолликулярных клеток. Преобразуясь в ооциты, они накапливают цитоплазму (фаза превителлогенеза) и, увеличиваясь в размерах, сосредоточиваются у основания гермария. Затем они проходят в вителлярый, где окружаются фолликулярными клетками и начинают накапливать желток (фаза вителлогенеза).

Фолликулярные клетки, образуясь из префолликулярных клеток гермария, выстраиваются в эпителий и транспортируют из гемолимфы необходимые для синтеза желтка соединения. В это же время диплоидное ядро ооцита теряет оболочку и, принимая облик зародышевого пузырька, включается в синтез желточных гранул. Однако в отличие от ядер обычных секреторных клеток ядро ооцита никогда не претерпевает эндомитозов и полиплоидизации, интенсифицирующих процессы синтеза, в противном случае оно утратило бы роль хранителя генетической информации материнского организма, обрекая последующие поколения на вырождение и уродства. Пополнение набора матриц, необходимых для синтеза специфических протеинов, происходит за счет своеобразной амплификации (умножения числа) генов в ядре ооцита. Однако и это средство не радикальное в решении проблемы интенсификации синтеза, так как процессы вителлогенеза в примитивных паностических овариолах весьма продолжительны и постепенны. Столь же продолжительна и постепенна откладка сформированных яиц, число которых ограничено числом яйцевых трубочек яичника.

Более радикальное средство повышения плодовитости всех перечисленных выше насекомых — полимеризация зачатков овариол, число которых у поденок достигает нескольких сотен, а у царицы термитов — нескольких тысяч. Другие насекомые избрали иные пути совершенствования оогенеза, которые предопределены ранней дифференциацией вторичных оогониев на ооциты и абортивные питающие клетки — трофоциты.

В мероистических овариолах размножение первичных оогониев завершается до окрыления и половозрелые самки лишь расходуют накопленные в гермарии запасы половых клеток. Вторичные оогонии, именуемые здесь цистобластами, после ряда синхронных делений формируют группы клеток — цистоцитов, связанных друг с другом цитоплазматическими тяжами — фусомами. При этом цистоциты разных поколений различаются числом фусом, которое зависит от числа делений, что предопределяет их дальнейшую судьбу. У некоторых жуков фактором дифференциации цистоцитов служит хроматическое тельце, проникающее лишь в одну из делящихся клеток — будущий ооцит. Все остальные клетки становятся позднее трофоцитами и либо сливаются друг с другом в единый трофический синцитий гермария, либо сопровождают ооцит в фолликулах вителлярия. В телотрофических овариолах, свойственных уховерткам, пухоедам, вшам, плотоядным жукам, сетчатокрылым, многим скорпионницам, перепончатокрылым, ручейникам, чешуекрылым, двукрылым и немногим блохам, общее число трофоцитов, сопутствующих единственному ооциту, варьирует от 1 (комары-звонцы) до 127 (жужелица *Carabus violacens* L.).

Пройдя фазы превителлогенеза в пределах гермария и в первых фолликулах вителлярия, ооцит приступает к вителлогенезу, а ядра трофоцитов, подвергаясь эндомиозам и полиплоидизации, принимают на себя основную работу по синтезу предшественников желтка. Транспортируя по фусомам не только относительно простые соединения, но и нуклеиновые кислоты, а также отдельные органеллы (митохондрии и рибосомы), трофоциты избавляют ооцит от многих функций, но все же окончательный синтез и распределение желточных запасов контролируются его ядром.

Роль фолликулярных клеток в мероистических овариолах более ограничена, чем в паноистических овариолах. Поставляя некоторое количество питательных веществ из гемолимфы, они вместе с тем сохраняют одну из основных своих функций — секрецию оболочки яйца — хориона и участвуют в резорбции погибших или по каким-либо причинам не развившихся ооцитов.

У некоторых паразитических и живородящих насекомых вителлярий редуцирован или отсутствует. Это объясняется следующим: у паразитических насекомых яйца не содержат желтка, отсутствие которого компенсируется специальными приспособлениями, позволяющими зародышу усваивать ткани и соки поражаемого организма; при живорождении материнский организм обеспечивает развивающегося потомка не через желток яиц, а непосредственно питательными веществами гемолимфы. При гемоцельном живорождении, заканчивающемся гибелью самки, развивающаяся личинка поглощает ее ткани, что весьма напоминает паразитизм. Во всяком случае, и при живорождении, и при паразитизме отпадает необходимость в образовании желтка и, следовательно, в том отделе овариолы, где происходят процессы вителлогенеза.

Существование специализированных трофоцитов намного облегчает развитие яйцеклетки, но требует мобилизации всех метаболических резервов для интенсивной, хотя и скоротечной деятельности. Формируя яйца одновременно во всех овариолах яичника, самка способна откладывать последовательные партии яиц с интервалами, необходимыми для восстановления израсходованных запасов пластических и резервных веществ. Производство яиц становится, таким образом, важнейшим событием в ее жизни, разделенной на последовательные гонотрофические циклы (лат. *gonos* — размножение, *tróphos* — питание). У кровососущих комаров закономерные чередования приема пищи и откладки яиц достигают состояния совершенной гонотрофической гармонии: получив полную порцию крови, они способны к развитию полной партии яиц, и лишь у видов с автогенным развитием яичников первая партия яиц формируется до кровососания в ущерб потребностям самого насекомого. За лето самка малярийного комара *Anopheles maculipennis* Mg. испытывает до пяти гонотрофических циклов, откладывая пять партий яиц и столько же раз насыщаясь кровью. При этом лишь очень небольшое количество крови расходуется на поддержание жизни, почти вся она используется

для построения желтка яиц. В том случае, если самке не удастся насосать полную порцию крови, развитие яиц вообще не наблюдается.

Несколько по-иному происходит образование яиц у бабочек. У непитающихся шелкопрядов (или коконопрядов) оогенез завершается до окрыления; у бражников часть яиц формируется также до окрыления, другая часть — после окрыления, за счет дополнительного питания. У большинства дневных бабочек формирование яиц начинается после метаморфоза.

Еще более своеобразна деятельность телотрофических овариол (см. рис. 137, Б), свойственных всем остальным насекомым, в частности равнокрылым, клопам и разноядным жукам. Отличие телотрофических овариол от политрофических состоит в том, что все трофоциты остаются в гермарию и связываются с проходящими в вителлярый ооцитами длинными желточными тяжами.

Обеспечивая процессы вителлогенеза необходимыми для синтеза желтка продуктами, трофоциты нередко остаются сгруппированными в цисты или сливаются в единый трофический синцитий. Все они участвуют также в формировании очередной партии яиц.

Очевидно, что столь интенсивные процессы оогенеза при участии всех трофоцитов овариолы требуют определенных гарантий реализации его продуктов, и, видимо, не случайно многие насекомые с телотрофическими овариолами приступают к формированию яиц, лишь обнаружив подходящий для их откладки субстрат. Не ограниченные гонотрофической гармонией, они с гораздо большей легкостью регулируют собственное половое состояние и имеют большие возможности для выбора необходимых для потомков условий.

Впрочем, различия овариол разных типов далеко не всегда выражены столь определенно. Реальные отношения характеризуются гораздо большим разнообразием вариантов, и здесь рассмотрены лишь морфофункциональные основы плодовитости и сексуального состояния самок.

Процессы вителлогенеза в овариолах всех типов обычно происходят лишь в последних фолликулах вителлярия, и общим источником вителлогенинов служит жировое тело. Эти специфичные для самок белки, проникая сквозь оболочку овариолы и фолликулярный эпителий, абсорбируются на поверхности яйцеклетки и затем переносятся внутрь посредством пиноцитоза. Иного рода белки, а также липиды и гликоген обычно транспортируются от трофоцитов, которые, выполнив свои функции, резорбируются ооцитом. После этого формирующееся яйцо облекается тончайшей желточной оболочкой и более толстым хорионом — скорлупой, секретируемой стенками фолликула. Обе эти оболочки (рис. 138) защищают яйцо, но не препятствуют газообмену и проникновению сперматозоидов. Последние проходят через специальные микропилярные отверстия, которые остаются в хорионе от тончайших плазматических нитей, связывающих ооцит с группой фолликулярных клеток.

Последующие процессы оогенеза уже не требуют присутствия яйца в вителлярии. Прорвав эпителиальную пробку у основания ова-

риолы, оно выпадает (овулирует) в полость латерального яйцевода. Опорожненный фолликул спадается, но еще долгое время сохраняет следы прошедшей овуляции в виде распадающегося желтого тела (рис. 139). Впоследствии остатки фолликула почти полностью растворяются ферментами лизосом и не препятствуют овуляции яиц, развивающихся в следующих фолликулах. Освободившись от тормозящих влияний оостатического гормона, или антигонадотропина, они сразу приступают к вителлогенезу, в свою очередь притормаживая развитие более молодых ооцитов вителлярия.

Сформированное, но еще диплоидное яйцо, проходя по латеральному и затем по непарному медиальному яйцеводам, минует проток семяприемника и оплодотворяется выходящим из него сперматозоидом. Продвигаясь далее, яйцо приступает к мейозу и облекается клейким секретом парных придаточных желез. Затем, обычно в метафазе первого деления, самка откладывает яйцо на избранный ею субстрат.

По сравнению с членистоногими других групп, обитающими в относительно постоянных условиях водной среды или в верхних горни-

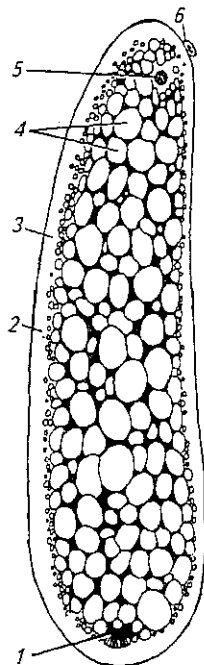


Рис. 138. Строение сформированного яйца насекомых:

1 — оосома; 2 — хорион; 3 — периплазма; 4 — желток; 5 — ядро яйца; 6 — полярное тельце

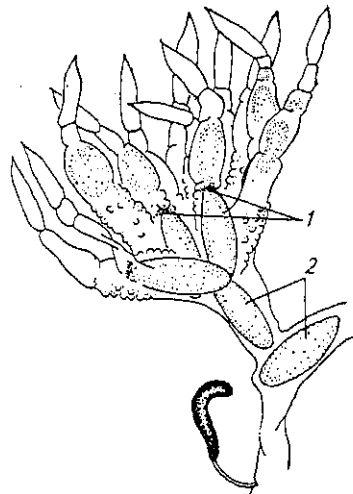


Рис. 139. Овуляция и формирование желтых тел в овариолах насекомых:

1 — желтые тела; 2 — овулирующие яйца

зонтах почвы, насекомые вынуждены приспособляться к более суровым условиям наземного существования. Вполне понятно, что вылупляющийся из яйца организм должен отличаться более высокой организацией и повышенной жизнеспособностью, что достигается благодаря совершенствованию эмбриогенеза и популению его новыми формообразовательными процессами. Это требует повышенных количеств желтка. Таким образом, развитие вителляррия (где накапливается желток) в овариолах насекомых можно рассматривать как приспособление к наземному обитанию. Во всяком случае, яичники членистоногих других групп лишены развитого вителляррия, а в их яйцах содержится значительно меньше желтка.

Среди факторов, регулирующих процессы вителлогенеза и созревания самок у насекомых, существенное значение имеют количество и качество корма. Приведенные примеры гонотрофических отношений у комаров можно дополнить примером зависимости развития яичников мух от содержания в пище белков и углеводов. При питании мух исключительно углеводной пищей сроки их жизни не сокращаются, но не образуется ни одного сформированного яйца. Включение в рацион белков сразу стимулирует развитие яичников через действие гормонов эндокринной системы.

Не менее показательно влияние плотности сосредоточения особей, повышение которой сокращает плодовитость мух дрозофил, но увеличивает ее у пустынной саранчи. Если при этом имеются половозрелые самцы, то у саранчи стимулируется развитие яичников, по-видимому, благодаря феромонам. Впрочем, феромоны пчелиной матки, наоборот, предотвращают развитие яичников у рабочих особей.

Еще более очевидно влияние температуры и влажности, оптимальным значениям которых соответствуют максимальная плодовитость, а также стимулирующее влияние на плодовитость введенного в половые пути самки сперматофора.

Особое значение в регуляции созревания самок и продуцировании ими яиц принадлежит сезонным изменениям фотопериода. Сигнализируя о неизбежном наступлении неблагоприятных условий осеннего времени, сокращение светового дня тормозит формирование яиц у многих насекомых умеренных и высоких широт, но служит положительным стимулом для обитателей засушливых тропиков. Все эти влияния опосредуются нервной и эндокринной системами, в частности нейросекреторными клетками головного мозга и ретроцеребрального комплекса. Некоторые примеры такого рода представлены схемами на рисунке 140.

Процессы оогенеза завершаются выделением полярных (направительных или редуцированных) телец и формированием гаплоидного женского пронуклеуса.

По сравнению с процессами сперматогенеза оогенез менее продуктивен. В первом случае в результате мейоза образуются четыре сперматозоида, во втором — только одно яйцо и три дегенерирующих впоследствии полярных телец.

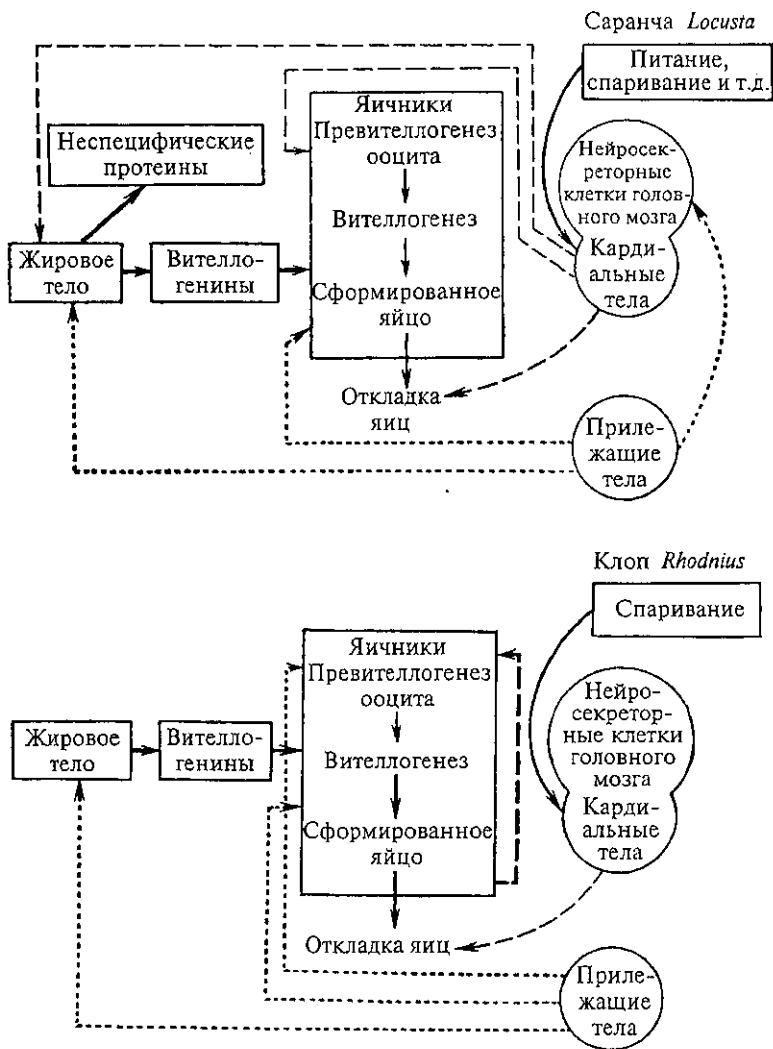
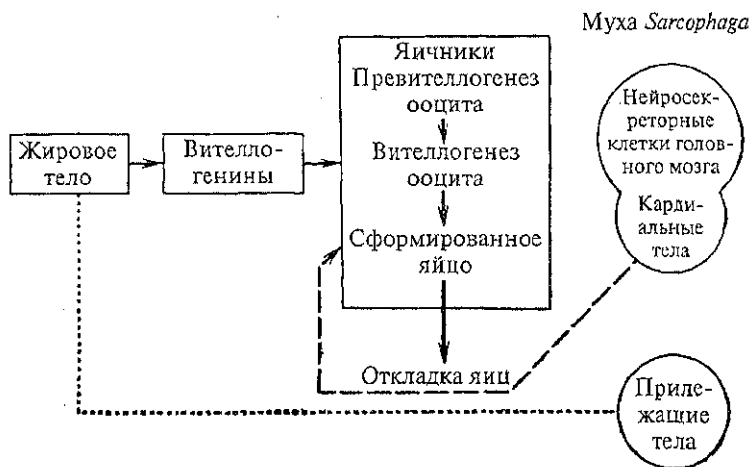
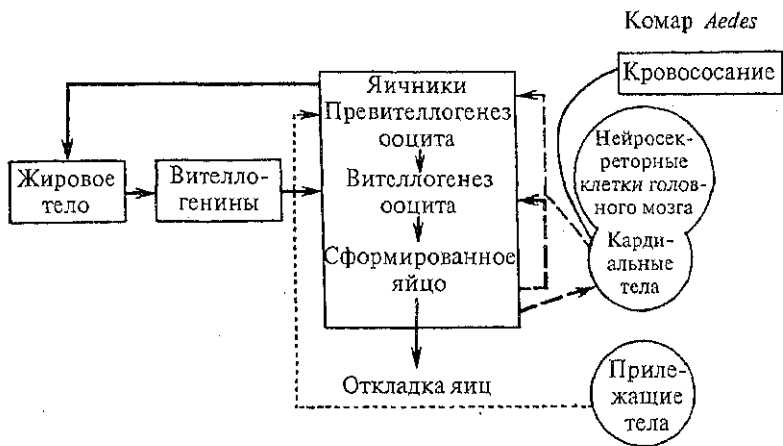


Рис. 140. Возможные пути регуляции деятельности
 влияние кардиальных тел показано светлым
 формирующихся яиц — жирным



яичников у разных насекомых. Предполагаемое пунктиром, прилежащих тел — точками, пунктиром (по Gillot, 1980)

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение и развитие насекомых подчинены общим законам существования популяций и основаны на взаимодействии индивидов. Важнейший акт этого взаимодействия — слияние гамет самца и самки. С этого момента оплодотворенная сперматозоидом яйцеклетка начинает развиваться в новую особь. Однако слиянию гамет у насекомых предшествуют часто весьма длительный и не всегда успешный поиск самки и сложный брачный ритуал, в котором оба партнера устанавливают взаимную готовность к спариванию и стимулируют друг друга.

У насекомых некоторых видов в это время происходят своеобразные поединки самцов и другие взаимодействия с членами популяции, а иногда и с особями иных видов. Самцы некоторых видов насекомых приносят самкам перед спариванием заранее пойманную жертву, другие сами становятся жертвой прожорливых самок, требующих усиленного питания для ускоренного развития яичников.

Спаривание и слияние гамет — необходимое, но далеко не единственное условие продолжения рода. Кроме того, не все оплодотворенные яйцеклетки откладываются самкой и через положенный срок преобразуются во взрослых особей следующего поколения. Формирование и слияние гамет определяют лишь потенциальную плодовитость насекомых. В реальных популяциях в силу возрастных и периодических изменений сексуального состояния партнеров, инбридинга, повторных спариваний, нарушений в соотношении полов и иных причин, связанных со структурой популяции, не все ее члены имеют равные возможности участия в воспроизводстве потомков.

Способы размножения и поиск полового партнера. Сформированные гаметы самца и самки помимо природных различий в специализации и назначении отличаются друг от друга наборами половых хромосом. У большинства насекомых самки гомогаметны, то есть обладают двумя идентичными половыми хромосомами — XX, самцы гетерогаметны (X0 или XY). Впрочем, у бабочек и ручейников отмечены противоположные отношения. Гомогаметные особи продуцируют гаметы, вполне идентичные друг другу, гетерогаметные — двух разных типов, например X- и Y-гаметы.

Хромосомное определение пола происходит в момент слияния гаплоидных пронуклеусов гомо- и гетерогаметных партнеров. Поскольку гаметы первого из них всегда идентичны друг другу (X-гаметы), а второго — различаются по половым хромосомам (X- и Y- или 0-гаметы), то при случайных комбинациях тех и других (X + X или же X + Y

и $X + 0$) соотношение полов в потомстве нормальное: половину составляют самки, половину — самцы.

Таким образом, предопределяется высокая вероятность встречи половых партнеров друг с другом. Лишь у червеца *Icerya purchasi* Mask. и немногих близких видов отмечен гермафродитизм.

Часто происходит вторичное нарушение нормального соотношения полов, связанное либо с дифференциальной смертностью самцов и самок (или гетерогамет), либо с партеногенезом. В отличие от гермафродитизма партеногенез, именуемый также девственным размножением, весьма обычен, уступая по распространенности лишь типичному для насекомых обоеполю (амфимиктическому) размножению. Развиваясь на основе амфимиксиса, партеногенез не требует участия самцов в оплодотворении яиц, которые способны развиваться в гаплоидном состоянии или при имитации оплодотворения. В последнем случае одно из полярных телец, уподобляясь ядру сперматозоида, возвращается к гаплоидному женскому пронуклеусу и, сливаясь с ним, восстанавливает диплоидный набор хромосом. Такого рода автомиктический партеногенез (у палочников и бабочек-мешочниц) противопоставляется сокращенному мейозу (некоторые саранчовые, тли и галлицы), когда выпадение одного редукционного деления при апомиктическом партеногенезе не нарушает исходной диплоидности яйца.

Среди насекомых, размножающихся при участии обоих партнеров, изредка отмечается спонтанный партеногенез. Например, у тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. одно из 10^5 — 10^6 яиц начинает развиваться без оплодотворения, но вскоре гибнет. Лишь в 12 % случаев такие яйца достигают фазы имаго, пол которого может быть либо тем, либо другим (состояние дейтеротокки). При искусственной стимуляции неоплодотворенных яиц этого вида растворами кислот, повышенной температурой или механическими раздражениями они приступают к развитию без оплодотворения, давая, однако, начало только самкам (состояние телитокки).

Для шелководов открытие этого искусственного партеногенеза долгое время представлялось весьма абстрактным — ведь коконы, в которых развиваются самки шелкопряда, в 1,5 раза меньше коконов самцов и имеют более короткую шелковину. Если бы при искусственном стимулировании развивались самцы, то на его основе можно было бы значительно увеличить производство шелка без дополнительных затрат на выкармливание и содержание гусениц. В более поздних исследованиях Б. Л. Астаурова было показано, что для искусственного партеногенеза достаточно нагревания яиц до 46°C в течение 18 мин. Полученные при этом самки константного фенотипа пригодны для формирования полиплоидов, сравнимых по размерам кокона с самцами. Между тем более длительное нагревание (135 мин) яиц до 40°C приводит к нарушению мейоза, а их последующее осеменение двумя сперматозоидами дает самцов константного фенотипа, используемых для получения высокопродуктивных гибридов.

Несколько иной путь избрали японские генетики. Проведя эксперименты по сцеплению с половой хромосомой гена окраски яиц, они предложили устройство, быстро сортирующее яйца по цвету. Затем было проведено сцепление летального гена с половой хромосомой самок. В результате из оплодотворенных яиц шелкопряда развивались только самцы, а самки гибли в процессе эмбрионального развития.

Признавая спонтанный партеногенез нарушением нормы, своеобразным уродством, следует совершенно иначе рассматривать проявления популяционного партеногенеза, возникающего при изоляции самок в период размножения. Например, у пустынной саранчи в этом случае развиваются особи женского пола, поддерживающие существование популяции до встречи с самцами. У австралийской саранчи *Moraba virgo* Lg. самцы вообще неизвестны, и, таким образом, партеногенез становится облигатным. Сходные отношения отмечены у сенокосов, бабочек-мешочниц и многих других форм, амфимиктические популяции которых бывают разобщены с партеногенетическими. Нередко самки партеногенетических популяций вообще утрачивают способность к спариванию с самцами своего вида. Палочники *Bacillus rossii* L. переходят к партеногенезу лишь у северных границ ареала и, продуцируя главным образом самок, изредка (в 1 % случаев) дают начало самцам.

К своеобразному варианту популяционного партеногенеза относятся свойственный тлям, орехотворкам и галлицам циклический партеногенез, предполагающий попеременное чередование обоеполых (амфимиктических) и партеногенетических поколений. У галлиц он нередко сочетается с гемоцельным живорождением и педогенезом, что приводит к смещению сроков созревания яиц на фазы куколки или личинки. Например, у *Heteropeza rugmaea* L. из яиц, отложенных самкой, отраждаются крупные личинки, которые, не линяя, преобразуются в L-воспроизводящих личинок. В яичниках последних формируются многочисленные зародыши, которые, разрывая тело матери, переходят к самостоятельному существованию. Некоторые из них, в свою очередь, продуцируют многочисленных потомков, другие после преобразований окукливаются и дают начало половозрелым самкам и самцам. Это явление (педогенез, или детское размножение) значительно повышает продуктивность исходных особей и вместе с тем служит основой для дифференциации жизненных циклов (см. ниже). Дальнейшее углубление этого способа размножения, по-видимому, завершается полиэмбрионией, свойственной некоторым паразитическим перепончатокрылым и веерокрылым.

Подавляющее большинство перепончатокрылых обладают избирательным партеногенезом, при котором из неоплодотворенных яиц развиваются самцы (состояние арренотокии), а из оплодотворенных — самки (телитокия).

После однократного спаривания с трутнем пчелиная матка выпускает из семяприемника сперматозоиды на откладываемые ею яйца. Из неоплодотворенных гаплоидных яиц развиваются трутни,

из оплодотворенных диплоидных — рабочие особи и матки нового поколения, и этот гаплодиплоидный механизм предопределения пола служит регулятором соотношения самцов и самок в пчелиной семье.

У паразитических перепончатокрылых, используемых в практике биологического метода защиты растений, регуляция пола потомков подвержена разнообразным влияниям, в частности влиянию возраста половых партнеров. Например, у наездника *Campoletis* sp. процент оплодотворенных яиц и соответственно самок нового поколения увеличивается с возрастом матери, а у *Dahlobominus* sp. максимален только после спаривания с молодыми самцами. Девственные самки некоторых Aphelinidae начинают производить только самцов и переходят к производству самок после осеменения. Постепенное сокращение запасов спермы в семяприемниках обрекает стареющих Ichneumonidae на производство самцов.

Близкие механизмы наблюдаются при ускорении темпов откладки яиц крошечными паразитическими хальцидами. Откладывая подряд несколько яиц, они оплодотворяют первое из них, реже — и второе, а на третье яйцо у них не хватает активирующего секрета семяприемников, для восстановления запасов которого требуется время. Обычно эта ситуация возникает при обнаружении самкой сразу нескольких хозяев, впрочем, длительный перерыв в откладке яиц неблагоприятен для *Nasonia* sp. Сформированные ею яйца начинают рассасываться или при недостатке хозяев она откладывает их неоплодотворенными. Добавим, что резкие и длительные изменения температуры приводят к переохлаждению или перегреванию весьма чувствительных к этим воздействиям сперматозоидов, и сохранившие активность самки продуцируют при этом только самцов.

Особенно своеобразны реакции яйцекладущих самок перепончатокрылых на сигнальные воздействия, опосредуемые рецепторами и деятельностью анализаторов. Среди них отметим влияния видовой принадлежности и физиологического состояния хозяев на соотношение полов в потомстве паразита. В частности, *Anastatus disparis* Fonsk. — обычный паразит непарного шелкопряда *Ocneria dispar* L. — дает в потомстве примерно равное число самцов и самок, но только при заражении свежееотложенных яиц хозяина. Заражение более зрелых яиц сокращает долю самок до 5—10 %, а заражение необычных хозяев, например яиц бабочек *Orgia dubia* Taush. или клопов *Eurygaster integriceps* Put., происходит без оплодотворения.

Примечательна зависимость соотношения полов в потомстве наездников рода *Pimpla* от размеров поражаемых ими куколок бабочек. Более крупные куколки хозяев стимулируют оплодотворение откладываемых яиц, более мелкие заражаются неоплодотворенными яйцами. Сходные отношения отмечены у *Tiphia popillivora* Zt., уничтожающих вредоносных личинок японского хруща (*Popillia japonica* L.). Это, в частности, послужило причиной неудачи в интродукции этого паразита из Японии в США, где сроки лёта совпали с периодом пре-

обладания в природе личинок младших возрастов хозяина. При этом почти все потомки энтомофага оказались самцами.

Самки энтомофагов *Dahlebominus fuscipennis* Hbst. и *Nasonia vitripennis* L., например, безразличны к размерам жертвы, характеризуются явным повышением числа неоплодотворенных яиц при повышенной плотности популяции самок своего вида.

Итак, рефлекторные реакции самок наряду с разнообразием способов размножения обеспечивают насекомым различные соотношения полов, ограниченные лишь требованиями воспроизводства и существования популяций. Однако эти соотношения непостоянны и продолжают варьировать в зависимости от дифференциальной смертности особей разного пола и естественного отбора. Поэтому самки многих насекомых нередко оказываются менее защищенными и менее устойчивыми к экстремальным условиям существования и конкуренции за ограниченные пищевые ресурсы.

В экспериментах по совместному заражению хозяев в варианте с тремя паразитирующими личинками процент развивающихся самок был весьма высоким (73,6%), однако при увеличении числа личинок до десяти он заметно сокращался (47,7%) и становился весьма низким (9,8%), если в одном хозяине развивалось 30 личинок паразита одновременно (перезаражение). Нередко это связывается с более быстрым развитием самцов, которые оставляют развивающимся самкам лишь не использованные ими остатки пищи. Впрочем, как представители более активного пола, вынужденные отыскивать менее подвижных самок и преодолевать на пути к ним различные препятствия, самцы многих насекомых гибнут гораздо чаще. Как правило, более яркие, они имеют меньше шансов остаться не замеченными зоркими хищниками. Значение самцов в воспроизводстве потомков существенно уступает значению самок, так как последние часто могут быть оплодотворены немногими или одним и тем же партнером.

Задачи привлечения и выбора полового партнера решаются у насекомых разными способами. При этом важное значение имеет нормальное соотношение полов в популяциях. Вполне понятно, что сосредоточение особей разного пола на ограниченной территории, в частности на предпочитаемых кормовых растениях, а также высокая численность особей содействуют продуцированию большого числа потомков. Роевание самцов комаров, синхронность окрыления поденок в определенное время суток, сосредоточение не питающихся в фазе имаго оводов на возвышенных участках местности, по-видимому, объясняется именно этими причинами.

Весьма интересны примеры биологии размножения некоторых паразитических перепончатокрылых и жуков заболонников. Так, представители рода *Aphelinus* до наступления половой зрелости ведут паразитический образ жизни в червцах рода *Diaspidiotus*, однако только самки питаются их тканями и, в свою очередь, становятся жертвами или избранницами самцов. Нередко окрылившиеся самцы *Telenomidae*, паразитирующие в яйцах клопов, дожидаются появле-

ния на свет самок и сразу спариваются с ними, а самцы наездников *Exenterus* совершают брейющие полеты над подстилкой сосновых лесов, где в коконах рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) заканчивают развитие самки.

Все же лишь немногие насекомые приступают к спариванию сразу после окрыления или линьки на имаго. Наряду с перечисленными паразитами этой способностью обладают бабочки-шелкопряды, коконопряды и волнянки, а недолговечные самцы лакового червеца (*Laccifer lacca* Kerr.) спариваются с незрелыми самками, у которых к этому времени развиваются только вагина и семяприемник.

Обнаружив пригодное для заселения дерево, заболонники рода *Dendroctonus* выделяют агрегационные феромоны, привлекающие особей обоего пола для совместного освоения субстрата. Далее, накопив необходимые для созревания яиц резервы, самки привлекают самцов специфическими половыми феромонами, синтезируемыми на основе воспринятых при питании веществ. Однако, если привлеченных самцов становится слишком много, самки продуцируют иные летучие соединения, действующие на самцов как репелленты.

В поисках полового партнера насекомые руководствуются показаниями органов чувств, находя и опознавая желаемые источники визуальных, акустических и ольфакторных стимулов. Значение последних особенно велико в организации сексуального поведения бабочек и жуков. Выделяемые ими феромоны типа непредельных спиртов и их производных или жирных кислот и фенолов идентифицированы для нескольких сотен видов и с успехом применяются на практике в целях выявления карантинных объектов и дезориентации самцов вредных видов. Наряду с привлекающим действием они стимулируют созревание девственных самок, содействуют развитию восприимчивости, а нередко и повышению плодовитости. Кроме того, феромоны, как и тактильные стимулы, позволяют удостовериться в правильности выбора полового партнера и его готовности к спариванию. Обмениваясь специфическими сигналами, роль которых могут выполнять и звуковые посылки сверчков, и вспышки света у жуков-светляков, и демонстрация глазчатых пятен на крыльях бабочек-бархатниц, самцы и самки насекомых проявляют своеобразный стереотип сексуального поведения.

Например, у двукрылых самец вибрирует крыльями и принимает характерные позы, приближается к самке и совершает вместе с ней брачный танец. Время от времени самец пытается взобраться на самку. Обычно это удается не сразу в связи с отрицательными реакциями самки, которые проявляются в маневрировании, отдельных толчках и ударах, наносимых самцу.

Соотношение отдельных актов и их последовательность строго закономерны, но меняются в зависимости от сексуального состояния особей. В конечном счете самец покидает ранее оплодотворенную самку, уже утратившую восприимчивость, или продолжает брачный ритуал, длительность которого повышает восприимчивость девственницы.

Конечный акт стереотипа сексуального поведения — спаривание и введение сперматозоидов в половые пути самки. Впрочем, у богомолов и некоторых кузнечиков спаривание завершается поеданием части сперматофора или выполнившего свои функции самца.

Широкое разнообразие актов и форм сексуального поведения насекомых, видимо, служит барьером для межвидовых спариваний. Тем не менее при насыщении атмосферы запахом половых феромонов самцы нередко пытаются спариваться с самками близких видов и даже друг с другом, однако гомосексуализм отмечен только у постельных клопов. Отличаясь своеобразным травматическим осеменением, при котором сперматозоиды вводятся через покровы тела самки, эти насекомые могут осеменять и других самцов. Полагают, что травматическое осеменение помогает самкам выжить при длительном голодании, так как поступившие в полость ее тела сперматозоиды могут фагоцитироваться. В обычных условиях они сохраняются после травматического осеменения в органе Берлезе, топографически не связанном с половым аппаратом, и затем по гемолимфе проникают в овариолы к сформированным яйцам. Оплодотворение яиц непосредственно в овариолах отмечено также у червецов, веерокрылых и некоторых других насекомых, отличающихся живорождением.

У подавляющего большинства насекомых сперматозоиды поступают в семяприемник и выходят из него при движении яйца по медиальному яйцеводу. Возбуждая расположенные в его стенках рецепторы, яйцо провоцирует выведение спермы и при этом ориентируется таким образом, что его микропиллярное отверстие располагается непосредственно у протока семяприемника. У паразита *Dahlebominus* sp. проходящее по яйцеводу яйцо распрямляет колено протока, выпуская из него каждый раз по одному сперматозоиду.

Несмотря на нередкие повторные спаривания, полиспермия нехарактерна для насекомых, хотя у палочников и поденок в яйцо проникает по несколько сперматозоидов. При спаривании самки с несколькими самцами гаметы от разных партнеров имеют различные шансы на участие в оплодотворении яиц. Обычно определенными преимуществами обладает сперма первого из них, но у гигантских клопов-белостоматид, самцы которых вынашивают на себе отложенные самкой яйца, имеются определенные «гарантии отцовства». Помещая яйца на последнего из партнеров, самка использует для оплодотворения только последнюю порцию полученной ею спермы.

Выбор мест для откладки яиц. Вслед за оплодотворением сформированных яиц самка выбирает подходящий для их откладки субстрат. При этом она прежде всего обеспечивает потребности своих потомков, нередко принося им в жертву собственные интересы, а иногда и жизнь.

Капустных белянок (*Pieris brassicae* L.) в период откладки яиц привлекает зеленый фон, а самки кровососущих комаров в это время стремятся к водоемам. Лишь редкие насекомые просто разбрасывают

свои яйца, не заботясь об их дальнейшей судьбе, другие в отсутствие подходящего субстрата растворяют их в овариолах.

При выборе мест откладки яиц самки руководствуются окраской и размерами будущего жилища личинок, текстурой поверхности яиц, но главным образом вкусом и запахом субстратов. Летучие терпены хвойных пород аттрактивны, например для заболонников и короедов, и действуют как синергисты совместно с продуцируемыми ими феромонами. Однако эти же соединения привлекают паразитических жуков-пестряков или мух-зеленушек. Самки перепончатокрылого *Aphytis melinus* Вг. при откладке яиц руководствуются половыми феромонами *Aonidiella aurantii* Scop., а муха *Coleindamyia auditrix* L. воспринимает пение цикад, на которых откладывает яйца.

Многие стрекозы и некоторые перепончатокрылые погружаются в воду, отыскивая подходящие подводные растения или водных насекомых — потенциальных хозяев паразитических личинок. Мухи-жужжала откладывают яйца в полете, временами касаясь земли в тех местах, где сосредоточены кубышки с яйцами саранчовых, а оводы буквально выбрызгивают своих потомков в глаза, уши и ноздри млекопитающих животных.

Казалось бы, некоторые мухи-тахины, рассеивающие крошечные яйца на листьях растений, пренебрегают пищевыми потребностями своих личинок, паразитирующих в кишечнике гусениц бабочек. Однако эти гусеницы, обгрызая листву, получают вместе с ней яйца паразитов и таким образом заражают сами себя.

Примечательно поведение мухи *Dermatobia hominis* L., личинки которой вбуравливаются в кожу человека и млекопитающих животных. Поймав комара или другое кровососущее двукрылое насекомое, самка вскоре отпускает его, но с прикрепленными к нему яйцами. Когда комар опускается на кожу животного, из этих яиц сразу вылупляются личинки и внедряются в тело хозяина.

Самки жуков-навозников, в частности представители подсемейства *Coprinae*, обладающие только одной овариолой яичника, помещают свое единственное яйцо в специально подготовленную навозную «грушу» и закапывают ее в землю. Монотонно продуцирующие яйца царицы термитов и муравьев сначала производят особей, которые строят сложные гнезда и охраняют их. Оберегая будущих потомков от превратностей самостоятельного существования, самка паразитических перепончатокрылых нередко избегает ранее зараженных хозяев или, наоборот, использует их в первую очередь, чему способствуют имеющиеся в их покровах отверстия и ослабленность защитных реакций (клептопаразитизм). Предотвращая инкапсуляцию яиц клетками гемолимфы и соединительной ткани хозяев, самка нередко вводит яйцеклад в ганглии нервной системы, защищенные от гемоцитов.

Своеобразные реакции присущи самкам насекомых-фитофагов. Например, стеблевого мотылька *Ostrinia nubilalis* Нб. отпугивает запах уже поврежденных растений, и многие самки избегают отклады-

вать яйца, когда есть следы посещения другими самками, в частности, уже отложенные ими яйца. Примечательно, что на листьях некоторых растений имеются вздутия и бугорки, имитирующие кладки яиц и, таким образом, защищающие их от «повторного заражения».

Обычно насекомые приклеивают яйца к поверхности избранных субстратов секретом придаточных желез, который также препятствует испарению влаги и склеивает мелких паразитов — яйцеедов. Многие насекомые покрывают кладки яиц щитками и коконами, а часто собственными экскрементами или ядовитыми волосками со своего тела.

Ядовитыми для хищников бывают и сами яйца; иногда они имеют защитную окраску и рисунок. Самки некоторых видов тараканов помещают свои яйца в оотеки — своеобразные футляры, а самки саранчовых — в кубышки, образованные цементирующимся секретом желез. Во избежание затопления или контакта с абсорбирующими влагу субстратами яйца, например, златоглазок снабжены длинными стебельками, возвышающимися их над поверхностью, или специальными органами — гидропиле, регулирующими водообмен.

Нередко отложенные яйца охраняют сидящие на них самки (ухвертки, жуки-щитоноски, некоторые клопы и др.), причем некоторые перепончатокрылые при этом особенно агрессивны в отношении приближающихся хищников.

Выраженная забота о потомстве обычно сочетается с относительно низкой плодовитостью, и, наоборот, насекомые, не охраняющие своих потомков, производят их в большем числе. Так, некоторые тли формируют единственное «зимующее» яйцо и сами становятся его оболочкой. Самки землянично-малинного цветоеда (*Anthonomus rubi* Hbst.) откладывают по одному яйцу в бутоны земляники и производят за свою жизнь не более сотни потомков. «Царица» термитов продуцирует ежедневно до 30 000 яиц, по одному за 2—3 с, и за 20 лет жизни способна отложить многие миллионы яиц. Матка пчел образует за три года около 600 000 яиц, а яблонный цветоед (*Anthonomus pomorum* L.) — лишь 22—84 яйца в течение всей жизни.

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

Яйцо. Для насекомых характерны относительно крупные, богатые желтком яйца. Развиваясь в полости овариолы и испытывая давление ее стенок, они несколько вытягиваются в длину, утрачивая характерную для яиц членистоногих округлую форму. У бабочек и некоторых клопов они становятся округлыми вторично.

Яйца насекомых разнообразны по форме и размерам (рис. 141). Наиболее крупные из них достигают 15 мм в длину (у пчелы *Xylocopa*), а самые мелкие не превышают 0,05 мм. Они варьируют от 1,35 % длины тела самки (микротипические яйца мух-тахин) до 44 и даже до 70 % (зимующие яйца тлей). У тараканов и прямокрылых яйца уплощены с вентральной и выпуклы с дорсальной стороны раз-

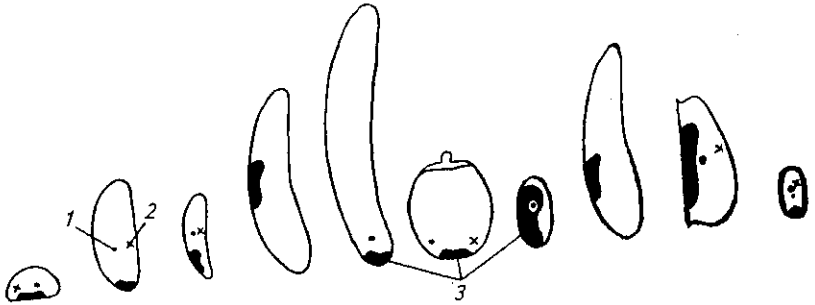


Рис. 141. Форма яиц насекомых:

1 — ядро яйца; 2 — полярное тельце; 3 — зародышевая полоска

вивающихся в них эмбрионов, а у двукрылых и перепончатокрылых дорсальная сторона яйца вогнута, а вентральная выпукла.

Плотная скорлупа яйца — хорион, секретируемый фолликулярными клетками, — двухслойная, пронизана системой воздухоносных полостей и функционирует по принципу трахейных жабр, или пластрона (рис. 142). Очевидно, способность к абсорбции кислорода из водной и воздушной сред особенно важна при периодическом затоплении яиц при обильной росе. Изредка под хорионом отлагаются слои воска и дополнительная кутикула. Яйца насекомых некоторых живородящих и паразитических форм вообще лишены хориона или сбрасывают его в начале развития.

Защищенное хорионом яйцо выделяет собственную, проницаемую для жидкостей и газов желточную оболочку. По-видимому, она сравнима с вителлиновой мембраной, формирующейся при оплодотворении и препятствующей проникновению избыточных сперматозоидов. Яйцо представляет собой гигантскую специализированную клетку, густо и равномерно заполненную гранулами желтка. Лишь на его периферии, непосредственно под желточной оболочкой, остается свободный от желтка слой цитоплазмы — периплазма, связанная тончайшими тяжами с околядерным скоплением цитоплазмы в глубине яйца (см. рис. 138).

У многих других животных, в частности у кольчатых червей, распределение желтка, напротив, неравномерно. Концентрируясь в нижней вегетативной половине яйца, желток оставля-

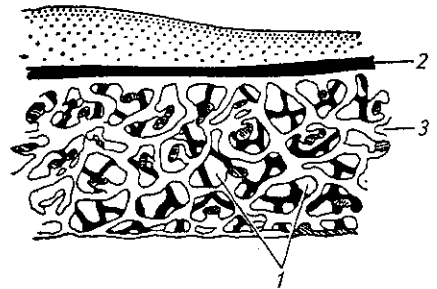


Рис. 142. Ультраструктура хориона яйца (по Hinton, 1981):

1 — воздухоносные полости; 2 — экзохорион; 3 — эндохорион

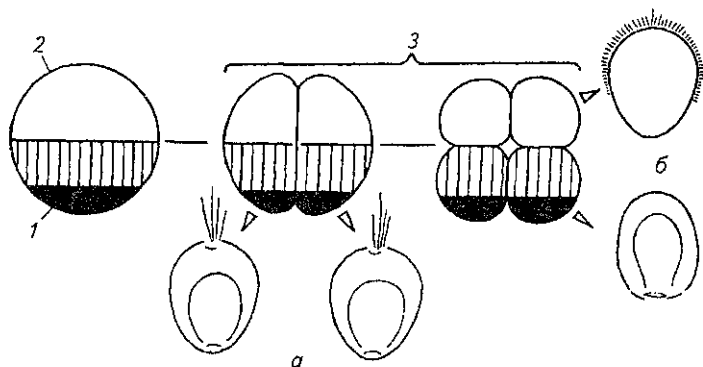


Рис. 143. Проявления анимально-вегетативной полярности яйца кольчатых червей:

a, б — соответственно нормальные и уродливые личинки; *1, 2* — соответственно вегетативный и анимальный полюс; *3* — дробление

ет свободной верхней, анимальную, половину, создавая анимально-вегетативный градиент в распределении желточных гранул, а также в свойствах яйца. Например, верхний, анимальный, полюс (рис. 143), обычно отмеченный положением полярных телец, служит очагом метаболических процессов, и именно здесь впоследствии зарождаются многие формообразовательные процессы, например формируется головной конец эмбриона. Противоположный, вегетативный, полюс яйца отличается иными признаками, в частности развитием процессов гаструляции и формированием заднего конца тела. Исходная анимально-вегетативная полярность яйца совпадает с главной осью тела развивающегося организма и предопределяет ход и направление основных процессов формообразования.

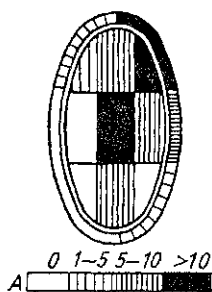


Рис. 144. Топография важнейших событий в сформированных яйцах насекомых:

A — шкала частот событий; *цифры* — число наблюдаемых вариантов в пределах класса

У насекомых сколько-нибудь явных проявлений анимально-вегетативной полярности яйца не обнаружено, и все градиенты его свойств направлены от центра к периферии. Положение полярных телец здесь непостоянно, хотя чаще всего они выделяются близ переднего полюса на дорсальной стороне эллиптического яйца (рис. 144). Лишь при сопоставлении ориентации всех основных формообразовательных процессов у примитивных ногохвосток (и членистоногих других групп) с соответствующими процессами у щетинохвосток и прочих насекомых можно признать продольную ось их яиц гомологичной оси полярности (оси анимально-вегетативного градиента) у тех организмов, где прояв-

ления ее очевидны. Таким образом, сравнивают самый общий план формообразования у насекомых и животных других групп (рис. 145).

Эмбриональное развитие. Эмбриональное развитие животных начинается дроблением яйца и формированием множества клеток, объединенных в бластулу. Далее происходит гастрюляция, ведущая к обособлению зародышевых листков (эктодермы, мезодермы и энтодермы), и оформляющийся зародыш начинает сегментироваться.

Несколько позднее появляются зачатки отдельных органов. Их развитие и дифференциация (органогенез) продолжают до вытупления из яйца. С началом свободного существования период эмбриогенеза заканчивается и сформированный организм вступает в период постэмбриональных преобразований, длящихся до наступления половой зрелости.

Формирование зародыша. Мелкие округлые яйца ногохвосток, сформированные в лишенном овариол яичнике, подвергаются полному (тотальному) дроблению. При этом тело яйца последовательно дробится на 2, затем на 4, 8, 16, 32 клетки-бластомеры (рис. 146). Те из них, которые впоследствии дадут начало вспомогательным, внезародышевым структурам (обслуживающим зародыш), группируются точно так же, как у кольчатых червей, по принципу спирального дробления. Другие располагаются по принципу двусторонней симметрии в соответствии с планом строения формируемого ими зародыша. Примечательно, что в пределах отряда ногохвосток наблюдается постепенный переход от полного дробления к поверхностному. Этот переход определяется расхождением ритмов деления ядер и цитоплазмы.

При типичном поверхностном дроблении, свойственном насекомым, тело яйца вообще не дробится на бластомеры, и размножающиеся в нем ядра лишь впоследствии приобретают вокруг себя стенки клеток. Таким образом, на примере ногохвосток прослеживаются общие тенденции преобразований эмбриогенеза кольчатых червей и членистоногих.

Дальнейшие деления бластомеров у ногохвосток приводят к образованию периферического слоя мелких клеток, облегающих центральную массу более крупных, иногда сливающихся друг с другом бластомеров.

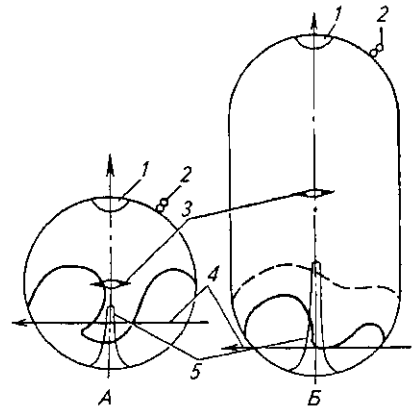


Рис. 145. Сопоставление координат формообразования в яйцах ногохвосток (А) и щетинохвосток (Б):

1 — дорсальный орган; 2 — полярные тельца; 3 — веретено первого деления; 4 — морфологические оси яйца и зародыша; 5 — борозда вентрального изгиба

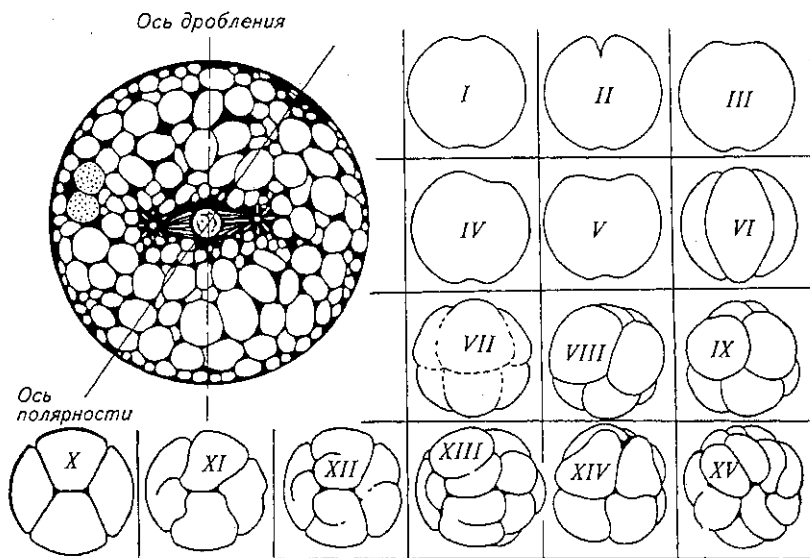


Рис. 146. Строение и последовательные стадии дробления (I—XV) яйца ногохвосток

Первым признаком оформления тела зародыша служит зародышевая полоска, образованная направленной миграцией и концентрацией периферических клеток в вегетативном полушарии яйца. Охватывая полукольцом его вегетативный полюс, она имеет явственные головные доли и туловище (протокорм), а несколько позже разделяется на сегменты. Продолжая дифференцироваться, зародыш ногохвостки перегибается на вентральную сторону посредством глубокой борозды вентрального изгиба, и после выделения зародышевых листков в нем начинают формироваться органы (рис. 147). Не касаясь отдельных аспектов эмбриологии этих весьма своеобразных членистоногих, по многим признакам близких к многоножкам, выделим на схеме (см. рис. 145) лишь те из них, которые существенны для последующего сравнения с насекомыми.

Положение ядра (синкариона) в яйце насекомых предопределяет положение центра дробления, в котором зарождаются первые митозы. Формирующиеся здесь ядра дробления остаются связанными друг с другом тяжами плазмы. Их потомки, продолжая делиться, постепенно расходятся к периферии, и обычно после седьмого синхронного деления большая часть образовавшихся при этом 128 ядер достигает периплазмы. При следующих митозах они проникают в периплазму и окружаются клеточными стенками. В результате на поверхности желтка формируется бластодерма — однослойный клеточный эпителий, но некоторые ядра остаются в его глубинах как первичные жел-

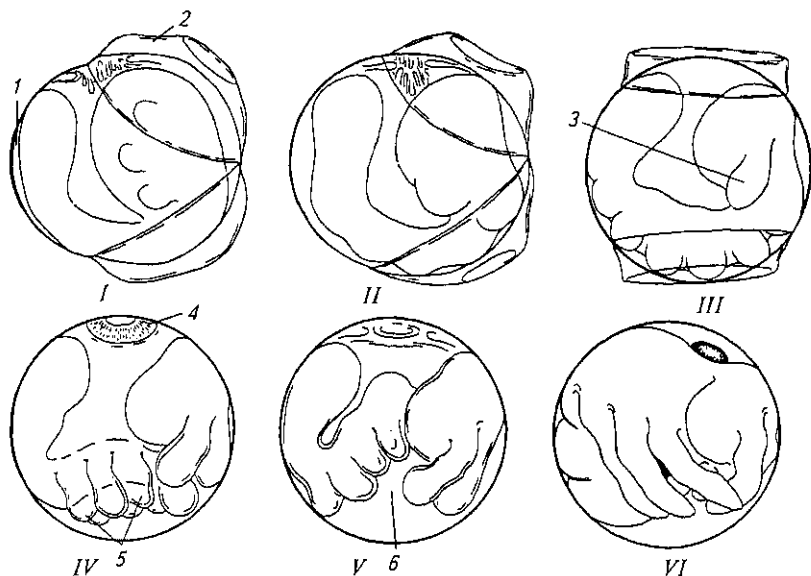


Рис. 147. Дифференциация и вентральное изгибание зародышевой полоски ногохвосток:

1 — эмбриональная кутикула; 2 — лопнувший хорин; 3 — антенна; 4 — дорсальный орган; 5 — ноги; 6 — вентральное изгибание; I—VI — стадии развития

точные клетки — вителлофаги (рис. 148). Таким образом достигается состояние бластулы, которая в данном случае при поверхностном дроблении именуется перибластулой.

В центробежной миграции ядер к периферии, сопровождаемой ритмической пульсацией яйца, наступает момент, когда одно из них проникает в расположенный близ заднего полюса яйца центр активации. Влияние этого центра определяет ход последующих процессов формообразования, в чем можно убедиться при анализе результатов следующих экспериментов. При перешнуровывании пополам свежее отложенного яйца стрекозы *Platycnemis* (рис. 149) получают зародыш только в заднем изоляте, тогда как передний дегенерирует. В других экспериментах было обнаружено, что при смещении перетяжки назад развитие либо приостанавливается, либо область формирования зародыша ограничивается все более малым задним изолятом.

Однако развитие происходит только в том случае, если в задний изолят успевают проникнуть хотя бы одно из ядер. Если же перетягивающая яйцо петля пройдет позади «центра активации», то результат эксперимента изменяется: развитие зародыша происходит только впереди от петли, в обширном переднем изоляте.

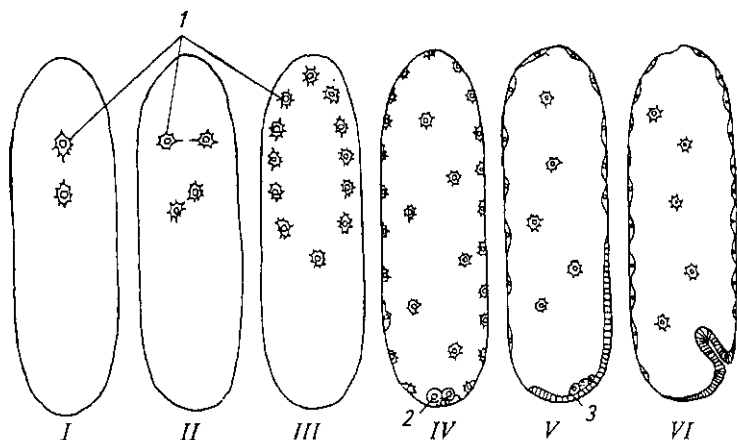


Рис. 148. Дробление яйца (I—III—стадии дробления) насекомых и формирование перибластулы (IV—VI—последовательность формирования):

1 — ядра дробления; 2 — половые клетки; 3 — зародышевая полоска

На ранних стадиях эмбриогенеза ядра генетически однородны. Выжигая пучком ультрафиолетового света сразу после седьмого деления все ядра, кроме одного, можно лишь притормозить, но не нарушить ход развития. Оставшееся ядро, испытав дополнительные митозы, вскоре восстанавливает их набор без видимых последствий для дальнейшего формообразования. Эти эксперименты, проведенные в начале XX в. Ф. Зейделем, привели к открытию еще одного морфоген-

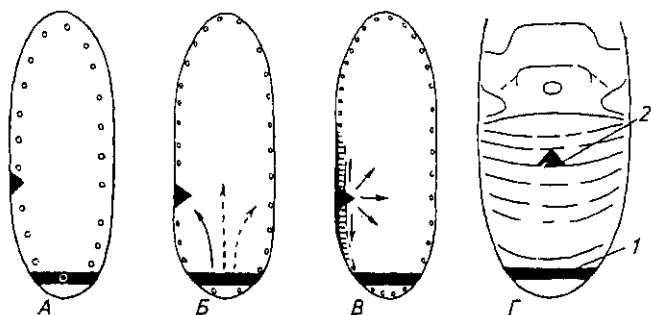


Рис. 149. Роль центра активации и центра дифференциации в раннем эмбриогенезе насекомых:

1 — центр активации; 2 — центр дифференциации; А—Г — последовательность стадий

нетического центра на вентральной стороне яйца стрекозы *Platycnemis* — центра дифференциации, определяющего формирование зародышевой полоски, последовательность выделения в ней сегментов и их дифференциацию.

Приведенное описание выражает состояние, типичное для насекомых, но у паразитических перепончатокрылых, яйца которых не содержат желтка, дробление своеобразно. При первом делении яйцо *Litomastix* раскалывается снизу глубокой бороздкой, не дойдя до экватора, она пересекается бороздой второго деления (рис. 150). Верхняя нераздробившаяся половина, включающая полярные тельца, постепенно разрастается в виде парануклеарного тела вокруг нижней, интенсивно дробящейся половины. Когда число эмбриональных клеток в ней достигнет 200—250, некоторые на них приобретают веретеновидную форму и разделяют зародыш на дробящиеся фрагменты по 15—20 клеток. Продолжая делиться, эти фрагменты, в свою очередь, распадаются на отдельные группы клеток, и процесс, многократно повторяясь, приводит к образованию громадного числа отдельных частей — будущих личинок паразита. Между тем парануклеарное тело становится органом, проводящим питательные вещества из гемолимфы хозяина. Благодаря этому явлению, называемому полиэмбрионии-

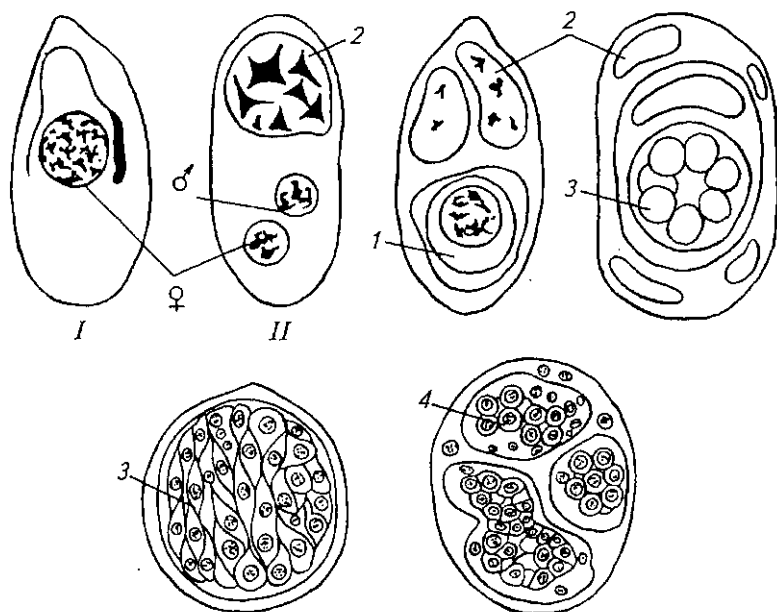


Рис. 150. Полиэмбриония перепончатокрылого *Litomastix*:

I, II — соответственно осеменение и созревание яйца; 1 — зигота; 2 — парануклеарное тело; 3 — дробление яйца; 4 — обособление зародышей

ей, исходная продуктивность материнской особи увеличивается в сотни и тысячи раз; оно отмечено по меньшей мере у 30 видов.

Обычно делящиеся ядра генетически однородны, но у галлицы *Wachtliella* после третьего деления одно из ядер проникает в плазму заднего полюса и в дальнейшем приобретает собственный ритм митозов. При следующем (четвертом) делении семь ядер, оставшихся за пределами этой области, подвергаются элиминации хроматина и впоследствии формируют бластодерму. Когда эти ядра достигают периферии яйца, в них вновь происходит элиминация хроматина, но только в тех яйцах, которые развиваются в самцов. В результате исследований были выявлены факторы элиминации, противоположные свойствам заднего полюса, где впоследствии формируются крупные клетки полового зачатка.

Таким образом, уже после третьего деления ядра дифференцируются в зависимости от их положения в яйце, но для большинства насекомых характерна более поздняя дифференциация ядер, наступающая при выходе их в периплазму. При этом дифференциация ранее однородных ядер происходит за счет неоднородности цитоплазмы в разных местах периплазмы.

Например, в яйцах мух периплазма с самого начала представляет собой мозаику predetermined зачатков и зон развития органов (рис. 151). Повреждая до начала дробления ту или иную зону, можно вызвать дефекты определенных органов и структур. Таким образом, основные процессы дифференциации клеток и образуемых ими тканей и органов predetermined или детерминированы до начала развития, еще в ходе оогенеза. Из этого, однако, не следует, что судьба ядер, вышедших в определенную зону периплазмы, не может быть изменена в процессе развития и что все вызванные дефекты не регулируются. В опытах с центрифугированием яиц комара *Chironomus* в зависимости от их положения в поле искусственно созданной силы тяжести возможно появление уродцев с непропорционально крупной головой, с двумя брюшными отделами или вообще лишенных головы (рис. 152).

В еще большей мере способность к регуляции проявляется в яйцах стрекоз, прямокрылых, некоторых клопов и других насекомых. Например, получение двух гармонично развитых, но соответственно уменьшенных эмбрионов-двойников в одном яйце здесь достигается с большей легкостью, чем у высших двукрылых, а в приведенном выше описании полиэмбрионии сам факт ее существования обязан регуляции. Следовательно, противопоставление детерминированного и ре-

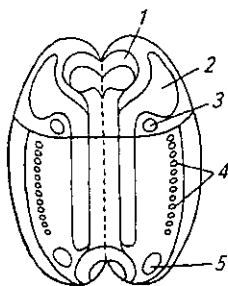


Рис. 151. Карта расположения зачатков в яйце дрозофилы до дробления:

1 — передняя кишка; 2 — головной мозг; 3 — слюнные железы;
4 — сегменты тела; 5 — задняя кишка

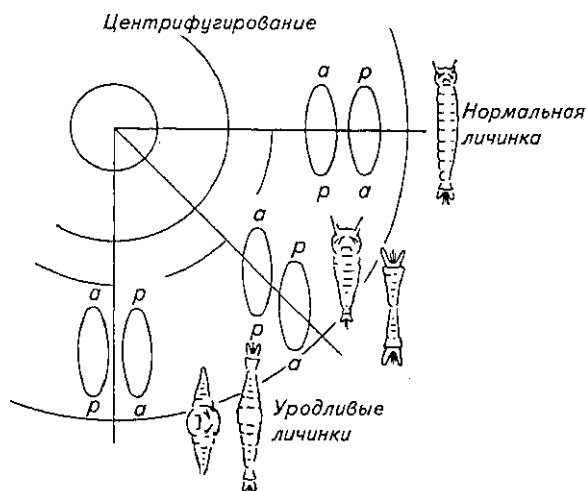


Рис. 152. Результаты экспериментов по центрифугированию яиц *Chironomus*:

a — передний полюс яйца; *p* — задний полюс

гулятивного развития насекомых не лишено смысла. Различна лишь степень проявления способности к регуляции, например у сверчков она больше, чем у мух.

Однако изучение генетических нарушений развития и мутаций, проявляющихся на самых ранних стадиях развития, показало, что они зависят лишь от материнского генотипа, под контролем которого осуществляется оогенез. Генотип самого зародыша, объединяющий свойства обоих родителей, проявляется позже, в дифференциации клеток бластодермы и в органогенезах. С этим положением вполне согласуются факты развития энуклеированных (лишенных ядер) и впоследствии дегенерирующих яиц, в которых происходят «дробление» безъядерных плазматических островков, их выход на периферию, а иногда и концентрация в некое подобие зародышевой полоски.

Сходные результаты могут быть и при скрещивании особей с несовместимыми генотипами: ранние стадии развития не требуют непосредственного участия ядер и содержащейся в них генетической информации. Не следует, однако, считать, что в этот период генетическая информация вообще не имеет значения: ведь формирование яйца со всеми его свойствами происходит при непосредственном участии и под контролем ядра ооцита, точнее, его генов, представляющих собой генотип матери. Эти свойства, весьма важные для ранних стадий эмбриогенеза, служат проводниками генетической информации, своеобразными посредниками между ядром ооцита и дифференцирующимися впоследствии ядрами клеток зародыша.

После оформления бластодермы начинается концентрация ее клеток в зародышевую полосу, которая, как и у ногохвосток, имеет зачатки головных долей и туловища. В этот момент влияние возбужденного центра активации, распространяясь по яйцу, достигает центра дифференциации, который индуцирует волны судорожных сокращений желтка. При этом желток оттягивается от хориона и высвобождается пространство, необходимое для закладки зародышевой полоски.

В исходном для насекомых состоянии зародышевая полоска, как и у ногохвосток, закладывается на заднем полюсе яйца, но затем погружается в желток, в формирующуюся амниотическую полость. У щетинохвосток *Machilis* и *Petrobius* формирующиеся амниотические складки (рис. 153), нависая над зародышевой полоской, не смыкаются друг с другом, и ограничиваемая ими полость остается открытой. Однако гораздо чаще складки срастаются над эмбрионом, изолируя его от периферии двумя эмбриональными оболочками: внешней — серозой и внутренней — амнионом (рис. 154). Погружение зародышевой полоски в желток сопровождается формированием вентрального изгиба, как у ногохвосток. Оставаясь в глубине желтка, зародышевая полоска подвергается сегментации и через некоторое время возвращается на поверхность, занимая постоянное положение на вентральной

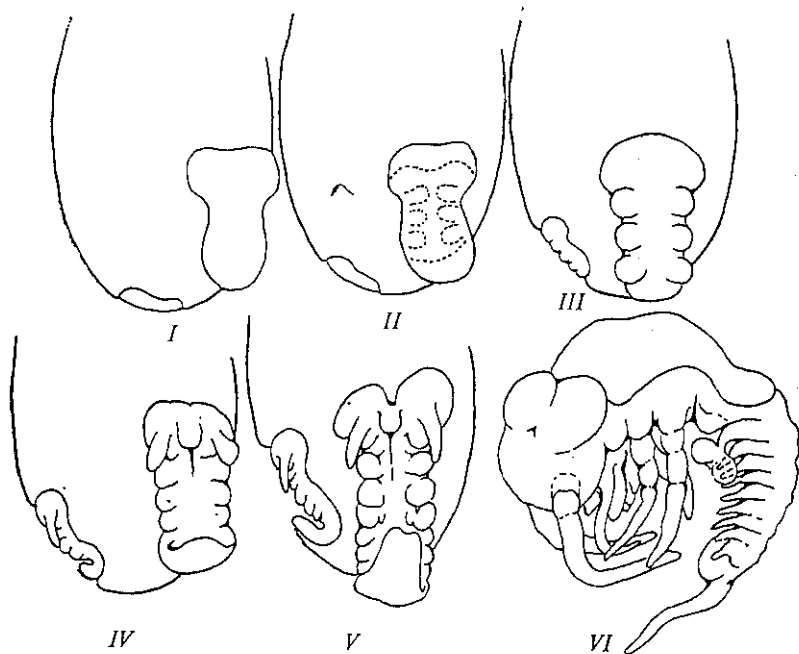


Рис. 153. Бластокинез щетинохвостки *Petrobius*:
I—VI — последовательность стадий

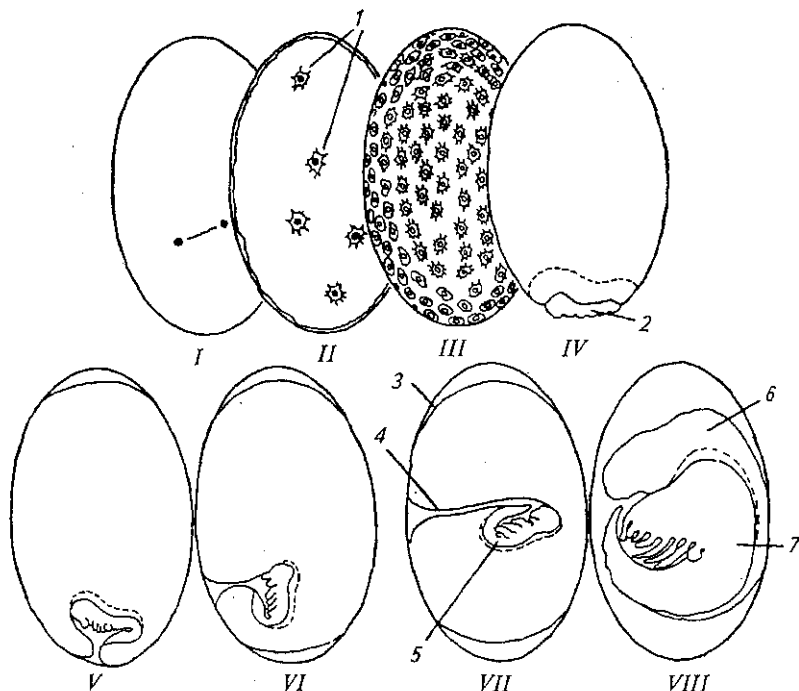


Рис. 154. Блостокинез (I—VIII последовательность стадий) и формирование зародышевых оболочек у щетинохвостки *Lepisma* (по Шарову, 1953):

1 — вителлофаги; 2 — зародышевая полоска; 3 — сероза; 4 — амнион; 5 — амниотическая полость; 6 — желток; 7 — обрастание желтка зародышем

стороне яйца. Это перемещение зародыша, названное блостокинезом (лат. *blastos* — зародыш, *kinesis* — движение), весьма характерно для насекомых и, видимо, связано с необходимостью изменения исходного положения зародыша в удлиненных и обогащенных желтком яйцах (рис. 155). Выход зародышевой полоски на вентральную сторону яйца значительно сокращает последующие процессы обрастания желтка ее стенками. В противном случае эти процессы проходили бы от заднего полюса яйца к переднему, по наиболее долгому пути.

У многих, более совершенных насекомых зародыш с самого начала закладывается в задней вентральной области яйца и блостокинезы существенно ограничиваются. У высших двукрылых и перепончатокрылых блостокинезы вообще редуцированы, так как оформляющаяся зародышевая полоска с самого начала занимает положение на вентральной стороне яйца. Приведенная трактовка эволюционных преобразований положения зародыша в координатах яйца, начиная с состояния кольчатых червей, иллюстрируется схемой, представленной на рисунке 156.

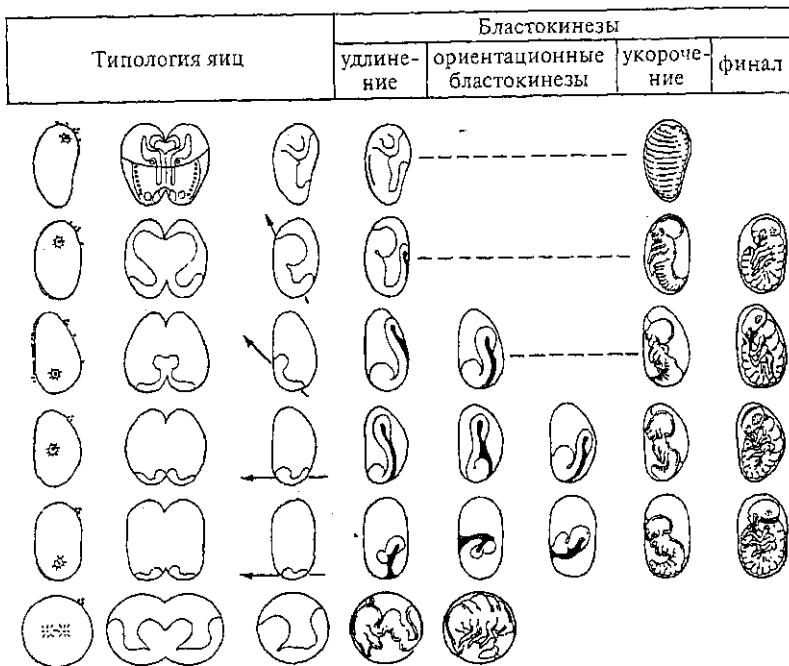


Рис. 155. Разнообразие бластокинезов у насекомых

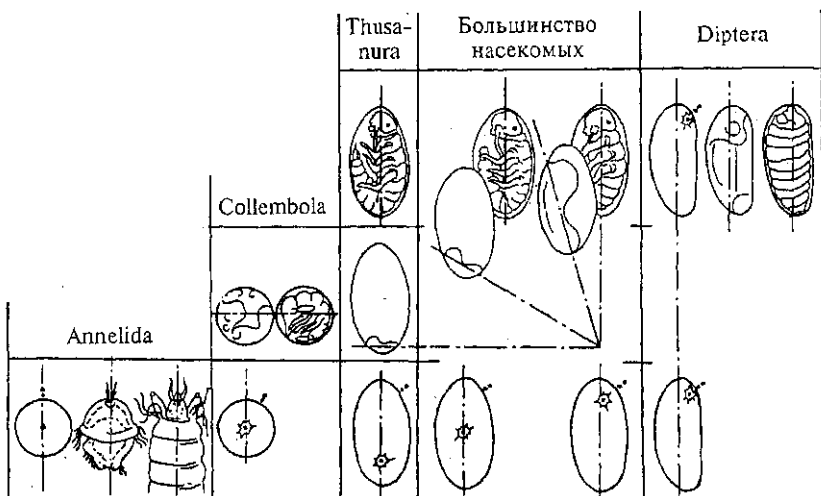


Рис. 156. Эволюция положения зародыша в координатах яйца

Указанному ходу преобразований положения зародыша отвечает пополнение морфогенетических потенциалов периплазмы яйца, которое проявляется следующим образом. При типе короткого зародыша, свойственном яйцам относительно примитивных форм, повреждение участков зародышевой полоски не приводит к развитию дефектов или они проявляются в самой общей форме; при типе длинного зародыша, характерном для яиц двукрылых (рис. 157), нанесенные повреждения вызывают адекватные нарушения. Например, повреждение области зачатка слюнных желез лишает сформированных насекомых этих органов, повреждение зачатка головного мозга приводит к нарушениям в его развитии. Переходу от типа короткого зародыша к

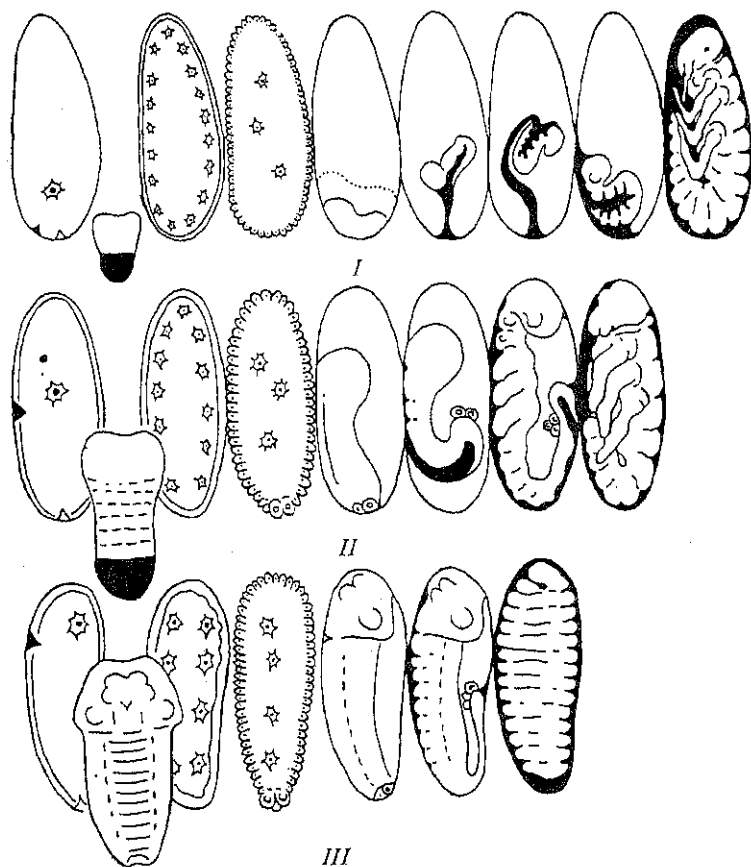


Рис. 157. Морфогенетические типы зародышей у насекомых:
I, II, III — соответственно типы короткого, полудлинного, длинного зародыша

типу длинного зародыша соответствуют пополнение набора детерминированных зачатков, а также последовательная редукция бластокинезов (рис. 158).

В ходе дальнейшего эмбрионального развития зародышевая полоска образует по всей длине продольную первичную бороздку (рис. 159), со дна которой выклиниваются клетки нижнего зародышевого листка — совокупного зачатка мезодермы и энтодермы. Распространяясь под поверхностью, они оформляются в две ленты, подстилающие эктодермальную зародышевую полоску с обеих сторон от бороздки. Ее передний конец, углубляясь в желток в виде слепой трубки, дает начало передней кишке эмбриона — стомодеуму, а задний — задней кишке — проктодеуму (рис. 160).

Эти процессы, сравнимые с гастрულიацией других животных, особенно своеобразны в крупных, заполненных гранулами желтка яйцах перелетной саранчи. В соответствии с разработанной на этом объекте концепцией мультифазной гастрულიации ее *первая фаза* начинается при дроблении с выделения первичных желточных клеток, которые можно сравнить с первичной энтодермой, *вторая фаза* — с появления первичной бороздки. Выделяющиеся из бороздки клетки, оседая на желтке, образуют желточную мембрану — временный эпителий средней кишки эмбриона; *третья фаза*, отмеченная появлением вторичной бороздки, сопровождается выделением клеточных элементов нижнего зародышевого листка, *четвертая фаза* мультифазной гастрულიации состоит в обособлении вторичных желточных клеток, соответствующих вторичной энтодерме. Если принять, что удельный вес

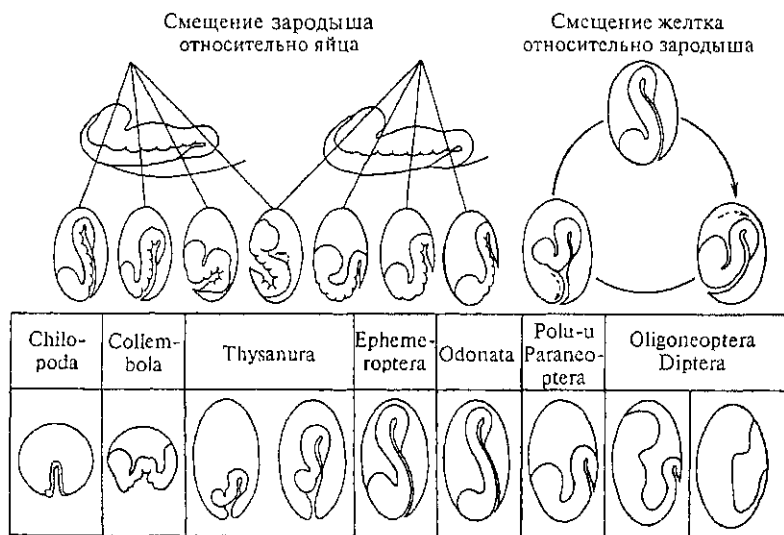


Рис. 158. Редукция бластокинезов у насекомых

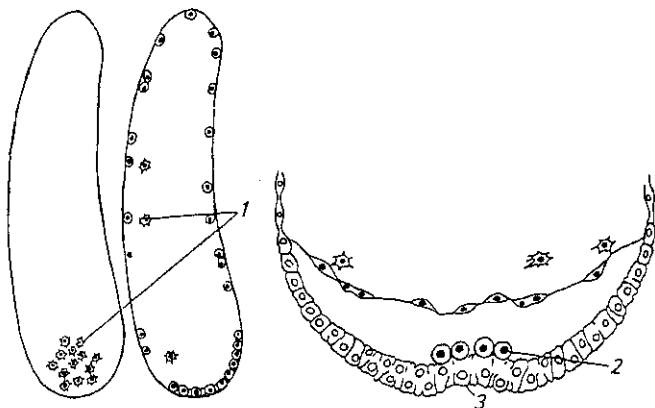


Рис. 159. Первичная бороздка и выделение зародышевых листков у насекомых:

1 — ядра дробления; 2 — мезодерма; 3 — первичная бороздка

и значение каждой фазы не постоянны, а меняются в связи с общими эволюционными преобразованиями эктодермы, мезодермы и энтодермы, то приведенную концепцию можно распространить на весь класс насекомых.

Одновременно с выделением зародышевых листков начинается сегментация. Сначала обособляется сегмент нижней губы, расположенный в области центра дифференциации, затем выделяются сегменты максилл, переднегруди, и процесс сегментации распространяется далее в обоих направлениях. Наряду с появлением межсегментных перетяжек в эктодерме из подстилающих ее лент нижнего листка выделяются мезодермальные сомиты, которые вскоре приобретают замкнутые целомические полости. Однако у термита *Anacanthotermes* сначала обособляются сомиты лабиального, максиллярного и мандибулярного сегментов. Далее выделяются сомиты преантенн, антенн и премандибулярного сегмента, а у палочника *Carausius* формируются также парные сомиты верхней губы (см. рис. 8). Впрочем, у большинства насекомых сомиты верхней губы, преантенн и премандибулярного сегмента не развиваются или чрезвычайно малы.

После выделения головных и челюстных сегментов в зародышевой полоске *Anacanthotermes* происходит обособление четырех туловищных сег-

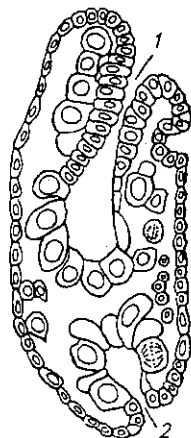


Рис. 160. Образование стомодеума (1) и проктодеума (2)
(по Ивановой-Казас, 1965)

ментов и передними формируется зона нарастания—скопление недифференцированных мезодермальных клеток (рис. 161). Однако впоследствии мезодерма этих сегментов сливается в единую массу, и вторично они обособляются уже после формирования впередилежащих сегментов из зоны нарастания. После образования сомитов оформляются межсегментные границы в эктодерме, и процесс сегментации, распространяясь в область груди и брюшка зародыша термита, завершается выделением одиннадцатого брюшного сегмента.

Последовательность выделения сегментов подчиняется влияниям центра дифференциации, но экспериментальные исследования эмбриогенеза цикадки *Euscelis* выявили более сложную зависимость (рис. 162). Перешнуровывая яйцо пополам на разных стадиях развития, начиная с делений созревания яйца и заканчивая концентрацией бластодермы в головные доли зародыша, удалось установить, что способность заднего изолята к формообразованию приобретает не сразу. В яйце, перетянута до начала дробления, зародышевая полоска не образуется. Однако сходная процедура, проведенная в конце дроб-

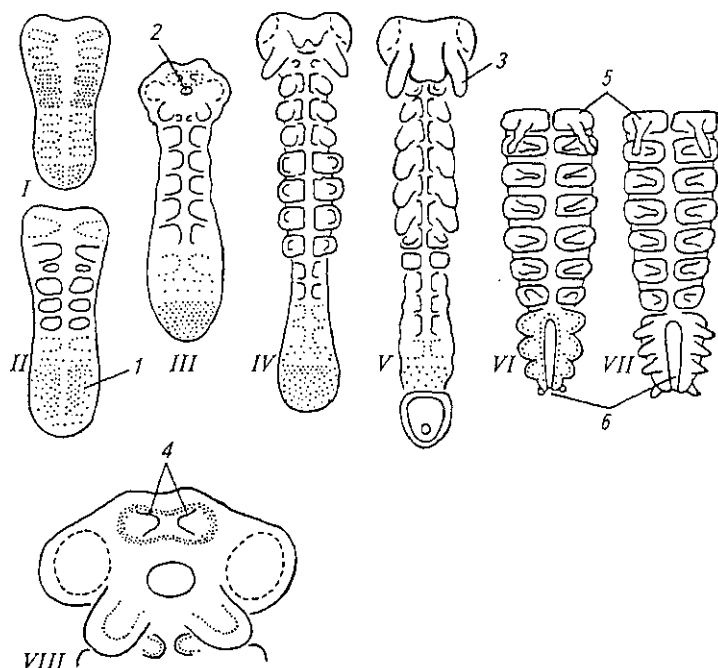


Рис. 161. Сегментация зародышевой полоски термита:

1 — зона нарастания; 2 — стомодеум; 3 — антенны; 4 — верхняя губа; 5 — первый сегмент брюшка; 6 — проктодеум; I—VII — последовательность сегментации; VIII — голова зародыша

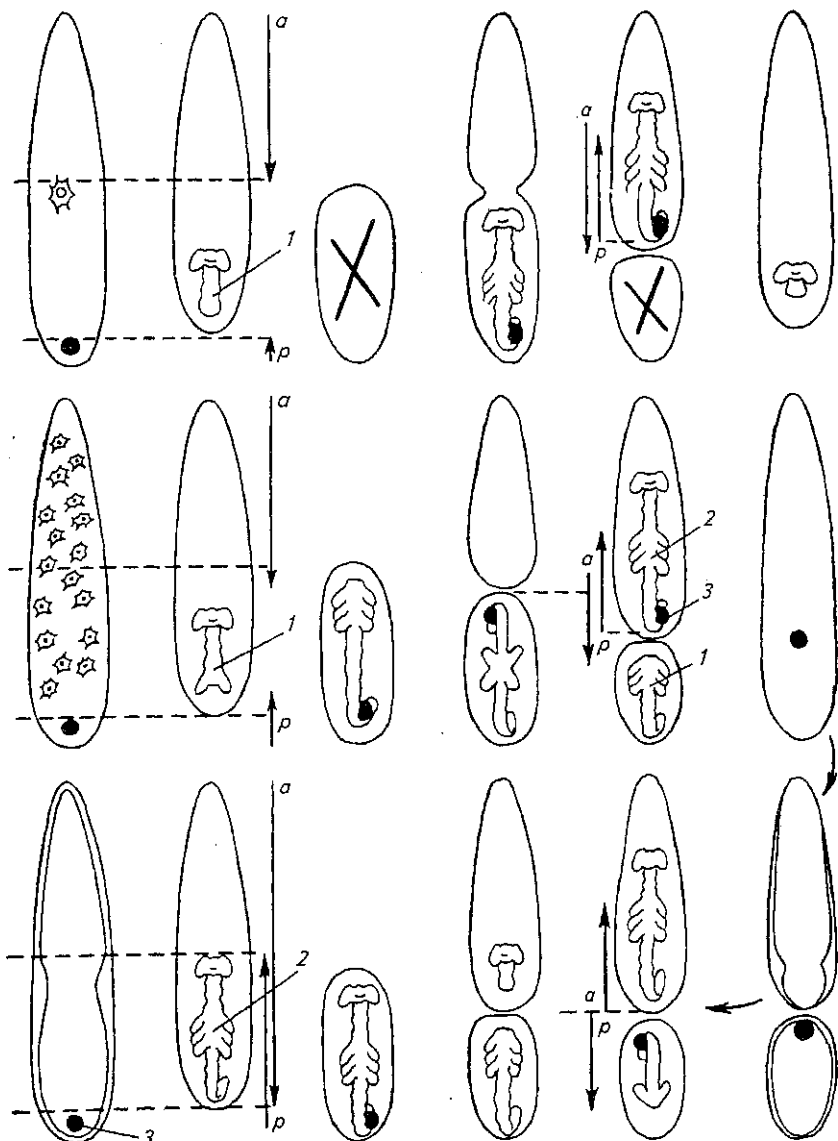


Рис. 162. Взаимодействие факторов переднего (а) и заднего (р) полюсов в экспериментах с цикадкой *Euscelis*:

1 — фрагмент зародыша; 2 — зародыш; 3 — симбионты

ления, приводит к формированию в яйце зародышевой полоски, лишней головы. При еще более поздних воздействиях такого рода в заднем изоляте образуется полноценный, но несколько уменьшенный зародыш.

Приведенные результаты расходятся с данными, полученными для стрекозы *Platycnemis*, которые нельзя объяснить только деятельностью центров активации и дифференциации.

У цикадки *Euscelis* при изоляции заднего полюса яйца, отмеченного присутствием симбиотических организмов, наблюдается следующее. Если такую изоляцию создают до начала дробления, то в переднем изоляте образуется фрагмент головного отдела зародышевой полоски; если в более поздние сроки, то указанный фрагмент пополняется 1—2 сегментами. При оформлении бластодермы передний изолят приобретает способность к развитию полноценного зародыша.

Сопоставляя способности переднего и заднего изолятов к формообразованию, можно предположить, что развитие нормальной зародышевой полоски обеспечивается взаимодействием факторов, исходящих от переднего и заднего полюсов яйца. Это предположение позволяет объяснить результаты экспериментов, в которых изоляции частей яйца предшествовало перенесение симбионтов с окружающей их плазмой во впередилежащие части яйца (см. рис. 162).

Формирование перевернутых зародышевых полосок, зеркально-симметричных дубликаций и фрагментов разного состава вскрыло взаимодействие обоих факторов в более наглядной форме. Оказалось, что до начала дробления фактор переднего полюса контролирует до 60 % длины яйца и продолжает распространяться к заднему полюсу в ходе дробления. Фактор заднего полюса распространяется медленнее: к началу дробления область проявления его деятельности ограничена лишь 10 %.

Таким образом, экспериментальные нарушения эмбриогенеза цикадки свидетельствуют о динамичности отношений и о значительных способностях к регуляциям. Предполагая, что область распространения обоих факторов до начала дробления варьирует у разных видов, можно объяснить результаты многих экспериментов, выполненных на других объектах: в частности, у стрекозы *Platycnemis* — более ранним распространением фактора переднего полюса, который к началу проведения экспериментов уже охватывает все яйцо. В таком случае деятельность центра активации можно свести к проявлению активности только одного фактора заднего полюса.

Рассмотрим органогенезы, происходящие в зародышевых листках и зачатках. Общее представление о природе и генеалогии отдельных тканей и органов насекомого дает схема, приведенная на рисунке 163.

Производные мезодермы. Формирующиеся сомиты стрекозы *Epiophlebia* представлены скоплениями распределенных в один слой клеток мезодермы. Их последующие деления приводят к образованию двухслойных пластинок, и полость, возникающая при их расщеплении, становится полостью целома (рис. 164). При этом вне-



Рис. 163. Генеалогия отдельных тканей и органов у насекомых

шний слой, за счет клеток которого развивается скелетная, соматическая, мускулатура, назван слоем соматической мезодермы, а внутренний, используемый для обслуживания и формирования внутренних, висцеральных, органов, — слоем висцеральной мезодермы.

Головное скопление мезодермы делится на два участка: передний образует парные целомеры верхней губы, задний — целомеры антенн. Кроме целомической мезодермы у заднего края грудных и члестных сегментов развивается первичная медиальная мезодерма. Вместе со вторичной медиальной мезодермой, образованной краями сближенных сомитов грудных сегментов, она используется для создания гемоцитов.

Позднее вентральные стенки грудных целомеров значительно утолщаются, а дорсальные становятся все более тонкими. Наконец они разрываются, полости целомеров и тела объединяются в смешанную

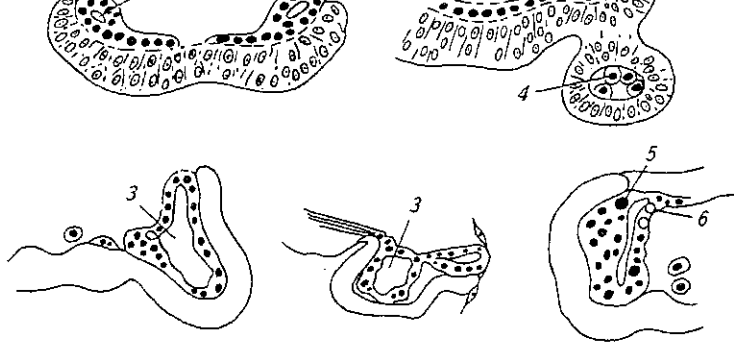


Рис. 164. Формирование целома в сомитах разных сегментов:

1 — мезодерма; 2 — эктодерма; 3 — целом; 4 — мезодерма придатка; 5 — кардиобласт; 6 — половые клетки

полость — миксоцель. В это же время целома верхней губы, распадаясь на отдельные клетки, участвуют в образовании мускулатуры данного придатка.

Дорсальная стенка самого крупного антеннального целома впоследствии поставляет клетки жирового тела, а вентральная стенка позднее преобразуется в аорту. Вместе с клетками миниатюрного премандибулярного целома эта стенка участвует также в образовании мускулатуры стомодеума.

Большая часть клеток распадающихся целома максилл и мандибул формирует челюстную мускулатуру, так же как и вентральные лопасти целома нижней губы. Их дорсолатеральные части наряду с соответствующими частями целома грудных и первых брюшных сегментов становятся висцеральной мезодермой, облекающей желточную массу и участвующей в образовании жирового тела.

Целома брюшных сегментов дольше остаются замкнутыми и помимо висцеральной мускулатуры образуют жировое тело и скелетную мускулатуру. Сплошные сомиты десятого и одиннадцатого сегментов брюшка участвуют в формировании спинного сосуда личинки стрекозы.

При обрастании желтка клетки висцеральной мезодермы разных сегментов тела объединяются в две продольные ленты. Располагаясь по вентральной поверхности массы желтка, по сторонам от средней

линии тела, эти ленты подходят к слепым концам стомодеума и проктодеума. Края лент разрастаются, и вскоре они облекают желток формирующимися продольными и кольцевыми мышцами кишечника. На дорсолатеральных краях целомов седьмого — девятого сегментов брюшка, в том месте, где слой висцеральной мезодермы смыкается с соматической, дифференцируются крупные клетки — кардиобласты. Подходя друг к другу с обеих сторон тела при обрастании желтка, они формируют спинной сосуд, позднее соединяющийся с аортой.

Центральная диафрагма, отделяющая эпиневральный синус от окологидротического, формируется из соматической мезодермы грудных и брюшных сегментов, а дорсальная диафрагма — из клеток соматической мезодермы, расположенных вблизи кардиобластов. Под дорсальной стенкой целомов пятого-шестого сегментов брюшка располагаются первичные половые клетки. Возникая при дифференциации бластодермы на заднем полюсе яйца, они связываются с задним концом зародышевой полоски и вместе с ней погружаются в желток при бластокинезах. Впоследствии они проникают в целомы соответствующих сегментов и входят в состав генитального гребня, образованного висцеральной мезодермой третьего — пятого сегментов. При обрастании желтка этот гребень сближается со спинным сосудом и разделяется на зачаток мезодермальной капсулы с включенными в нее половыми клетками и на зачаток терминального филамента овариолы.

Производные эктодермы. При обособлении сомитов в грудных и челюстных сегментах происходят заметные изменения в эктодермальном листке зародышевой полоски. У оснований формирующихся здесь придатков (рис. 165) располагается зона медиальной эктодермы, которая вскоре рассекается строго по средней линии тела нервной бороздкой. С обеих сторон от бороздки формируются нервные валики — сегментарные скопления крупных клеток — нейробластов. На дне нервной бороздки выделяются более мелкие нейробласты меди-

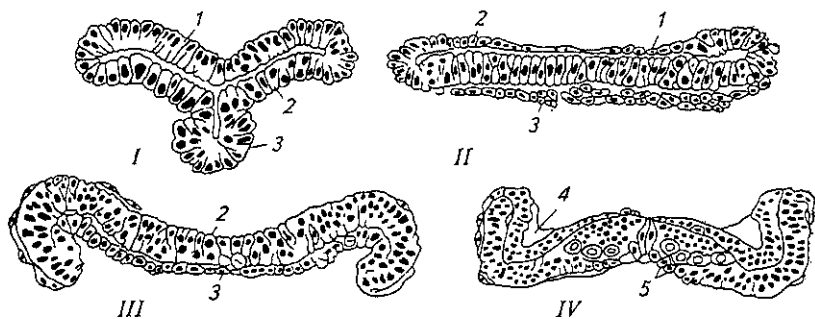


Рис. 165. Дифференциация производных эктодермы:

1 — амнион; 2 — эктодерма; 3 — мезодерма; 4 — целом; 5 — нейробласты; I—IV — последовательные стадии

ального нервного тяжа. Продуцируя мелкие ганглиозные клетки в направлении к периферии, медиальные нейробласты противопоставляются нейробластам нервных валиков, образующих ганглиозные клетки. Последние располагаются в направлении к мезодерме. Позднее, когда нервные валики покрываются слоем недифференцированных клеток эктодермы, в них обнаруживаются местные утолщения — зачатки трех челюстных, трех грудных и одиннадцати брюшных ганглиев.

Затем ганглии челюстных сегментов сливаются в единый подглоточный нервный узел, а ганглии десятого и одиннадцатого сегментов брюшка объединяются с ганглием девятого сегмента.

В формировании головного мозга, составленного протоцеребрумом, дейтоцеребрумом и тритоцеребрумом, обнаруживается определенное сходство с формированием брюшной нервной цепочки. Тритоцеребрум возникает из пары зачатков, расположенных позади стомодеума, и эктодермальных клеток, находящихся между зачатками. Дейтоцеребрум формируется из парных зачатков, лежащих впереди антенн, и некоторых клеток стомодеума. Зачатки этих отделов представлены 5—6 нейробластами. Формирование протоцеребрума происходит следующим образом. Сначала в области премандибулярного сегмента появляется несколько нейробластов, и из образуемых ими ганглиозных клеток оформляются три пары протоцеребральных лопастей. Затем латеральные лопасти разделяются на три массы, отвечающие зачаткам оптических пластинок, и в каждой из них возникают группы из 3—5 нейробластов. Две другие лопасти протоцеребрума также включают отдельные группы нейробластов, продуцирующих ганглиозные клетки. Впоследствии все эти зачатки объединяются друг с другом в надглоточный ганглий.

Формирование стоматогастрической нервной системы, в частности фронтального ганглия, связано с дорсальной стенкой стомодеума, но в дальнейшем эта связь утрачивается. Как впячивания гиподермы формируются трахеи, энциты, линочные железы, а от слепого конца проктодеума образуются пальцевидные вросания мальпигиевых сосудов. Стомодеум утрачивает подстилающую мезодерму и, окружаясь тонкой мембраной, дифференцируется на глотку, пищевод, зоб и провентрикулус. На конце стомодеума, упирающегося в массу желтка, остаются крупные недифференцированные клетки эктодермы — передний зачаток эпителия средней кишки. Сходные клетки остаются и на конце проктодеума в качестве заднего зачатка эпителия средней кишки.

Производные эктодермы. В процессе эмбриогенеза передний и задний отделы средней кишки у личинок стрекоз формируются из соответствующих эктодермальных зачатков, и лишь срединная ее часть образуется из иного источника, только после вылупления из яйца. При этом вителлофаги, оставшиеся в желтке, выходят на его периферию и образуют под слоем висцеральной мезодермы отдельные скопления клеток (рис. 166). Желток распадается на отдельные блоки, и у

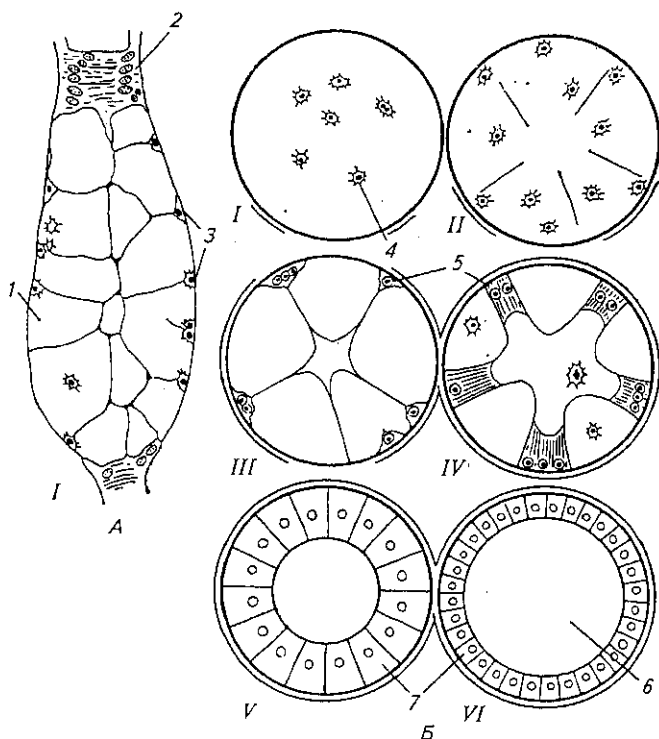


Рис. 166. Формирование средней кишки из желточных клеток у стрекозы:

1 — желток; 2 — эктодерма; 3 — энтодерма; 4 — вителлофаги; 5 — первичная энтодерма; 6 — кишечник; 7 — эпителии средней кишки; А, Б — соответственно продольный и поперечный срезы; I—VI — последовательные стадии

вылупляющейся из яйца личинки между этими блоками образуется просвет.

Происходящие затем интенсивные деления клеток периферических скоплений приводят к оформлению сплошного эпителия средней кишки, который, таким образом, имеет двойственную природу: его передняя и задняя части происходят из эктодермы, а срединная часть — из энтодермы, представленной желточными клетками — вителлофагами.

Однако у более примитивных щетинохвосток эктодерма не принимает участия в построении средней кишки, она образуется целиком за счет потомков вителлофагов. У многих, более совершенных насекомых, напротив, весь кишечник развивается из эктодермы. У паразитического перепончатокрылого *Prestwichia* он формируется из раз-

росшегося стомодеума, а функции энтодермы ограничиваются присутствием в массе желтка постепенно дегенерирующих вителлофагов. Таким образом, в эволюционных преобразованиях эмбриогенезов насекомых происходит постепенное замещение энтодермы эктодермальными зачатками кишечника.

Своеобразие органогенезов определяется конкретными взаимоотношениями зародышевых листков друг с другом. Это отчетливо проявляется в эксперименте (рис. 167). Например, при разрушении срединной части зародышевой полоски, почти целиком представляющей собой мезодерму, формирующийся эмбрион златоглазки *Chrysopa* оказывается лишенным мезодермальных органов, хотя его эктодерма вполне дифференцирована. В эктодерме развиваются нейробласты, оформляются придатки и другие производные этого зародышевого листка. Они отличаются от нормальных более или менее обширными деформациями, морщинистостью и другими дефектами, обусловленными отсутствием мезодермальной основы. Из этого следует, что в процессе обрастания желтка мезодерма выполняет роль каркаса для формирующейся эктодермы и эктодерма способна самодифференцироваться в отсутствие мезодермы. Отсутствие мезодермальной основы проявляется особенно резко при формировании придатков, которые напоминают пустые чехлы. Однако при более внимательном анализе дефектов обнаруживается, что роль мезодермы не сводится к

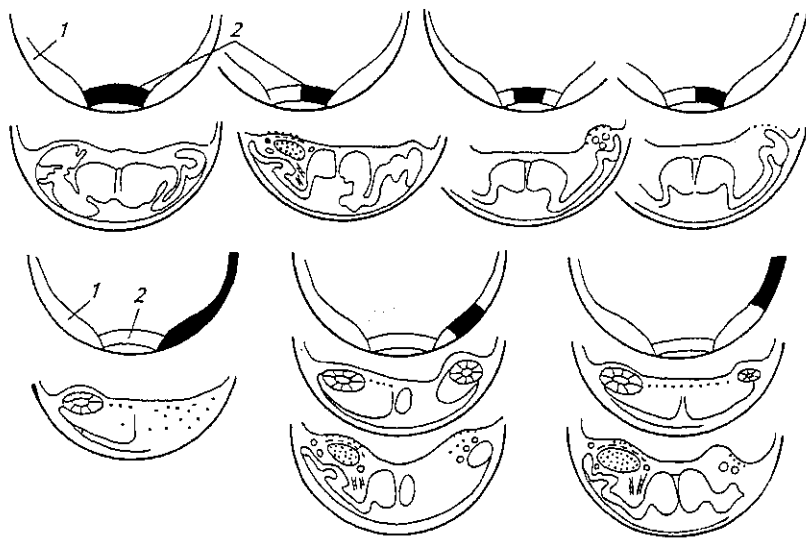


Рис. 167. Взаимодействия эктодермы (индуктор) и мезодермы (компетентная ткань) в органогенезах златоглазки. Зачерненные области — участки повреждений:

1 — эктодерма; 2 — мезодерма

роли каркаса. В отсутствие мезодермы придатки не расчленяются, а эктодерма, не обрастая желток, смыкается под ним.

Более ограниченные повреждения срединной пластинки, например одной ее половины, приводят к частичному нарушению формирования мезодермы, что свидетельствует об ограниченности регуляторных способностей в пределах мезодермального листка. При этом мезодермальные клетки, оставшиеся неповрежденными, распространяются в латеральном направлении под эктодермой и дифференцируются как латеральные производные мезодермы даже в том случае, если они происходят из середины срединной пластинки. Это свидетельствует о том, что способность к распространению под эктодермой сохраняется в мезодерме, но характер дифференциации определяется положением под эктодермальным листком. Например, если срединные клетки мезодермы оказываются вблизи латерального края эктодермы, то они образуют не срединный мезодермальный тяж, как при нормальном развитии эмбриона, а его кардиобласты.

Влияние эктодермы на дифференциацию мезодермы проявляется также при разрушении латеральных пластинок зародышевой полоски, которые представляют собой эктодерму. При разрушении одной из латеральных пластинок клетки мезодермы сохраняют способность перемещаться в латеральном направлении, но не дифференцируются и вскоре дегенерируют. Более ограниченное повреждение латеральной пластинки приводит к тому, что мезодерма оформляется в уменьшенный целомический пузырек, несмотря на то что число ее клеток остается прежним. При повреждении латерального края пластинки не развиваются латеральные производные мезодермы — кардиобласты, а при разрушении медиального края — медиальные производные мезодермы. Следовательно, эктодерма насекомых определяет формирование в мезодерме, а не наоборот, как у амфибий и других позвоночных животных.

Постэмбриональное развитие. Переход к самостоятельному существованию обычно начинается с выходом из яйца личинки I возраста. Продолжая развиваться, она через несколько дней линяет на личинку II, затем — на личинку III возраста и наконец после нескольких линек и превращений достигает состояния имаго.

Однако изредка процессы постэмбрионального развития заметно сокращаются. Вылупляющаяся из яйца личинка мухи *Hylemya* сразу приступает к линьке, а личинка мухи *Termitoxenia* — к окукливанию. Таким образом, большая часть онтогенеза этих двукрылых проходит под защитой яйцевых оболочек, и стадии развития, ведущие у других близких видов свободное существование, становятся стадиями эмбриогенеза. В результате такого рода эмбрионизации развития выходящий из яйца организм становится более сформированным и приспособленным к самостоятельной жизни. Сходные тенденции преобразования онтогенеза нередки у обитателей пещер — троглобионтов и у видов, существующих в суровых условиях высоких широт и горных районов. Впрочем, некоторые из них размножаются живорождением,

исходные формы которого проявляются в виде факультативного яйцеживорождения. Например, у жуков рода *Chrysomela* развитие эмбриона может начаться в овариолах яичника и из откладываемых самкой яиц вскоре выходят сформированные личинки. При некоторой задержке овуляции личинка вылупляется из яйца еще в недрах материнского организма и лишь после этого выходит на свет. Нередко данному яйцеживорождению сопутствуют редукция хориона и сокращение запасов желтка, замещаемого секретом придаточных желез самки.

При аденотрофическом живорождении мух цеце и кровососок яйцо сохраняет хорион и желток, но вылупляющаяся личинка остается в теле матери до III возраста. Питаясь секретом, она вскоре рождается окукливается. У многих тлей, сеноедов и гемимерид формируется псевдоплацента, проводящая питательные вещества к лишнему хориона и желтка яйцам. У педогенетических галлиц и веерокрылых отмечено гемоцельное живорождение: формирующиеся яйца проникают в полость тела, и, используя ткани и гемолимфу своей матери, развиваются личинки, которые после гибели матери переходят к самостоятельному существованию.

Живорождение, как и эмбрионизация развития, содействует освоению новых сред обитания, и основное различие между этими процессами состоит в том, формирует ли самка желток или выкармливает своих потомков непосредственно гемолимфой. Основу постэмбрионального развития насекомых составляет рост, периодически прерываемый в каждом возрасте. Его периодичность обусловлена жесткостью кутикулы, под покровом которой формирующееся насекомое не способно к увеличению объема и линейных размеров тела. Однако его масса возрастает относительно непрерывно, и лишь сбрасывание покровов в период линьки позволяет насекомому увеличиваться в размерах.

Исходная периодичность роста, свойственная кольчатым червям, предопределяется периодичным наращиванием новых сегментов тела в постэмбриональный период. Это явление, названное анаморфозом, сохраняется у многоножек и бессяжковых в весьма ограниченной степени. Вылупляясь из яйца с 9-сегментным брюшком, личинка с каждой линькой добавляет по одному сегменту и через три линьки завершает анаморфоз уже с 12 сегментами в брюшном отделе. Эластичность покровов многих личинок не препятствует росту, и, очевидно, его периодичность связывается не с исходной жесткостью кутикулы, а с периодичностью анаморфоза. Однако жесткие покровы более совершенных насекомых предельно ограничивают рост в интервалах между линьками, что нашло выражение в эмпирических правилах Дайара и Пржибрама.

Сущность первого правила заключается в следующем. Например, увеличение линейных размеров головной капсулы гусениц бабочек выражается формулой $x/y = \text{const}$, что составляет 1,2—1,4. При этом x — данные измерений в определенном возрасте, y — данные измере-

ний в следующем возрасте. В логарифмических координатах этим изменениям соответствуют прямые, наклон которых отражает интенсивность роста.

Второе правило, основанное на измерениях растущего богомола *Sphrodomantis*, более конкретно. Удвоение массы в каждом возрасте проявляется в увеличении линейных размеров насекомого пропорционально отношению $x/y = \sqrt{3/2} = 1,26$. Применение вычисленных констант ограничивается немногочисленными примерами гармонического (изометрического) роста. Однако рост многих частей тела существенно неравномерен, что показано на рисунке 168.

Типы постэмбрионального развития насекомых. Испытывая периодические линьки, в которых фаза аполизиса характеризует переход от одного возраста к другому, насекомые вырастают во многие сотни и тысячи раз. Наиболее примитивные из них, продолжая линять с достижением половой зрелости, не имеют фиксированного числа возрастов. Например, у шестиноховки *Thermobia domestica* L. отмечено до 60 линек, и постепенно постэмбрионального развития соответствуют весьма ограниченные преобразования от возраста к возрасту. Их даже иногда именуют развивающимися без превращения (Ametabola), но все же при более внимательном анализе можно видеть различия между молодыми и более взрослыми особями. В частности, вылупляющиеся из яйца личинки, питающиеся остатками эмбрионального желтка, имеют нерасчлененные на голень и лапку ноги, небольшое число фасеток глаз, члеников антенн и хвостовых нитей. По мере развития они приобретают признаки более взрослых форм: характерные чешуйки на теле пополняют наборы члеников и фасеток и в конце концов наружные половые придатки (рис. 169).

У крылатых насекомых постэмбриональные преобразования выражены резче. Появление зачатков крыльев преобразует облик развивающегося организма, но, например, у поденок все еще сохраняются постепенность хода развития и большое число (до 30—35) возрастов. Вылупляющиеся из их яиц личинки имеют весьма отдаленное сходство со взрослыми насекомыми, отличаясь непропорционально крупной головой, нерасчлененностью голени и лапки, отсутствием зачатков крыльев и трахейных жабр, которые развиваются позднее. Особенно своеобразна фаза субимаго поденок, которая представляет собой крылатое, способное к полету существо, после оче-

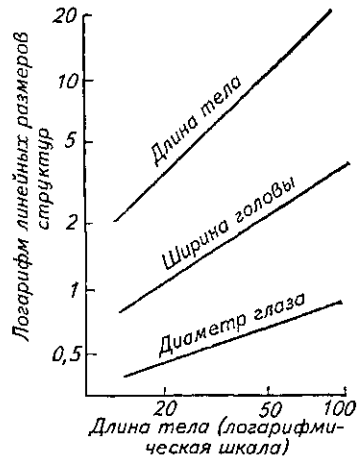


Рис. 168. Неравномерность роста отдельных частей тела насекомых (по Romoser, 1981)

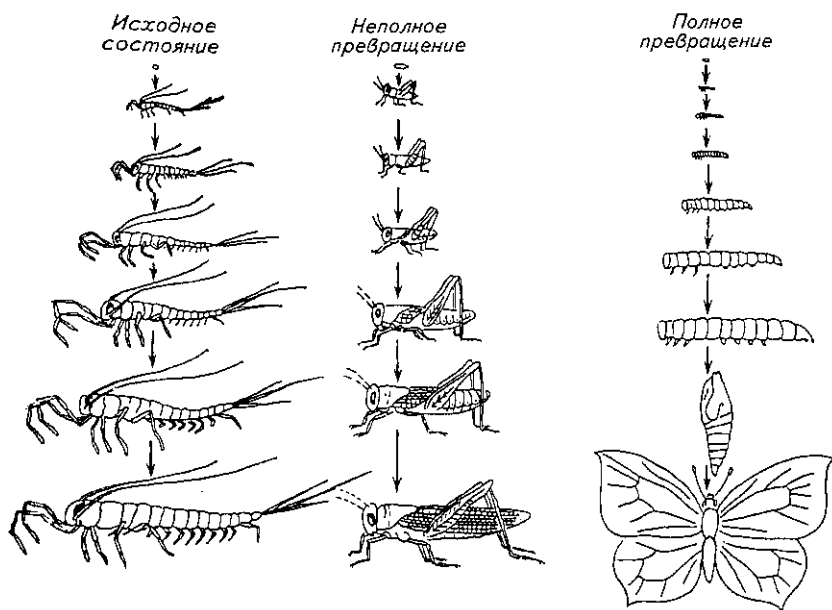


Рис. 169. Типы постэмбрионального развития насекомых (по Gillot, 1980, с изменениями)

редной линьки превращающееся в имаго. По-видимому, и поденки, и щетинохвостки сохранили до наших дней черты именно того типа развития, который отличал ископаемых предков и послужил общей основой для формирования полного и неполного превращения современных насекомых.

Типичное неполное превращение, свойственное тараканам, прямокрылым, клопам и многим другим насекомым группы *Hemimetabola*, отличается сокращенным и фиксированным числом линек и явным сходством вылупляющегося из яйца организма со взрослой формой. Различия между ними только в размерах, неразвитости гениталий и крыльев и некоторых других, менее заметных признаках. Преобразования, испытываемые по ходу развития, ограничены и обычно не сопровождаются сколько-нибудь резкими изменениями образа жизни, повадок и пищевой специализации.

Полное превращение, характерное для жуков, бабочек, мух и других представителей группы *Holometabola*, отличается резкими преобразованиями организации и образа жизни личинки. Испытав сравнительно небольшое число линек и накопив достаточные резервы, она окукливается. Куколка не реагирует на внешние раздражители и облечена толстым слоем покровов; на этой фазе развития происходят самые существенные изменения. Если вскрыть оболочку куколки, то

под ней не видно ни гусеницы, ни бабочки. Под оболочкой находится лишь густая беловатая жидкость с плавающими обрывками тканей и клетками-фагоцитами. Лишь нервная цепочка и спинной кровеносный сосуд остаются неразрушенными. При этом из скоплений мельчайших клеток, которые находились под кожей, развиваются органы бабочки.

Наконец, наступает мгновение, подготовленное всей предшествующей жизнью личинки: шкурка куколки лопается, и из образующейся щели появляются сначала спинка и голова, а затем ноги, крылья и брюшко бабочки. Под давлением нагнетаемой гемолимфы и воздуха сморщенные чехлы расправляются в упругие яркие крылья. Таким образом, совершилось превращение в бабочку — существо, абсолютно непохожее на куколку и гусеницу.

Противопоставление исходно примитивного, полного и неполного превращений не исчерпывает разнообразия типов развития насекомых. Не стремясь описать все возможные варианты, отметим явные черты полного превращения у трипсов, белокрылок и самцов червецов, развивавшиеся на основе типичного неполного превращения. Здесь различия ранних и конечных стадий определяются крайним упрощением организации, сочетающимся с выработкой средств пассивной защиты у ведущих прикрепленное существование неполовозрелых особей. Теряя всякое сходство с подвижными крылатыми имаго, они вынуждены преобразовываться в процессе развития и приобретают некоторое подобие фазы куколки.

Типичное полное превращение (Holometabola) формируется не из неполного, а из примитивного исходного состояния. Его природу и соотношение стадий и фаз с неполным превращением (Hemimetabola) можно пояснить схемой, показанной на рисунке 170. Приведенная здесь трактовка соответствует эмбрионизации ранних стадий, которые у примитивных форм ведут свободное существование.

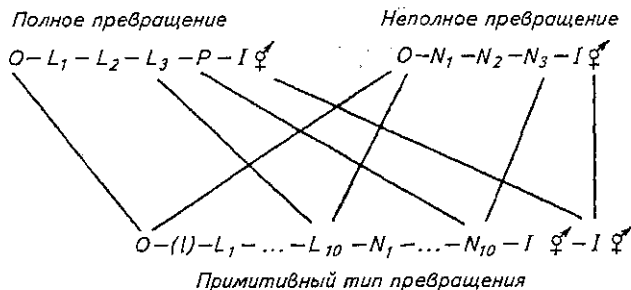


Рис. 170. Соотношение разных типов постэмбрионального развития насекомых:

O — яйцо; I — эмбрионизированная личинка; $L_1 - L_{10}$ — личинки I—X возрастов; $N_1 - N_{10}$ — нимфы I—X возрастов; P — куколка; I — имаго

Сходство молодых особей Немиметабола с имаго существенно облегчает их определение и классификацию. Желая подчеркнуть это сходство, их часто именуют не личинками, а нимфами. Однако при смене сред обитания, например, у веснянок или стрекоз развивающиеся в воде нимфы все же мало похожи на взрослых особей.

Трахейные жабры и другие приспособления для подводного существования придают их облику значительное своеобразие. Покидая водную среду непосредственно перед окрылением, они утрачивают эти ненужные в наземных условиях приспособления и заметно пре-

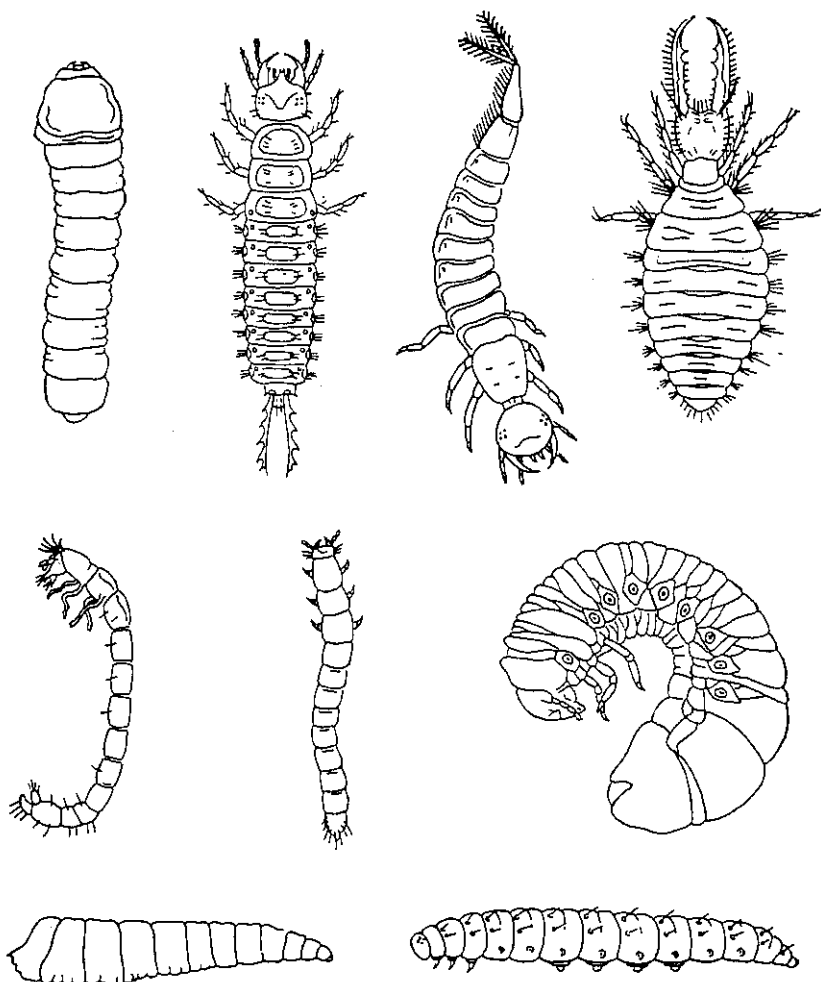


Рис. 171. Различные типы личинок насекомых (по разным авторам)

образуются. Именно поэтому нимф амфибиотических насекомых иногда называют наядами. Напомним, что нимфы белокрылок и червецов испытывают столь глубокую специализацию, что теряют сходство с имаго и даже утрачивают некоторые признаки класса насекомых.

Для личинок отдела *Holometabola* несходство с имаго является правилом; их классификация часто искусственна и условна. Хищные личинки некоторых жуков, сетчатокрылых и ручейников с прогнатической головой и хорошо развитыми грудными ногами (рис. 171) называются камподоидными из-за некоторого сходства с представителями рода *Campodea* из отряда *Diplura*.

Близких по внешнему виду личинок жуков-жужелиц (*Carabidae*), отличающихся, однако, более короткими ножками, именуют карабидными, а упругих и жестких личинок жуков-щелкунов (*Elatерidae*) и жуков-чернотелок (*Tenebrionidae*) — соответственно проволочниками и ложнопроволочниками.

Гусеницы многих бабочек, ложногусеницы пилильщиков и скорпионовых мух, обладающие кроме грудных ног ложноножками на брюшке, составляют группу эрукоидных (*еруса* — гусеница) личинок.

Личинки некоторых перепончатокрылых, жуков-долгоносиков, блох и двукрылых, лишенные развитых конечностей, а иногда и обособленной головы, называются червеобразными.

В еще большей мере видоизменены личинки наездников-яйцеедов, развивающихся в желтке яиц избранных самкой хозяев. Теряя свойственный насекомым облик, они несколько напоминают низших ракообразных (род *Cyclops*) и именуются циклопоидными.

Фаза куколки и метаморфоз. Не менее условна и классификация куколок *Holometabola*. Предназначенная для перестройки организма личинки, эта фаза развития выражена с тем большей определенностью, чем глубже испытываемые преобразования. В исходном состоянии, например, у относительно примитивных ручейников и водных сетчатокрылых куколка сохраняет некоторую подвижность, но не способна к приему пищи. Придатки, свободно прилегающие к телу, отличаются куколок этого типа — свободных — от куколок покрытых, свойственных, например, бабочкам (рис. 172). Последние имеют спаянные с телом придатки и полностью неподвижны. Нередко они облечены коконом или чехликом. Куколки высших мух относятся к свободным, но заключены в бочонковидный пупарий — не сброшенную ранее и отвердевшую шкурку личинки последнего возраста.

Особенно глубокие преобразования испытывают в фазе куколки высшие двукрылые, перепончатокрылые, бабочки и жуки. В процессе гистолитического (гистолиз — растворение тканей) метаморфоза разрушаются кишечник, гиподерма, жировое тело и мускулатура личинки. Гистолиз включает фагоцитоз, лиоцитоз и автолиз. При фагоцитозе клетки гемолимфы — гемоциты — проникают в подлежащие распаду ткани и, захватывая псевдоподиями их фрагменты, расщепляют в своей цитоплазме. Наряду с этим гемоциты выделяют фер-

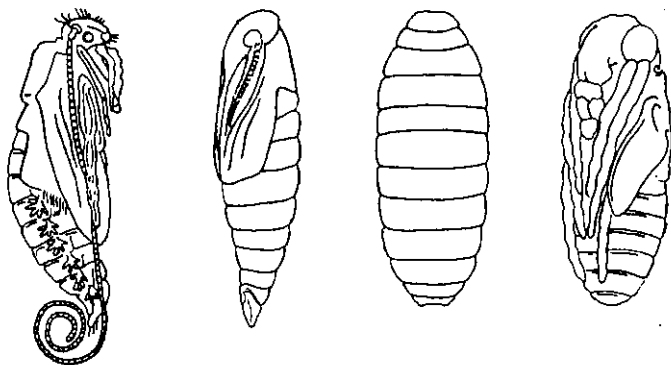


Рис. 172. Типы куколок насекомых (по разным авторам)

менты и способствуют внеклеточному перевариванию тканей личинки, или лиоцитозу. В то же время происходит автолиз, или самопереваривание тканей.

Образовавшиеся при лиоцитозе и автолизе продукты распада, так же как и отдельные фрагменты тканей, усваиваются гемоцитами и разносятся ими по всему телу. Полагают, что у высших двукрылых в процессе гистолиза преобладает фагоцитоз, а у бабочек, комаров и жуков — автолиз.

Источником пластических веществ для образования новых органов и тканей, или для гистогенеза, служат продукты распада, разносимые гемоцитами. Из гемоцитов они переходят к скоплениям недифференцированных эктодермальных клеток — имагинальным дискам, которые начинают интенсивно расти и дают начало органам взрослого насекомого. Имагинальные диски (рис. 173) обособляются в течение жизни личинок, а у высших двукрылых — на стадиях эмбриогенеза. До перехода в фазу куколки имагинальные диски сохраняются относительно неизменными, но с наступлением метаморфоза начинают усиленно расти и выворачиваются под кутикулу куколки как формирующиеся ноги, антенны, крылья и половые придатки имаго (рис. 174).

У вислокрылок, верблюдонок и сетчатокрылых — относительно примитивных насекомых с полным превращением — преобразования в ходе метаморфоза более ограничены, чем у жуков, бабочек, перепончатокрылых и мух. По своему объему метаморфоз ручейников и скорпионовых мух занимает промежуточное положение. Та-

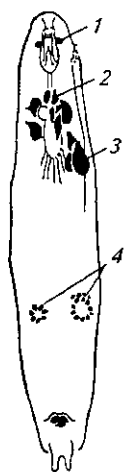


Рис. 173. Имагинальные диски (зачернены) в теле личинки мухи:

1 — верхняя губа; 2 — антенны; 3 — крылья; 4 — гонады

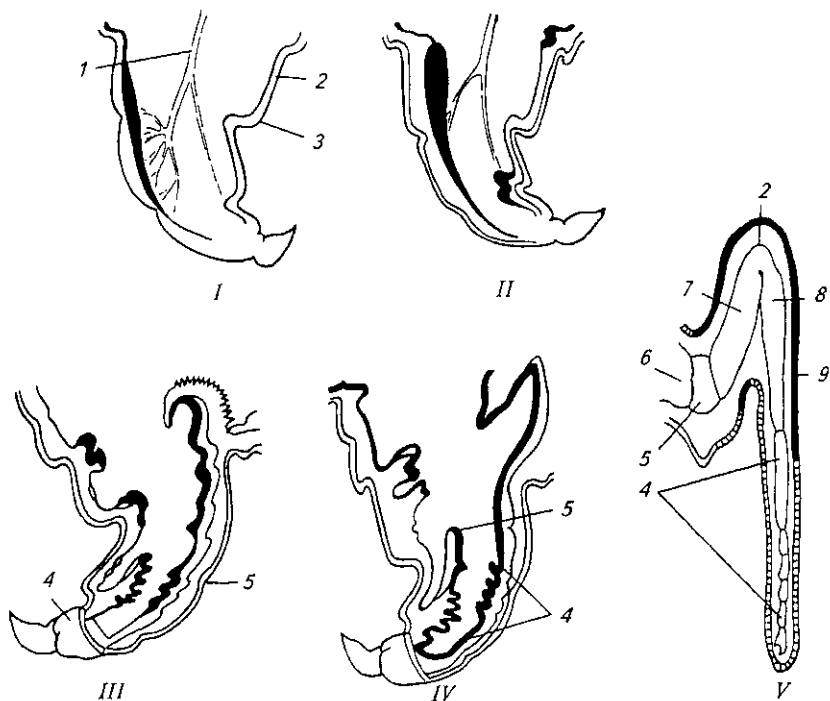


Рис. 174. Формирование конечности имаго в ходе метаморфоза (по Gillot, 1980):

1 — трахеи; 2 — эпидермис; 3 — личиночная кутикула; 4 — лапка; 5 — вертлуг; 6 — тазик; 7 — бедро; 8 — голень; 9 — кутикула куколки; I—V — последовательность фаз

ким образом, в пределах группы Holometabola отмечена тенденция к углублению превращений, которой соответствует усиление различий между личинками и взрослыми формами.

Полное превращение как один из способов постэмбрионального развития насекомых характеризуется в первую очередь покоящейся фазой куколки и гистолитическим метаморфозом. Однако и при типичном неполном превращении линьке на имаго сопутствуют заметные преобразования организации. Например, наяды стрекоз теряют свою ловчую маску (и связанную с ней мускулатуру) и жабры, но развивают заново мощные крыловые мышцы, при этом оставаясь некоторое время неактивными. Следовательно, отдельные признаки полного превращения отмечаются и у Hemimetabola, но в значительно меньшей степени.

Иногда противопоставление Hemimetabola и Holometabola основывают на способе развития крыльев: в виде либо наружных, либо

ввернутых внутрь под гиподерму зачатков. В соответствии с этим насекомых первой группы именуют также *Echopterygota*, а второй — *Endopterygota*. Однако крыловые зачатки белокрылок и самцов червецов ввернуты внутрь, и противопоставление обеих групп по этому признаку не абсолютно.

С этим заключением согласуется общее сходство гормональных механизмов развития, рассмотренных ранее при обсуждении эндокринной системы насекомых. Совместное присутствие в гемолимфе личиночного и ювенильного гормонов предопределяет линьку личинок из одного возраста в другой, при некотором снижении титра ЮГ личинка окукливается. В период линьки на имаго ЮГ исчезает из гемолимфы и появляется вновь лишь впоследствии, при развитии яичников и яиц. Это иллюстрируется рисунком 175: в зависимости от баланса гормонов в гемолимфе активируются разные группы генов, ответственные за развитие признаков, либо личинки (РНК-Л), либо куколки (РНК-Р), либо имаго (РНК-И).

И полное, и неполное превращения — результат приспособления к конкретным условиям существования и развития. В этом смысле оба они одинаково совершенны. Происходящая нередко дифференциация онтогенеза по фазам на расселительную, вегетативную и генеративную требует соответствующих перестроек, и чем сильнее различия между фазами, тем эти перестройки глубже. Если у *Nemimetabola* все перечисленные функции осуществляются в одной жизненной форме, то у *Holometabola* вегетативные функции сосредоточены в личиночной фазе, а расселение и размножение — чаще всего привилегия имаго. Появление покоящейся фазы — куколки — в данном случае необходимо и естественно.

В еще большей степени дифференцирован онтогенез при гиперметаморфозе, свойственном некоторым сетчатокрылым, жукам, двукрылым, перепончатокрылым и всем веерокрылым. У жуков-нарывников (*Meloidae*), например, из яйца вылупляется крошечная камподоидная личинка — триунгулин, или планидия. Не принимая пищи, она активно отыскивает хозяев — кубышки с яйцами саранчовых и, проникнув в них, линяет на эрукоидную личинку. Оставаясь в кубышке, эта личинка питается, трижды линяет и вскоре превращается в покоящуюся зимующую ложную куколку, которая имеет внешние признаки покрытой куколки. После зимовки она линяет на личинку, почти лишенную ног, которая, продолжая питаться, окукливается и через положенный срок преобразуется во взрослую особь. Сходным образом развиваются мухи-жужжала (*Bombilidae*) и мантиспы из сетчатокрылых.

Отличительные особенности присущи гиперметаморфозу веерокрылых. Вылупляющийся из яйца триунгулин отыскивает хозяина и линяет на паразитирующую в нем личинку. При развитии самца последняя в конечном итоге окукливается и преобразуется в крылатое свободноживущее насекомое. Самка, сохраняя облик личинки, продолжает паразитировать, и это, пожалуй, единственный известный пример отсутствия фазы куколки у *Holometabola*.

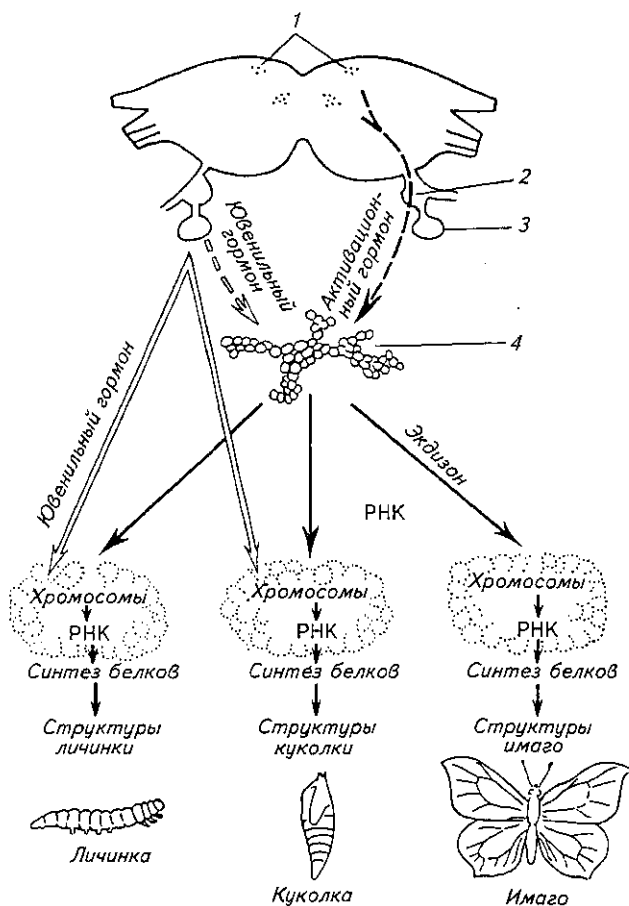


Рис. 175. Гормональная регуляция метаморфоза насекомых (по Gillet, 1980):

1 — нейросекреторные клетки головного мозга; 2, 3 — соответственно кардиальные и прилежащие тела; 4 — проторакальная железа

Функции расселения и размножения, свойственные фазе имаго, нередко приводят к редукции структур и органов, отвечающих за вегетативные процессы. Например, взрослые поденки вообще не питаются, не имеют челюстей и кишечника и живут в лучшем случае несколько дней. Столь же недолговечны многие взрослые бабочки, ручейники и веснянки. Однако царица термитов может прожить 25 лет. Наряду с наследственными факторами старения пределы жизни в состоянии имаго зависят от внешних обстоятельств. Имаго многих видов насекомых гибнут осенью или после откладки яиц.

Примечательны различия в сроках жизни самцов и самок. Во многих случаях последние более долговечны: например, самки комнатной мухи живут в среднем 29 дней, а самцы — 17,5, самки жука-оленья (*Lucanus cervus* L.) — 32 дня, а самцы — лишь 19. Как правило, взрослые насекомые не растут и в отличие от нимф и личинок не регенерируют утраченных придатков, но обезглавленные палочники и некоторые кровососущие клопы существуют месяцами. Первые восстанавливают головную капсулу, однако лишённую мозга, вторые затягивают поверхность раны кутикулой.

Полиморфизм. В течение жизни насекомые проходят последовательные фазы развития и меняют свой облик. Для *Nemimetabola* характерны фазы яйца, нимфы и имаго, *Holometabola* после фазы личинки переходят в фазу куколки. Однако этим не исчерпывается индивидуальное разнообразие их форм. Многие насекомые обладают ярко выраженным полиморфизмом, и самое обычное его проявление — внешние различия самцов и самок. Нередко особи противоположного пола кроме различий половых органов и хромосом имеют разные размеры тела (самки, как правило, крупнее самцов), окраску и рисунок (самцы обычно окрашены ярче), другие признаки, включая формы поведения, способы развития и пищевые предпочтения. Самцы могут иметь кутикулярные выросты, например рога у жука-оленья и жука-носорога.

Одно из проявлений полового полиморфизма — дифференциация членов семей и колоний, свойственная общественным перепончатокрылым. Если у пчел эта дифференциация ограничена трутнями (самцы), маткой (самка) и рабочими особями (недоразвитые самки), то у муравьев наряду с ними выделяются фуражиры, солдаты, разведчики и другие, отличающиеся друг от друга формы. Кастовый полиморфизм термитов столь тесно не связан с половой принадлежностью особей и основывается главным образом на различиях хода онтогенеза (рис. 176).

Своеобразен фазовый полиморфизм прямокрылых и гусениц некоторых бабочек. При значительной скученности особей перелетной саранчи они приобретают черты и свойства «стадной фазы», которая отличается от «одиночной фазы» более темной пигментацией коренастого тела, повышенным уровнем метаболизма, активностью, скоростью развития и, что особенно существенно, способностью к продолжительным миграциям и прожорливостью. Более стройные и светлоокрашенные одиночные формы обладают несколько большим числом зачатков овариол. И стадная, и одиночные фазы способны преобразовываться друг в друга, что, по-видимому, можно считать приспособлением саранчи к меняющимся условиям существования.

Следует выделить также экологический полиморфизм, связанный с различиями в условиях существования, и один из его вариантов — сезонный полиморфизм. Особенно наглядны эти типы полиморфизма при дифференциации жизненных циклов.

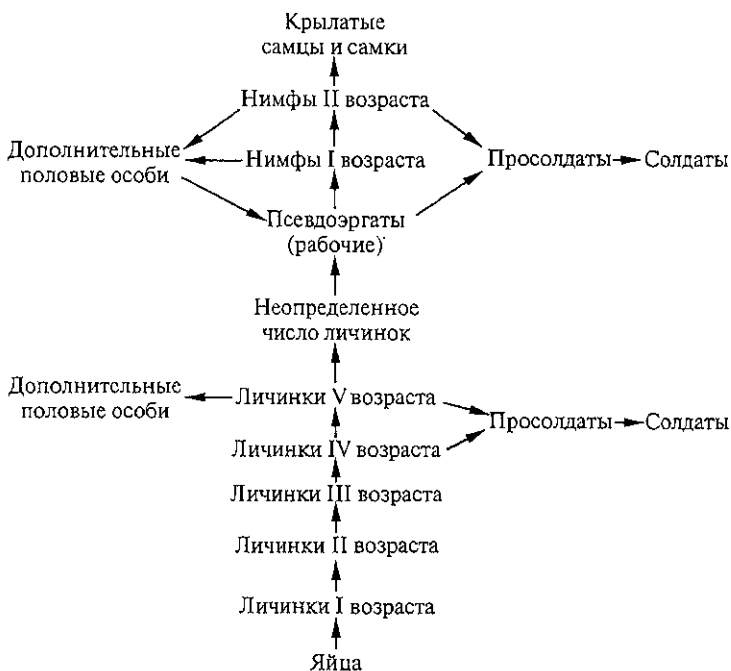


Рис. 176. Схема дифференциации каст у термитов

Жизненные циклы. При свойственном подавляющему большинству насекомых обоеполом размножении весь жизненный цикл включает последовательные фазы развития и, начиная с яйца, отложенного самкой, завершается формированием особи следующего поколения. Нередко в течение года формируется только одно поколение (моновольтинные циклы): после выхода с мест зимовки половые партнеры отыскивают друг друга, самки откладывают оплодотворенные яйца и осенью обычно гибнут. Развивающиеся потомки достигают к концу лета фазы имаго и с наступлением холодов уходят на зимовку, чтобы следующей весной дать начало новому поколению. Это лишь один из примеров моновольтинного цикла; многие насекомые остаются зимовать в иных фазах развития: двукрылые обычно зимуют в фазе куколки, а саранчовые — в фазе яйца.

Гораздо чаще в течение одного года сменяется несколько поколений, и многие вредители сельскохозяйственных культур имеют такие поливольтинные жизненные циклы. Многолетние жизненные циклы, когда на развитие одного поколения требуется несколько лет, встречаются несравненно реже. Например, майский хрущ развивается в течение 3—4 лет, а североамериканская семнадцатилетняя цикада (*Magicalada septendecim* L.) — в течение 17 и даже 25 лет.

Развитие сезонного полиморфизма несколько нарушает монотонность поливольтинных циклов: нередко особи весеннего поколения отличаются по рисунку и цвету от особей летних поколений, а они, в свою очередь, от особей осенних и зимующих поколений. Положение, однако, резко меняется при гетерогонии — чередовании обоеполых и партеногенетических поколений в жизненном цикле. Например, орехотворка *Callirhytis* сначала развивается в тычиночных цветках клена и дуба. После окрыления и спаривания она откладывает яйца на их листья, и вокруг развивающихся здесь личинок образуются галлы — опухолевидные разрастания тканей листа, имеющие вид орешков. Испытав ряд линек, личинка выпадает из галла на землю и окукливается в почве, преобразуясь в партеногенетическую самку. Последняя отыскивает цветочные почки и откладывает в них яйца, развивающиеся в особой обоеполого поколения.

Разнообразны жизненные циклы тлей, у которых гетерогония сочетается с чередованием откладки яиц и живорождения, а иногда и со сменой растений-хозяев. У капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.) — представительницы однодомных немигрирующих видов — зимует оплодотворенное яйцо, отложенное самкой обоеполого поколения. Весной из него вылупляется нимфа бескрылой девственной особи — основательницы колонии. Ее потомки, размножаясь партеногенетически, дают несколько поколений бескрылых девственниц. По мере старения листы в колонии появляются крылатые самки-расселительницы, перелетающие на молодую листву новых растений капусты или капустовых сорняков. Партеногенетические потомки этих самок, не меняя пищевой специализации, образуют новые колонии тлей. С наступлением осени среди них появляются самки-полоноски, отрождающие нимф обоеполого поколения. Завершив развитие, самцы и самки спариваются, и после откладки зимующих оплодотворенных яиц жизненный цикл замыкается (рис. 177).

У двудомных мигрирующих видов тлей течение жизненного цикла осложняется сменой хозяев. Его начало приурочено к первичным хозяевам — кустарникам или древесным породам. Здесь из зимующего оплодотворенного яйца вылупляется основательница. Ее потомки — крылатые девственницы-эмигранты — перелетают на вторичных хозяев (обычно травянистые растения), и в течение лета там развивается несколько последовательных поколений бескрылых и крылатых девственниц. Осенью появляются полоноски; они возвращаются на первичных хозяев, при этом у мигрирующих тлей семейства Aphididae вместе с ними перелетают и самцы, появившиеся на вторичных хозяевах.

Первопричина таких миграций — ухудшение условий существования летом на первичном хозяине, осенью на вторичном, но толчком к появлению расселительниц и эмигрантов может быть изменение фотопериода, температуры, плотности поселений, физиологического со-

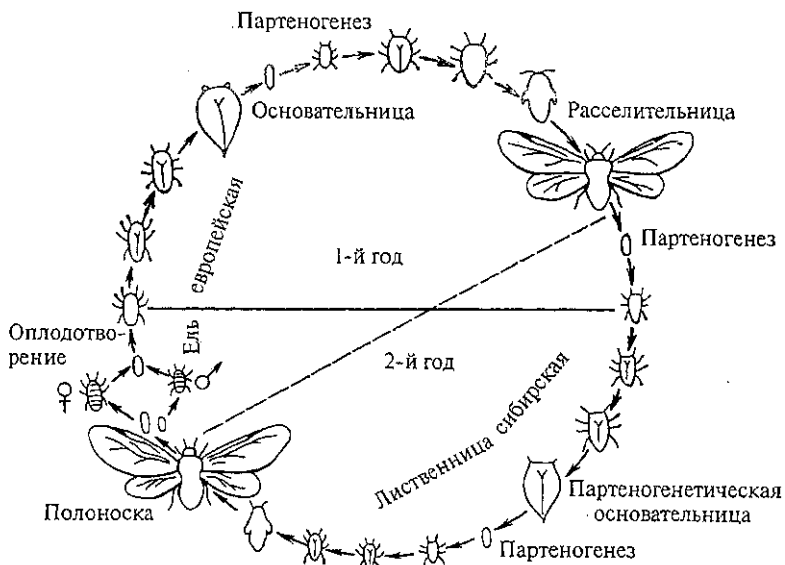


Рис. 177. Жизненный цикл хермеса (по Шванвичу, 1949)



Рис. 178. Жизненный цикл галлицы *Heteropeza rugmaea* (по Тыщенко, 1977)

стояния растений. Например, у гороховой тли (*Acyrtosiphon pisi* Kalt.) пол зародыша предопределен генетически, а именно его положением в овариолах: яйца, расположенные у их основания, развиваются в самок, у вершины — в самцов. Далее под влиянием фотопериода и температуры происходит дифференциация эмбрионов либо на самок обоеполого поколения, либо на девственниц, которые, в свою очередь, дифференцируются на крылатых или бескрылых в зависимости от состояния растений и перенаселенности колоний.

В жизненных циклах галлиц партеногенез и живорождение сочетаются с педогенезом. У рассмотренной ранее *Heteropeza pygmaea* L. способность к педогенетическому размножению отличает личинок I возраста. При этом половозрелые самки производят относительно крупных первичных личинок, которые, не линяя, преобразуются в L-воспроизводящих личинок. Последние дают начало дочерним особям, производящим либо педогенетических потомков нескольких последовательных поколений, либо ♀♂-воспроизводящих личинок, судьба которых неоднозначна. Некоторые из них продолжают пополнять набор L-воспроизводящих личинок, другие рождают либо ♀-имагинальных, либо ♂-имагинальных личинок, которые после окукливания преобразуются в самцов и самок, но только в том случае, если запасы гликогена в пище сокращаются. О возможных способах переключения хода жизненного цикла этого вида можно судить по схеме, приведенной на рисунке 178.

ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

●

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Экология исследует взаимодействия организмов со средой и друг с другом, устанавливает общие принципы этих взаимодействий и на их основе стремится организовать рациональное использование природных ресурсов. Признавая единство организма и среды, мы вовсе не отрицаем определенной автономности жизненных проявлений и известное положение о том, что почвы и климат нашей планеты имеют в значительной мере биогенное происхождение. Примечательно по расстановке акцентов замечание И. М. Сеченова о том, что «в научное определение организма должна войти и среда, влияющая на него». Добавим, однако, что в научное определение среды должны войти и все создающие ее организмы, иначе оно лишается смысла, как ничего не отразившее зеркало.

Между тем вряд ли могут быть сомнения в том, что среда обитания особи при всем разнообразии своих элементов все же более ограничена и узка по сравнению со средой существования популяций, а тем более экосистем и биосферы. Таким образом, в зависимости от уровня организации биосистем, будь то особь, популяция особей или экосистема, то есть в зависимости от пространственного расчленения биосферы на соподчиненные системы и элементы, меняются масштабы населяемых ими сред и прослеживается один из аспектов своеобразия экологических проблем.

Кроме того, все то, что жизненно необходимо индивиду в данный момент, может оказаться недостаточным (или излишним) для всех периодов его жизни, всех стадий его онтогенеза, всех звеньев жизненного цикла. Таким образом, наряду с пространственным аспектом организации жизни необходимо учитывать и ее временные аспекты; и то и другое, очерчивая пространственно-временную определенность организации жизни, реализуется на фоне меняющихся условий существования.

Итак, экология оперирует взаимодействиями трех переменных, а именно: меняющихся условий существования (1) с пространственными (2) и временными (3) аспектами организации жизни.

Естественно ограничить обсуждение лишь теми элементами среды, которые оказывают влияния на организмы, то есть экологическими факторами, и противопоставить их прямому воздействию действия косвенные и сигнальные. Например, изменения температуры влияют непосредственно на ход жизненных процессов, но наличие конкурентов за пищу проявляется лишь через посредство истощения ее ресурсов. Между тем сокращение светлого времени суток (фотопе-

риода) теплой осенью, не оказывая прямых или косвенных действий на насекомых, служит важным сигналом для подготовки к суровым условиям зимы.

Очевидно, что многие свойства окружающего нас мира, оставаясь неизменными с самого начала возникновения жизни, не могут быть отнесены к экологическим факторам. Они должны войти в характеристику явления жизни в планетарном масштабе. Следует, однако, помнить о древности происхождения насекомых, которые возникли на едином материке — Пангее, еще не разделенном на Гондвану и Лавразию, когда земной год длился не менее 400 дней. Кроме того, насекомые своеобразны и сами по себе, в особенности при сравнении с близкими нам млекопитающими.

Прежде всего насекомые — весьма мелкие существа, и поэтому поверхность их тела по отношению к его объему и массе существенно велика: ведь возрастание массы происходит в показательной функции третьей степени (в кубе), а поверхности — во второй (в квадрате). Например, куб с ребром 1 см имеет объем 1 см^3 и площадь поверхности 6 см^2 , с ребром 2 см — объем 8 см^3 и поверхность 24 см^2 , с ребром 3 см — объем 27 см^3 и поверхность 54 см^2 . В первом случае отношение поверхности к объему равно 6, во втором — 3, в третьем — 2: сокращение размеров ведет к увеличению площади и контактной поверхности с внешним миром. При этом резко возрастает значение внешних факторов, например температуры и влажности. Насекомые быстрее нагреваются на солнце, но быстрее остывают в тени; без специальных приспособлений покровов тела они высохли бы в считанные минуты.

Имея относительно большую поверхность, насекомые при малой массе их тел испытывают большое влияние трения и вязкости воздуха и не разбиваются, упав с высоты. Может сложиться впечатление, что они обладают относительно большей силой, но сила их мышц точно такая же, как и у более крупных животных, — $8\text{--}10 \text{ кг/см}^2$ поперечного сечения мышцы. Уменьшенные до размеров муравья, мы сами обрели бы способность перетаскивать предметы, во много раз большие собственной массы: ведь сечение и сила мышц меняются во второй, а не в третьей степени показательной функции. Именно поэтому жук-навозник способен поднимать груз, в 90 раз превышающий его собственную массу.

С малыми размерами связываются способность к использованию мелких укрытий и крошечных частичек пищи, а также исключительная интенсивность обмена веществ, энергия размножения, скорость развития и многое другое. В частности, мелкие организмы обнаруживают явные преимущества внешнего скелета, но и связанные с ним ограничения. Известно, что конструкция трубы (внешний скелет) прочнее и жестче в сравнении с изготовленным из этого же материала стержнем (скелет внутренний). Однако наземное насекомое размером с человека вряд ли было бы столь же активным и сплющилось под собственной тяжестью при линьке, сбросив жесткий панцирь. Длина самого крупного насекомого не превышает 30 см (тропический па-

лочник), самых мелких (наездники-яйцееды и орехотворки) составляет 0,3 мм, преобладают же 5—7-миллиметровые. Масса самого тяжелого насекомого 40 г.

Между тем клетки тканей и органов насекомых не мельче, чем у других животных, но число их уменьшено. У особенно мелких насекомых число клеток постоянно, и каждая из них специализирована. Это состояние именуется эвтелией и имеет особые следствия. Малое число нервных клеток, казалось бы, ограничивает способности насекомых и препятствует развитию сложных форм поведения; между тем некоторые из них вряд ли уступают в этом отношении земноводным и рептилиям. Если же оценивать относительные способности отдельных нейронов, в особенности тех, которые участвуют в восприятии внешних стимулов, то с насекомыми вряд ли смогут сравниться даже млекопитающие.

Таким образом, среда существования насекомых своеобразна, и многие ее элементы для этих, малых по размеру существ представляются более важными и значительными. Они в гораздо большей мере зависят от окружающего их мира, нежели более крупные млекопитающие животные.

Несмотря на очевидное многообразие экологических факторов, особенно явное для насекомых, в их общем воздействии на живые организмы обнаруживаются общие принципы.

Сформулированный в 1840 г. Ю. Либихом закон минимума гласит, что величина и устойчивость урожая ограничиваются элементом, концентрация которого минимальна. Применительно к насекомым сущность этого закона можно выразить следующим образом. Даже при избытке всех прочих элементов среды недостаток лишь одного из них ограничивает существование и активность организмов.

Впоследствии этот принцип получил выражение закона лимитирующих факторов, так как не только недостаток, но и избыток одного из элементов среды (например, повышенная соленость или температура) препятствует нормальной жизнедеятельности организмов. В соответствии с законом толерантности В. Шелфорда каждый вид имеет определенные пределы выносливости (толерантности) и достигает благополучия лишь при оптимальном значении и сочетании факторов. Изменение воздействия факторов как в ту, так и в другую сторону равно неблагоприятно для организмов, однако разные виды обладают различными пределами толерантности.

В связи с этим виды характеризуются разной экологической валентностью, то есть способностью заселять среды с большей или меньшей изменчивостью экологических факторов. Эвритопные (греч. эври — широкий, топос — место) виды противопоставляют стенопным (греч. стenos — узкий).

К наиболее очевидным следствиям экологических факторов относятся изменения сроков жизни и плодовитости организмов, их географического распространения, а также появление адаптивных модификаций и отбор наследственных изменений. Однако биологическим

системам свойственна относительная устойчивость (гомеостаз) в постоянно меняющейся среде.

Многообразие экологических факторов требует классификации. Чаще всего противопоставляют абиотические факторы, к которым относят свойства климата, вод и почв, и биотические факторы, связанные с существованием и жизнедеятельностью живых существ. Учитывая возросшие масштабы воздействия деятельности человека на природу, в отдельную группу выделяют антропогенные факторы. При более дробной классификации из свойств климата обособляют свойства почв и водных сред (гидроэдафические факторы), которые теснее связаны с живыми организмами, чем освещенность, температура или влажность.

Заслуживают внимания классификации факторов по силе воздействия на организмы и по приспособленности организмов к ним. В первом случае имеются в виду факторы, либо истребляющие особей и тем самым меняющие состав популяций, либо влияющие на воспроизводство за счет изменения хода развития и плодовитости особей, либо изменяющие поведение и характер обмена веществ. Во втором случае подразумевают совершенство адаптаций, степень которого тем выше, чем регулярнее проявление фактора. Например, сезонные изменения температуры и суточные изменения освещенности настолько регулярны и постоянны, что любое несоответствие процессов разви-

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	Абиотические факторы	Факторы, не зависящие от плотности популяций
эдафические факторы	непериодические		
В. Факторы пищевые	в основном периодические вторичные	Биотические факторы	Факторы, зависящие от плотности популяций
Г. Факторы биотические внутривидовые взаимо- действия			
взаимодействия между разными видами	непериодические		

Рис. 179. Классификация экологических факторов (по Дажо, 1975)

тия и активности организмов чередованию сезонов и смене дня и ночи воспринимается как нарушение норм. Менее выражена периодичность в изменениях влажности, сроках вегетации растений или массового появления насекомых. Естественно, что и приспособленность организмов к этим факторам менее универсальна и определена. Таким образом, первичным периодическим фактором (температура, освещенность) следует противопоставить вторичные периодические факторы и факторы непериодические, случайные, к которым организмы еще не приспособились в ходе эволюции и в результате жизненного опыта.

Однако существуют и обратные влияния, которые не всегда очевидны, — это влияния организмов на экологические факторы. Например, для хищников и паразитов численность потенциальных жертв, сосредоточенных на определенной территории, — важнейшее условие существования. Изменение в плотности популяции жертв приводит к ослаблению или усилению паразитизма и хищничества, и те факторы, действие которых зависит от плотности популяций, называются зависящими или регулируемыми. Их можно противопоставить факторам, не зависящим от плотности популяций. Еще более очевидна зависимость от состояния популяций консументов (потребителей) такого фактора, как корм и его доступность.

Приведенная классификация конструктивна лишь при анализе состояния популяций и совпадает с делением факторов на биотические и абиотические (рис. 179).

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Среди факторов, составляющих климат Земли и отдельных ее территорий, к основным по воздействию на живую природу можно отнести излучение Солнца, температуру и влажность атмосферы, к второстепенным — влияние ветра, ионизации и давления атмосферы, электрических полей.

Солнечное излучение. Все процессы в биосфере обеспечиваются излучением Солнца, но солнечная энергия распределяется по поверхности Земли неравномерно, и, кроме того, наблюдаются ее сезонные и суточные колебания, особенно контрастные в умеренных и высоких широтах.

Определяя температуру воздуха и различных субстратов, солнечная радиация приводит к изменениям влажности и атмосферного давления. Проявления почти всех климатических факторов зависят от инсоляции и, в свою очередь, меняют интенсивность потока солнечных лучей над поверхностью почвы.

Действие света на насекомых проявляется, во-первых, через фотосинтез, в процессе которого создается органическое вещество, во-вторых, через изменения других экологических факторов. Однако примеров непосредственного воздействия света на жизнедеятельность

насекомых сравнительно мало. Так, личинки стрекозы *Aeschna umbrosa* L. в темноте снижают темпы метаболизма и через некоторое время гибнут, а гусеницы *Antheraea pernyi* G. — М. реагируют на изменение светового режима изменениями в активности некоторых ферментов. Значение светового фактора для видов, активных только в ночное время, и обитателей пещер ограничено. Между тем яркий для глаза человека свет может быть тусклым для насекомых, но постоянное яркое освещение сказывается на их жизнеспособности, особенно на продолжительности жизни имаго. Более многочисленны примеры воздействия света на поведение и развитие насекомых.

Насекомые могут существовать более или менее длительное время и в полной темноте. Однако свет лежит в основе зрительных восприятий и различных биологических ритмов: суточных (циркадных), сезонных и лунных. Интенсивный ультрафиолетовый свет губителен для насекомых.

Температура. Температура — первичный периодический фактор, действующий на живой организм непосредственно и через изменения других факторов среды.

Свойства поверхности объекта — его цвет, структура, площадь — определяют интенсивность поглощения и излучения тепла, а масса объектов — их теплоемкость. При уменьшении размеров объекта его теплоемкость меняется быстрее, чем способность к восприятию и передаче тепла. Таким образом, при дефиците тепла в суровых условиях высоких широт более крупные организмы имеют некоторые преимущества по сравнению с мелкими.

В связи с тем что насекомые очень малы, они быстрее, чем другие животные, согреваются солнечными лучами, но быстрее и остывают в тени. Не имея постоянной температуры тела, они в значительно большей мере зависят от состояния среды, и излучение тепла для них существеннее, чем температура воздуха.

Диапазон температур, в котором возможны проявления активной жизнедеятельности насекомых, варьирует у разных видов. На графике, приведенном на рисунке 180, видно, что этот диапазон ограничен 15 и 38 °С, и за его пределами интенсивность жизненных процессов закономерно снижается.

Температурный оптимум, в зоне которого общие проявления жизнедеятельности наиболее эффективны при наименьших затратах энергии, смещен к повышенным температурам. Субоптимальные и супероптимальные температурные зоны допускают нормальную активность насекомых, но при дальнейшем изменении температуры наступает холодовое или тепловое оцепенение, ведущее к гибели. При тепловом оцепенении, ставшем постоянным, возврат к активной жизнедеятельности уже невозможен, но окончание от холода сменяется переохлаждением до критической точки, когда освобождается скрытая теплота плавления и тело насекомого разогревается почти до 0 °С. Некоторые насекомые способны переносить весьма длительные и глубокие понижения температуры в состоянии анабиоза. Например,



Рис. 180. Кривая Бахметьева, характеризующая изменение состояния насекомого под воздействием температуры среды (по Яхонтову, 1964)

гусеницы кукурузного мотылька (*Ostrinia nubilalis* L.) оживали после охлаждения до -190°C . При объяснении этого явления и при расчете критической точки переохлаждения следует учитывать, что соки тела насекомого служат антифризами и замораживают при температурах более низких, чем вода.

В прикладных исследованиях часто приходится сталкиваться с необходимостью установления пределов выносливости и температур, предпочитаемых насекомыми. Взрослые особи непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.), например, погибают при получасовом охлаждении до -4°C . Имаго саранчи *Melanoplus mexicanus* L. гибнут при -8°C через двое суток, а зимующие гусеницы златогузки *Nyctia phaeorrhoea* L. способны выдерживать охлаждение до -14°C в течение 158 дней.

При повышении температуры до $45\text{--}48^{\circ}\text{C}$ многие насекомые гибнут, но личинки некоторых жуков-златок и нимфы пустынной саранчи сохраняют активность при 52°C , а личинки мух-береговушек активны даже при 65°C .

Температуры, обычные для многих видов насекомых, весьма далеки от этих крайних значений. Способность насекомых к перенесению повышенных или пониженных температур варьирует в зависимости от физиологического состояния, предшествующего опыта и условий существования индивидов.

При выявлении предпочитаемых температур (термопреферендума) обычно используют приборы, поддерживающие градиент тепла или дающие возможность выбора одной из двух экспериментальных камер, в разной степени нагретых. В этих условиях комнатная муха (*Musca domestica* L.) обычно предпочитает температуру 42°C , вошь *Pediculus humanis* L. — от 24 до 32°C , но значения термопреферендума могут меняться в зависимости от сопутствующих обстоятельств. На-

пример, муравьи *Formica rufa* L., содержащиеся ранее при 3—5 °С, избирали температуру от 23 до 29 °С, а содержащиеся при 27—29 °С — температуру от 32 до 52 °С. Для пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) выявлен следующий ход изменений термопреферендума, °С: нимфа I возраста — 30,1, II возраста — 28,8, III возраста — 31,6, IV возраста — 37,1, нимфа V возраста — 36,7, молодые имаго — 39,3, половозрелые особи — 29,4. В ночное время многие насекомые избирают более низкие температуры, чем днем.

В зависимости от термопреферендума, выражающего биологические требования вида, и от диапазона переносимых температур насекомые разделяются на stenотермных и эвритермных. Первые выносят лишь ограниченные колебания теплового режима, вторые способны переносить изменения фактора в более широких пределах. Паразиты теплокровных животных, как и многие представители фауны тропиков, как правило, stenотермные и теплолюбивые. Среди stenотермных холодолюбивых видов фауны снегов Гималаев выделяются группы ногохвосток и двукрылых, активных в диапазоне температур от 0 до -10 °С, от 0 до 5 °С и наконец активных только в солнечные часы дня при температурах от 5 до 10 °С. Представители двух первых групп настолько чувствительны к повышению температуры, что гибнут через несколько минут от тепла руки человека.

Примеры эвритермных видов: зеленая падающая муха (*Lucilia serricata* Mg.), бабочка-крапивница (*Aglais urticae* L.), панцирные клещи (*Oribatei*), обитающие на голых скалах внутриконтинентальных районов и переносящие колебания от 60 днем до 0 °С ночью.

Насекомым присуща и собственная терморегуляция. Об этом свидетельствует, например, то, что мертвые жучки-чернотелки в пустыне нагреваются на 2—9 °С сильнее, чем живые. У черного таракана (*Blatta orientalis* L.) благодаря испарению с поверхности тела или усиленному потреблению кислорода температура либо слегка повышается, либо понижается, но только, если температура среды выходит за пределы 13—25 °С.

Медоносные пчелы в жаркую погоду проветривают улей, но при температуре ниже 13 °С начинают усиленно двигаться и скучиваются. При этом особи, остывающие на периферии скопления, переползают в его центр, вытесняя разогревшихся. В результате температура воздуха в улье повышается до 30 °С. Большое значение для терморегуляции имеет вибрация крыльев шмелей и бражников, которые способны взлетать лишь при температуре крыловых мышц не ниже 34,5 °С. Многие виды насекомых повышают свою температуру, выползая на освещенные солнцем места.

Для оценки влияний температуры на ход развития насекомых обычно пользуются критерием суммы эффективных температур, отсчет которых ведут от заранее вычисленного значения нижнего порога развития. Например, муха-дрозофила (*Drosophila melanogaster* Mg.) развивается при температуре не ниже 13,5 °С — пороговой для данного вида. Соответствующие значения температурного порога для яб-

лонной тли (*Aphis pomi* Deg.), комнатной мухи (*Musca domestica* L.) и рыжего таракана (*Blatella germanica* L.) составляют 7, 12 и 6,5 °С. Для амбарного долгоносика (*Sitophilus granaria* L.) температурный порог развития 11 °С, для капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.) — 9,8, шведской мухи (*Oscinella frit* L.) — 8, озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) — 10, колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) — 12 °С.

При более низких температурах развитие тормозится, но если их среднесуточные значения превосходят пороговые, то развитие продолжается и насекомые через положенный срок достигают половой зрелости.

В допустимых для каждого вида пределах длительность развития сокращается с повышением температуры, а его скорость возрастает. Эта зависимость, выраженная гиперболой Блунка, соответствует принципу кинетики химических реакций, по которому увеличение температуры на 10 °С приводит к ускорению реакций и процессов в 2—4 раза. Так, эмбриональное развитие колорадского жука при 17 °С завершается через 216 ч, а при 27 °С — через 96 ч.

Способность биологических объектов к терморегуляции, активному выбору предпочитаемых температур и поддержанию гомеостаза позволяет противопоставить термостабильные и термолабильные процессы, стадии и фазы, которые в меньшей или большей степени подвержены влияниям температуры. В частности, период дробления в эмбриогенезе колорадского жука относительно термостабилен, а его заключительные этапы термолабильны.

Способность широко распространенного в Европе клопа-солдатика (*Pyrhocoris apterus* L.) давать только одно поколение и на юге, и на севере ареала определяется избирательностью субстратов, нагреваемых не более чем до 23 °С.

Расчет сумм эффективных температур (S) проводят по формуле

$$S = (t - t_0)n,$$

где t — среднесуточная температура воздуха; t_0 — значение нижнего порога развития; n — число дней, необходимых для развития.

Например, *Drosophila melanogaster* Mg. ($t_0 = 13,5$ °С) при 26 °С развивается 20 дней, а при 19,5 °С — 41,7 дня. Таким образом, и в первом случае, когда $S = (26 - 13,5)20 = 250$, и во втором — $S = (19,5 - 13,5)41,7 = 250,2$ сумма эффективных температур одинакова (тепловая константа) и может быть использована для прогноза сроков развития, так как $n = S/(t - t_0)$.

Для яблонной тли сумма эффективных температур (S), °С — 114, комнатной мухи — 230, амбарного долгоносика — 360, капустной моли — 380, шведской мухи — 400, озимой совки — 1000, для рыжего таракана — 1900. Зная, например, что в Ленинградской области сумма эффективных температур сверх порога развития капустной моли 9 °С составляет примерно 740 °С, можно ожидать появления здесь не ме-

нее двух поколений вредителя. В Омской области ($S = 1150^\circ\text{C}$) возможно развитие трех поколений этого вредителя, в Краснодарском крае ($S = 2300^\circ\text{C}$) — уже 5—6 поколений. Такие расчеты применительны лишь к тем видам, число поколений которых варьирует в зависимости от условий существования и не закреплено генетически, как, например, у тутового шелкопряда *Bombyx mori* L.

Нередко регистрация сумм эффективных температур позволяет прогнозировать сроки появления вредящих фаз и планировать защитные мероприятия. В частности, инсектициды против колорадского жука на картофеле целесообразно применять при $S = 150^\circ\text{C}$ (при $t_0 = 12^\circ\text{C}$), поскольку к этому времени начинается массовое появление вредителя.

Расчеты сумм эффективных температур имеют ориентировочное значение; их следует корректировать с учетом данных непосредственных наблюдений за состоянием популяций вредителей. Кроме того, сроки развития вредителей зависят не только от накопленного тепла, но и от колебаний температуры, которые обычно содействуют их сокращению. При пониженных температурах длительность жизни отдельных особей значительно возрастает. Так, если при 30°C мухи *Drosophila melanogaster* Mg. существуют в среднем 21 день, то при 15°C — не менее 130 дней.

Подвержена влиянию климатических факторов и плодовитость насекомых: она максимальна при оптимальных условиях, но пожизненная плодовитость самок зависит от сроков их существования. Нередко сокращение числа яиц, откладываемых самкой ежедневно при пониженных температурах, компенсируется длительностью периода их откладки, и в конечном счете максимально плодовитыми оказываются наиболее долговечные, а не наиболее активные особи. Более всего яиц в единицу времени самки шведской мухи откладывают при температуре $18\text{—}39^\circ\text{C}$, муха-меромиза (*Meromyza saltatrix* L.) — при $20\text{—}30$, а луговой мотылек *Loxostege sticticalis* L. — при 25°C .

Влажность. Отделить влияние влажности от воздействия других экологических факторов трудно, а порой и невозможно. Если имеются доступные источники влаги, насекомые легко переносят сухость воздуха, и лишь формы, постоянно обитающие в водоемах (гидробиионты), гибнут на суше.

Влияние влажности на длительность и скорость развития обычно определяется воздействием температуры. У комнатной и зеленой падальной мухи (*Musca domestica* L. и *Lucilia serricata* Mg.) обнаружена линейная зависимость между скоростью развития и дефицитом влажности, а у перелетной саранчи скорость развития возрастает при повышении относительной влажности до 70%. При более высокой влажности развитие саранчи тормозится и многие особи поражаются грибными и бактериальными болезнями.

Сухопутных насекомых подразделяют на гигрофилов, обитающих во влажных местах, мезофилов, менее требовательных к влажности

атмосферы, и ксерофилов, приспособленных к постоянному дефициту влажности.

Для пополнения запасов воды некоторые насекомые пьют росу (клоп-черепашка — *Eurygaster integriceps* Put.) или соки растений, потребляют влагу с пищей либо используют метаболическую воду, образуемую при окислении жиров и других органических веществ. Гусеницы платяной моли (*Tineola biselliella* L.) и мельничной огневки (*Ephestia kuhniella* Zell.), амбарный и рисовый долгоносики (*Sitophilus granaria* L. и *S. oryzae* L.), питаются субстратами с небольшим содержанием влаги, обходятся метаболической водой. Между тем гигрофильные насекомые, и в особенности дышащие жабрами гидробионты, потребляют значительное количество воды через пронизываемые покровы.

Один из способов экономии водных запасов, постоянно расходуемых при обмене веществ, транспирации и испарении, — выделение концентрированной мочи. Для выведения избытка воды, потребленной с соком растений, служат фильтрационные камеры кишечника.

Снижение содержания воды в организме разные виды насекомых переносят неодинаково: колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) выдерживает подсушивание на 50 %, жук *Catalpa lanigera* L. — на 25 %, а жук *Lachnosterna* sp. погибает при подсушивании на 15 %. Между тем личинки некоторых комаров, живущие в пересыхающих лужах, остаются живыми в течение 10 лет, сохраняя не более 3 % воды от массы тела. Однако эти данные характеризуют разнообразие реакций насекомых на изменение влажности лишь в экспериментальных условиях.

В природе влияние влажности опосредуется температурой и другими факторами среды. Поэтому в практике экологических исследований обычно рассматривают совместное влияние влажности и температуры, для демонстрации которого используют многообразные индексы, коэффициенты и диаграммы. При их расчете и построении удобно пользоваться принятыми в метеорологии параметрами: усредненными (среднедневными, среднедекадными и т. п.) значениями температуры воздуха и влажности, причем влажность учитывают либо в относительном выражении, либо в виде суммы осадков за тот или иной период.

Для прогноза и выявления лимитирующих факторов применительно к каждой стадии развития насекомого используют биоклимодиаграммы Б. П. Уварова (рис. 181).

Располагая метеосводками для территории и сезона массового появления вида, на соответствующем графике можно очертить зону оптимума, контуры которой при наложении на графики, построенные для иных территорий и сезонов, сразу выявляют, что и для какой фазы развития служит лимитирующим фактором. Из приведенного графика видно, что избыточные осадки в октябре (X), декабре (XII), январе (I) и феврале (II) были причиной гибели зимующих яиц мароккской саранчи, как и их недостаток и повышение температуры в

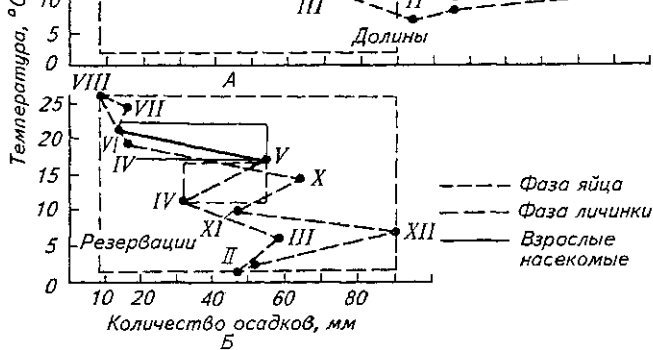


Рис. 181. Биоклимодиаграмма Б. П. Уварова для мароккской саранчи в Малой Азии (по Бей-Биенко, 1966):

А — неблагоприятные и Б — благоприятные условия жизни

летнее время (VI—VIII). Понижение температуры в апреле (IV) неблагоприятно сказывалось на имаго.

Второстепенные факторы. При сильном ветре насекомые, не успевшие укрыться в убежищах, разносятся на далекие расстояния. Оказавшись в непривычных для себя условиях, они гибнут или приспосабливаются к этим условиям, причем эвритопные виды, отличающиеся повышенной экологической валентностью, имеют больше шансов на выживание, чем стенотопные виды. Нечасто условия на новой родине благоприятны для мигрантов, и насекомые обычно избегают порывов ветра. Все же некоторые из них, обладая своеобразными парусами — пушистыми щетинками и выростами тела, приспособлены к пассивному расселению токами воздуха.

При резком падении атмосферного давления, что обычно предвещает бурю, насекомые особенно активны. В этом нетрудно убедиться, наблюдая за муравейником. Позднее, прекращая перемещения и снижая активность, они пережидают ураган, но остаются подверженными косвенным влияниям ветра, меняющего температуру и содействующего испарению влаги. Пониженное атмосферное давление стимулирует открытие некоторых видов бабочек и веснянок. Кроме того, насекомые при миграциях как бы следуют за снижением давления, устремляясь в те районы, где значения его ниже. Они также восприимчивы к ионизации атмосферы до и после грозы, во время лесных пожаров и электрических разрядов молний.

Положительные ионы, как правило, стимулируют активность насекомых, к отрицательным они безразличны, но в лабораторных экспериментах тли *Acyrtosiphon pisi* Kalt. реагировали на них торможением линьки. На многих насекомых влияет изменение направленности электрического поля, вероятно, в связи с накоплением электростатических зарядов на теле. Во время геомагнитных бурь активность многих насекомых повышается, а дрозophilы реагируют даже на слабое электрическое поле (до 200 В/м) и его изменения, например, при прохождении над ними облаков.

МИКРОКЛИМАТ И РЕГУЛЯЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

Совместное влияние климатических факторов определяет условия существования и жизнедеятельности насекомых в самых общих чертах. В этом смысле можно утверждать, что климат Заполярья, например, слишком суров для колорадского жука, вредоносность которого проявляется в более теплых районах.

Наряду с метеорологическими условиями для насекомых ввиду их малых размеров и подвижности особое значение приобретают микроклимат, то есть климат на уровне организма, реальные условия существования, которые определяют биологические реакции насекомого в данное время и в данном месте.

Обычные агротехнические приемы существенно меняют микроклимат пашни, который становится более суровым после жатвы и вспашки. При этом влажность воздуха в поле редко падает ниже 50 %, а для обитающих на растениях насекомых она более высока и постоянна. В целом микроклимат пашни характеризуется большими колебаниями температуры, повышенной влажностью, ослабленными порывами ветра и осадками, бедностью красными и синими лучами солнечного спектра, но относительным богатством инфракрасными.

Пределы изменчивости климатических (микроклиматических) факторов, которые насекомые переносят в недействительном состоянии, значительно шире пределов их активности, а тем более пределов развития и размножения. Нередко виды, весьма устойчивые к различным климатическим воздействиям среды, после холодной зимы и жаркого лета устремляются в брачный полет только ранней осенью, в предвечерние часы редких теплых и ясных дней.

Таким образом, при воспроизводстве популяций диапазон допустимой изменчивости факторов еще более ограничен.

Зависимость размножения и развития насекомых от внешних условий корректируется и опосредуется соответствующими актами поведения. Обычно любое изменение воздействия фактора вызывает некоторое повышение активности и ориентировочную реакцию, направленную на отыскание благоприятных условий. Однако при невозможности их выбора насекомые впадают в оцепенение, когда резко сокращается обмен веществ, или вырабатывают еще более совершенные и специфические приспособления.

В частности, некоторые ногохвостки испытывают нимфоз — изменение облика, сопутствующее сокращению активности. Втягивая придатки и облекаясь дополнительной личиночной шкуркой, они становятся похожими на мелких куколок высших насекомых и в этом состоянии пребывают до наступления благоприятных условий существования. Для личинок большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) обычно явление реверсии, связанное с ухудшением условий существования: продолжая линять, они сокращаются в размерах и начинают расти лишь в благоприятных условиях.

Однако наиболее распространенное средство перенесения экстремальных условий среды — диапауза — долговременное торможение метаболизма и всех видов активности в ответ на сигнальные влияния сезонных изменений климата. Диапауза предвещает наступление зимней бескормицы и холодов или иссушающего летнего зноя. Обычный стимул к ее развитию — астрономически точное изменение фотопериода.

В момент наступления диапаузы и температура, и количество корма вполне отвечают нормам поддержания активной жизнедеятельности насекомого, но диапауза наступает в ответ на сокращение продолжительности дня — признак приближения осени. Если нарушить естественный режим освещенности в конце лета, осветив плодовый сад на 2 мин после захода солнца, то вредоносные гусеницы листовертки *Adoxophyes* sp. не впадают в диапаузу и погибают при первых же заморозках. Таким образом, диапауза не сводится к оцепенению и другим формам физиологического покоя, наступающим при воздействии экстремальных условий. Более того, для ее преодоления необходимо длительное воздействие пониженных температур. В противном случае, например, если до завершения диапаузы перенести насекомое в теплые условия, оно вскоре погибнет.

Для многих обитателей умеренных широт с резко выраженной цикличностью сезонных изменений климата диапауза становится необходимым элементом жизненного цикла, обеспечивающим его продолжение после зимовки. Содействуя развитию особой устойчивости к пониженным температурам, она вместе с тем обеспечивает экономное расходование накопленных ранее резервов и синхронизацию потребностей насекомого с возможностями их удовлетворения. Для обитателей тропиков диапауза — средство защиты от перегревания и потери влаги в период сухого сезона.

Способность впадать в диапаузу закреплена генетически, но ее реализация и сроки программируются фотопериодом. Например, у тутового шелкопряда она наступает в фазе яйца, но только в том случае, если отложившая его самка развивалась при строго определенном режиме освещенности. При этом в ее подглотовом ганглии синтезируется специфический гормон, проникающий в формирующиеся яйцечники и достигающий ооцитов. У повреждающей хлопчатник хлопковой моли (*Pectinophora gossypiella* St.) гусеницы последнего возраста впадают в предкулолочную диапаузу в зависимости от фотопериода в

момент инкубации яиц, а у колорадского жука имагинальная диапауза наступает вскоре после окрыления. Во всех этих случаях для фотопериодической реакции имеет значение лишь абсолютная длительность светлого времени суток, но у стрекозы *Anax imperator* L. диапауза возникает лишь при удлинении дня со скоростью менее 2 мин в сутки. Достигая последнего возраста в начале июня, когда день нарастает быстрее, стрекоза окрыляется в тот же год, однако те особи, которые задерживаются в развитии, окрыляются весной следующего года, после диапаузы.

Подавляющее большинство насекомых активно при длинном дне и уходят в диапаузу при сокращении фотопериода (рис. 182, А). При этом даже сумеречная освещенность воспринимается как продолжение дня и предотвращает диапаузу. У некоторых обитателей тропиков, наоборот, фотопериодическая реакция проявляется при удлиннном дне, и, таким образом, по активности они короткодневные (рис. 182, Б). Среди них наиболее известен тутовый шелкопряд. Кукурузный мотылек, капустная и репная белянки и некоторые другие виды диапаузируют при средних значениях фотопериода, оставаясь активными при длинном и коротком дне.

Приведенные графики демонстрируют, кроме того, гетерогенность популяций и пределы индивидуальной изменчивости в фотопериодических реакциях. Например, у восточной плодожорки (*Grapholitha molesta* Busk.), относимой к длиннодневным видам, некоторая часть популяции впадает в диапаузу при сокращенном фотопериоде.

С еще большей определенностью лабильность фотопериодических реакций проявляется у видов, распространенных повсеместно, например у совки *Acronycta rumicis* L. Будучи длиннодневной формой на

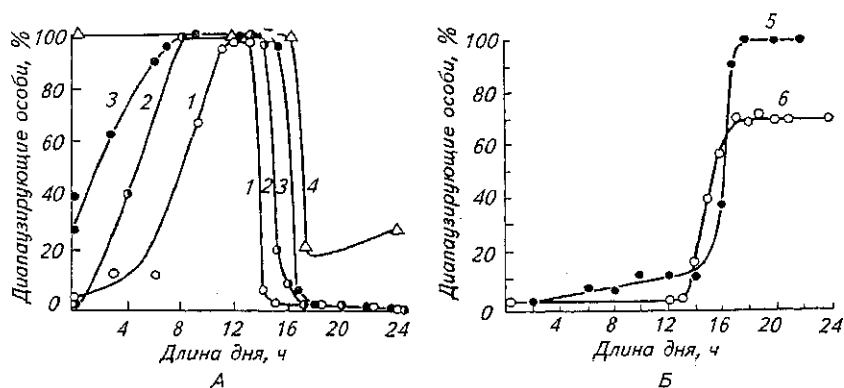


Рис. 182. Изменение числа диапаузирующих особей под влиянием фотопериода у длиннодневных (А) и короткодневных видов (Б) (по Данилевскому, 1965):

1 — восточная плодожорка; 2 — капустная белянка; 3 — совка *Acronycta rumicis*; 4 — колорадский жук; 5 — цикадка *Stenocranus minutus*; 6 — тутовый шелкопряд

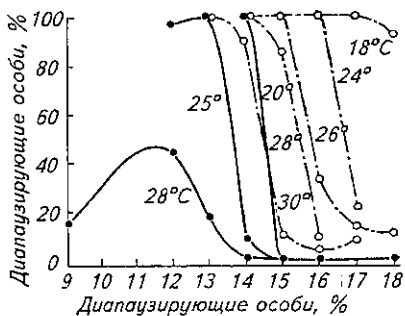


Рис. 183. Сдвиг фотопериодической реакции под воздействием различных температур (по Данилевскому, 1965):

сплошные линии — хлопковая совка; прерывистые — колорадский жук

широте Санкт-Петербурга, она уходит в диапаузу при 19-часовом освещении, а на побережье Черного моря — при 15-часовом. При повышении температуры наблюдается смещение порогов фотопериодической реакции к некоторой короткодневности (рис. 183), что соответствует зональным изменениям климата.

В развитии диапаузы выделяют подготовительный период, когда испытывшие фотопериодическую индукцию насекомые накапливают необходимые резервы, тормозят половую активность и резорбируют сформированные ранее яйца. Далее происходит

общее подавление активности и газообмена, обезвоживание тканей тела и дегенерация крыловых мышц. Все эти процессы контролируются нейросекретами, переводящими метаболизм на гликолитический путь, и через 2—3 недели подготовительный период сменяется периодом диапаузы. Покоящиеся в этом состоянии насекомые отличаются высокой устойчивостью к экстремальным условиям существования.

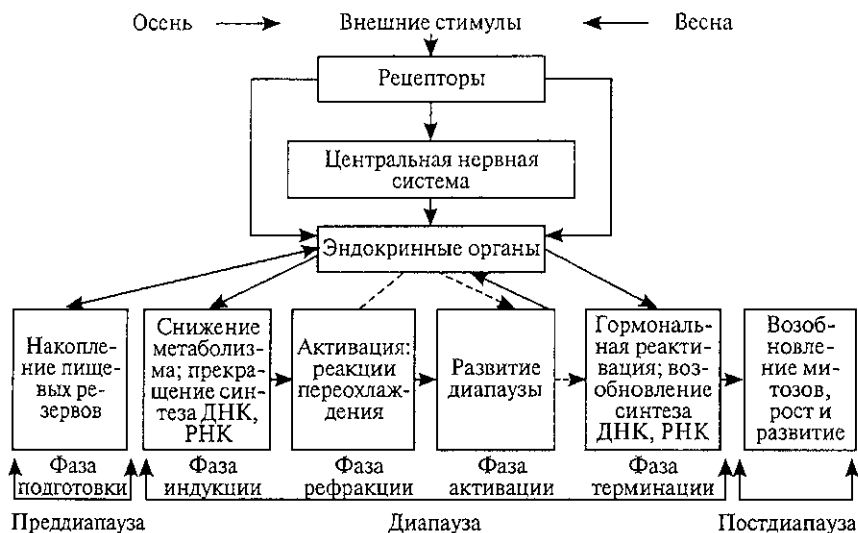


Рис. 184. Последовательные фазы развития диапаузы у насекомых (по Gillot, 1980)

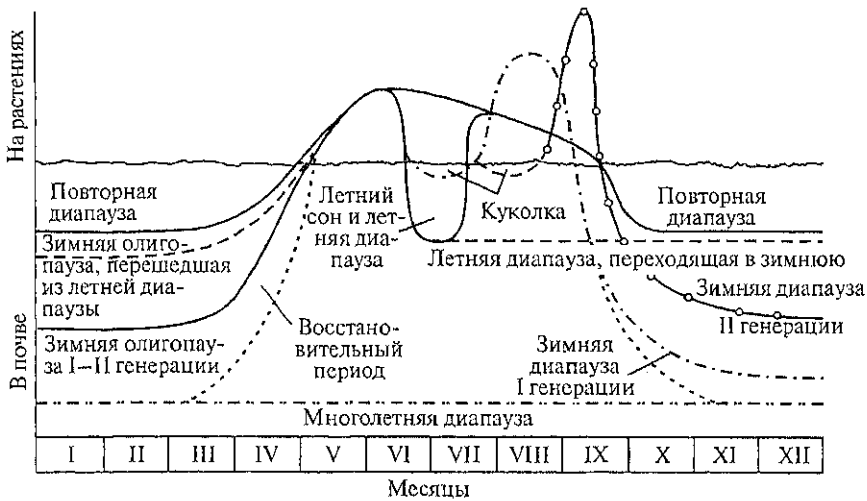


Рис. 185. Различные типы диапаузы у колорадского жука (по Ушатинской, 1982)

Через 1,5—2 мес или более начинаются процессы реактивации, которые при благоприятных условиях среды приводят к полному восстановлению активности. Однако у многих насекомых реактивация тормозится низкими температурами в конце зимы, и состояние диапаузы постепенно переходит в состояние физиологического покоя — оцепенение, которое может быть прервано в любое время.

Изредка сильные оттепели в конце зимы провоцируют выход насекомых с мест зимовки, что может повлечь за собой их гибель от переохлаждения. Многие аспекты и процессы диапаузы насекомых остаются еще неясными, поэтому приведенные описание и схема (рис. 184) в дальнейшем должны быть конкретизированы.

О сложности диапаузы можно судить по состояниям колорадского жука, способного впадать в зимнюю и летнюю диапаузу, испытывать повторную и затяжную диапаузу (суперпаузу), длящуюся несколько лет, или временно прерывать свою активность, впадая в разные формы физиологического покоя (рис. 185).

ГИДРОЭДАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Воздействие климатических факторов на насекомых преломляется в различных средах по-разному. Во время длительных перелетов и при пассивном разносе токами воздуха насекомые испытывают это воздействие непосредственно и в полной мере. Часто микроклимат избираемых местообитаний смягчает слишком резкие колебания тем-

пературы, влажности, солнечной инсоляции. Например, обитатели водных сред легко поддерживают водный баланс, и даже в сильные морозы они не охлаждаются ниже -4°C .

Постоянству гидротермического режима водоемов противопоставляются дефицит и сезонные колебания в концентрации кислорода, осмотические и химические свойства растворов неорганических соединений, биогенных веществ и метаболитов. Многие насекомые обладают специальными приспособлениями к водному образу жизни, другие, посещая глубины лишь на краткие сроки, сохраняют повадки и внешний вид, присущие наземным существам.

Пресноводные насекомые не осваивают для обитания моря и океаны. Связи насекомых с пресными водами обычно непостоянны: почти все представители отрядов поленок, стрекоз, веснянок, вислокрылок и ручейников развиваются в воде до окрыления; в фазе имаго они становятся обитателями прибрежной растительности. Среди клопов, сетчатокрылых, жуков, двукрылых, перепончатокрылых и бабочек к таким амфибионтам относятся представители отдельных семейств, родов и видов, причем некоторые из них, постоянно обитая в воде, лишь изредка перелетают в новые водоемы. Таковы, например, жуки-плавунцы и водолюбы, клопы-гладыши и беластомы. Некоторые паразитические перепончатокрылые редко погружаются под воду, лишь при поиске потенциальных хозяев.

Особая чувствительность ряда водных насекомых к загрязнению сточными водами позволяет использовать их как биологические индикаторы. По количеству этих насекомых можно судить о состоянии водоемов и характере их эксплуатации. Некоторые водные насекомые способны накапливать в своем теле пестициды и радиоактивные отходы.

В связи с тем что водные насекомые служат кормом для промысловых рыб, они способствуют биогенной миграции химических элементов и в значительной степени обеспечивают круговорот веществ в водоемах.

Следует отметить, что, несмотря на высокое совершенство приспособлений к водному образу жизни, насекомые — исконно наземные организмы, вторично освоившие пресные воды.

Подавляющее большинство насекомых так или иначе связаны с почвой. Геобионты обитают в почве постоянно, на поверхность выбираются только в поисках полового партнера либо при затоплении ливнями или талыми водами. Таковы многие первичнообескрылые, а также термиты, медведки, эмбии. Геофилы проходят в почве определенные фазы жизненного цикла; к ним относятся прямокрылые, многие двукрылые и жуки. Геоксены — временные посетители почвы; они лишь укрываются в почвенных порах от врагов или преследуют в них свои жертвы.

Почва насыщена разнообразными живыми организмами, которые из-за малых размеров и стремления избежать света малозаметны для наблюдателя. В богатых гумусом почвах лиственных лесов число насекомых достигает многих тысяч на 1 м^2 верхних горизонтов. Особенно многочисленны здесь ногохвостки, жуки, личинки двукры-

лых, а из членистоногих других групп — различные клещи. В целинной степи их численность в расчете на 1 м² достигает 2000 особей, а в удобренных почвах поля, засеянного пшеницей, превышает 5000.

Почвообитающие насекомые в основном — сапрофаги; они содействуют переработке растительного опада, трупов (некрофаги) и экскрементов (капрофаги), существенно ускоряя биогенный круговорот веществ и миграцию химических элементов в биогеоценозах. В этом отношении они не уступают дождевым червям и микроорганизмам. В частности, некоторые ногохвостки и клещи в десятки раз ускоряют разложение персистентных хлорорганических инсектицидов до нетоксичных метаболитов и кроме очищения почв обуславливают повышение их естественного плодородия.

Почва как среда обитания своеобразна. Она промежуточна между водной и воздушной средой и включает в себя твердые, жидкие и газообразные компоненты. При удалении от поверхности почвы в глубину возрастают дефицит кислорода и концентрация углекислоты, а почвенные поры становятся все более тесными. Обычно насекомые сосредоточиваются в самых верхних горизонтах почвы, до глубины 20—30 см, но некоторые термиты пустынь прокапывают ходы к водоносным слоям на глубину 10—15 м.

Почвообитающие насекомые отличаются малыми размерами тела, редуцией органов зрения, неразвитостью трахейной системы и проницаемостью бесцветной кутикулы для влаги и газов.

Связи насекомых с почвой не случайны; они не сводятся к выработке частных приспособлений к обитанию в ее полостях и пустотах. По-видимому, именно здесь многоногие предки насекомых впервые обрели характерные признаки класса и, обособившись от членистоногих других групп, последовательно осваивали наземную и воздушную среды.

Почти все компоненты эдафона — комплекса почвообитающих организмов — будь то насекомые или бактерии, прямо или косвенно связаны с растениями, которые, в свою очередь, распределяются в строгом соответствии с типами почв и климатом местности.

Многие почвенные насекомые служат надежными индикаторами состояния и свойств почвы. Так, число сапрофагов в почве возрастает по мере увеличения в ней количества гумуса. Последовательным стадиям гумификации листового опада до перегноя соответствует последовательная смена доминирующих видов ногохвосток: *Isotoma oleracea* — Hypogastruridae — *Proisotoma minuta* — *Isotoma notabilis* — *Onychiurus armatus*.

Обитание в почве личинок темного (*Agriotes obscurus* L.) и полосатого (*A. lineatus* L.) шелконов указывает на кислую реакцию среды (рН 4—5,2), тогда как хлебный жук-кузька (*Anisoplia austriaca* Hbst.) или мраморный хрущ (*Polyphylla fullo* L.) избирает почвы с рН 6—8. Состав почвенной энтомофауны меняется в зависимости от режимов землепользования и может служить индикатором для оценки процессов деградации и восстановления земель.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Особенность биотических факторов среды состоит прежде всего в том, что они взаимодействуют с подверженными их влиянию популяциями и зависят от их свойств. Если одни из этих факторов жизненно необходимы для насекомых (симбионты, половой партнер, источник пищи и др.), то действие других (конкуренты, паразиты, хищники и др.), напротив, отрицательно. Однако хищники, например, могут косвенным образом содействовать благополучию популяций за счет уничтожения ослабленных и больных особей.

Многие хищники и паразиты реагируют на состояние популяций, ослабляя или усиливая свое действие двумя принципиально различными способами. При возрастающей плотности популяции жертв они, сохраняя свою численность неизменной, становятся более прожорливыми и агрессивными. Этой функциональной реакции можно противопоставить реакцию численную, когда плотность популяции жертв стимулирует размножение и рост численности хищников и паразитов.

Взаимодействия биотических факторов с популяциями насекомых могут быть более или менее тесными. Диапазон этих взаимодействий включает экологические связи между членами одной и той же популяции, между разными популяциями одного вида и между разными видами. Противопоставляя внутривидовые и межвидовые отношения, оценим их влияния и результаты по изменениям темпов воспроизводства популяций, а также баланса между рождаемостью и смертностью.

Внутривидовые отношения. Наиболее явный пример внутривидовых отношений — взаимодействия половых партнеров, которые были рассмотрены выше. Здесь остановимся на обсуждении эффекта группы, массового эффекта и отдельных примеров внутривидовой конкуренции.

Э ф ф е к т г р у п п ы. Объединение насекомых в группы нередко содействует их выживанию и размножению. Роевание самцов комаров служит средством привлечения самок, а совместное обитание личинок мух на трупах и экскрементах благодаря выделяемым ими протеолитическим ферментам способствует разжижению и усвоению субстратов. Особенно наглядно проявляется эффект группы при фазовом полиморфизме, свойственном саранчовым, гусеницам некоторых бабочек, немногим жукам, тлям, сенокосам, тараканам и сверчкам. Объединение в стаи часто провоцирует усиление метаболизма и активности насекомых, содействует их миграциям и расселению на новые территории, может вызывать вспышки массового размножения вредителей.

М а с с о в ы й э ф ф е к т. В отличие от эффекта группы массовый эффект, вызванный перенаселением среды, часто обуславливает сокращение популяций. Массовый эффект можно наблюдать на примере вредителей запасов, заселяющих элеваторы и мукомольные

предприятия. Малый мучной хрущак (*Tribolium confusum* Duv.), зерновой точилицик (*Rhizopertha dominica* F.) и рисовый долгоносик (*Sitophilus oryzae* L.) сокращают плодовитость после того, как плотность их популяций достигнет некоторого предела. Одновременно замедляется развитие личинок, а особи *T. confusum* Duv. начинают пожирать собственных потомков. Так, при числе жуков в 1 г муки, составляющем 1,25; 2,5; 5; 10; 20 и 40 особей, процент съеденных яиц с 7,7 возрастает соответственно до 17; 20; 39,7; 70,2 и 98,4.

Явления такого рода, названные самоограничением популяций, препятствуют их слишком быстрому вымиранию в ограниченных средах. Проявления массового эффекта отмечают до наступления конкуренции за пищу и жизненное пространство.

У паразитических хальцид *Nasonia vitropennis* L., заселяющих мух *Phaenicia sericata* Zt, сокращается способность к воспроизводству, когда плотность популяции паразитов становится чрезмерной. Это связывают с тем, что при малой численности хозяев происходит торможение откладки яиц, а отложенные яйца, оставаясь неоплодотворенными, развиваются в самцов. Кроме того, гибель хозяев, зараженных более чем одной личинкой паразита, также приводит к возрастанию смертности личинок.

Внутривидовая конкуренция. Конкурентные отношения между особями одного вида проявляются в территориальном поведении, содействующем равномерному использованию имеющихся ресурсов, во внутривидовой иерархии, а также в некоторых особых формах взаимодействия особей.

Муравьи и термиты обычно избегают устраивать свои гнезда в непосредственной близости друг от друга и агрессивны к пришельцам из других семей. Ожесточенные схватки скарабеев (*Scarabaeus sacer* L.), отбивающих друг у друга тщательно выкатанные навозные шары, и стычки личинок австралийского навозника (*Aphodius howitti* Hbst.) содействуют рассредоточению популяций. Сходные функции имеют некоторые песни прямокрылых, охраняющих занятую территорию. Равномерное использование ресурсов проявляется и в стремлении паразитов избегать ранее заселенных хозяев.

Внутривидовая иерархия, предполагающая выделение доминирующих и подчиненных особей, наблюдается среди личинок майского хруща (*Melolontha melolontha* L.). Развиваясь в течение трех лет, личинки дифференцируются по возрастным группам, причем старшие оказывают угнетающее воздействие на младших. Поэтому вылет взрослых жуков имеет явственные трехлетние циклы, тогда как другие насекомые, развивающиеся столь же долго, но не конкурирующие между собой, окрыляются ежегодно.

Особыми формами внутривидовой конкуренции обладают личинки паразитических перепончатокрылых, существующие совместно в одном хозяине. Здесь некоторые из них преобразуются в мускулистых, снабженных крепкими челюстями особей, лишенных, однако, кишечника. Разрывая и перемешивая ткани хозяина, они облегчают

питание нормальных личинок, но сами через некоторое время погибают. К явлениям той же природы можно отнести формирование трофических яиц некоторыми муравьями. Предназначенные для выкармливания личинок царской пары, они с самого начала остаются стерильными.

Отношения такого рода необходимы для успешного существования и воспроизводства популяций — жертвуя в малом, они приобретают стабильность численности и устойчивость к внешним воздействиям.

Межвидовые отношения. Влияния, оказываемые разными видами друг на друга, могут быть положительными и отрицательными, обоюдными и односторонними. Различают отрицательные формы взаимодействий между видами, к которым относятся аменсализм, конкуренция, хищничество и паразитизм, а также положительные формы — мутуализм, синойкия, комменсализм, сотрудничество.

К о н к у р е н ц и я. Конкурирующие виды противодействуют друг другу в борьбе за пищу, укрытия, места откладки яиц. Следует отличать непосредственные влияния (а м е н с а л и з м), когда присутствие одного вида невыносимо для другого из-за выделяемых им метаболитов или из-за агрессивных форм его поведения, от конкуренции, или соперничества, за источники существования и воспроизводства.

При активном соперничестве, именуемом также интерференцией видов, один из них лишает другого доступа к источникам пищи и возможным местообитаниям. Нередкое для стрекоз стремление во что бы то ни стало изгнать особей другого вида с выбранных ими мест посадки у водоемов — один из примеров такого рода. Другой пример — трогательная охрана муравьями тлей, выражающаяся в том, что они отгоняют от тлей паразитов и хищников.

Пассивная конкуренция, или эксплуатация, развивается при совместном использовании ресурсов. В этом случае более конкурентоспособный вид постепенно вытесняет соперника. В основе этих взаимодействий лежит принцип конкурентного исключения, сформулированный Г. Ф. Гаузе. Суть принципа в том, что два вида, имеющие сходные требования к условиям существования, совместно обитать не могут. Один из них вытесняет другого.

Периодически изменяя микроклимат, можно добиться, например, устойчивого равновесного сосуществования популяций хрущаков *Tribolium castaneum* L. и *T. confusum* Div., имеющих сходные потребности в пище, но различающихся по отношению к влажности и температуре. Первый вид явно предпочитает условия тропиков, второй — аридные условия.

Весьма показательны отношения трех североамериканских видов рода *Megarhyssa*, откладывающих яйца в личинок пилильщика *Tremex columba* Panz. Сосуществуя и имея сходные потребности, они различаются между собой размерами яйцекладов, которые у *M. greeni* Wg. в среднем составляют 4 см, у *M. macrurus* Wg. — 8, у

M. atrata Scop. — 11,5 см. Это позволяет разным видам откладывать яйца в личинок, расположенных на различной глубине в древесине заселенных ими деревьев.

Принцип конкурентного исключения можно использовать для поиска возможных различий между сосуществующими близкими видами и оценить при этом действие различных условий на взаимоотношения между ними. Например, вытеснение суринамского мукоеда (*Oryzaephilus surinamensis* L.) малым мучным хрушаком (*Tribolium confusum* Duv.) возможно предотвратить, поместив в муку тонкие стеклянные трубочки. Используемые как убежища сравнительно мелкими личинками мукоеда, они сразу восстанавливают равновесие между конкурирующими видами.

При сильной межвидовой конкуренции ареалы конкурирующих видов сокращаются до оптимальных границ и остаются относительно неизменными. Если внутривидовые механизмы рассредоточения популяций превышают давление конкуренции, то ареал расширяется за пределы оптимума; при этом начинают действовать иные лимитирующие факторы.

Принцип конкурентного исключения позволяет очертить границы экологической ниши вида. Концепция экологической ниши — одна из важнейших в современной экологии. По образному выражению Ю. Одума, она представляет собой «профессию вида», а местообитание — его «адрес». Однако среди множества определений этого понятия нет ни одного общепринятого. По одному из них экологическая ниша — это диапазон условий, при которых существуют и воспроизводятся популяции, по другому — экологическая ниша равна общей сумме адаптаций. Очевидно, сколько-нибудь полное описание ниши можно представить как бесконечный ряд частных характеристик среды и свойств обитающих в ней организмов.

Приведенные примеры конкурентного исключения выявляют лишь некоторые, наиболее важные параметры, гарантирующие сосуществование конкурентов. В простейшем случае, ограничившись зависимостью организмов от какого-либо одного меняющегося фактора среды, можно дифференцировать экологические ниши разных видов. Основываясь, в частности, на законе толерантности Шелфорда (см. с. 213) и полагая, что приспособленность популяций соответствует их успеху в воспроизводстве, можно выделить разные варианты взаимодействия двух видов (рис. 186).

В случае, когда ниши полностью разобщены, населяющие их виды не конкурируют друг с другом. Если они вообще не вступают в конкуренцию с другими организмами, то их ниши близки к потенциально возможным в данной ситуации. Например, первые наземные обитатели оказались в своеобразном экологическом вакууме. Освободившись от конкуренции с водными организмами, они быстро заселили все возможные местообитания и, приобретая все возможные «профессии», распространились по всем доступным экологическим нишам. Насекомые, обретя крылья, первыми из наземных существ

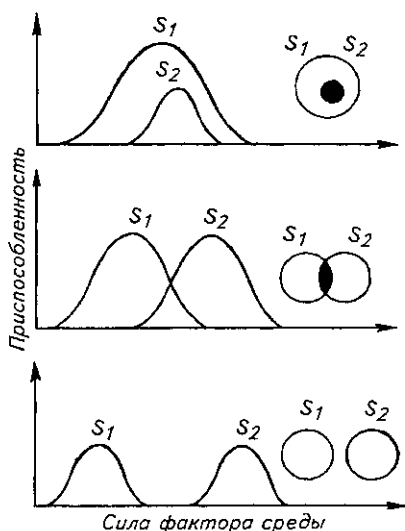


Рис. 186. Примеры возможных взаимодействий экологических ниш двух (S_1 и S_2) видов (по Пианке, 1981)

дельно сузится, заняв лишь некоторую часть потенциально возможной ниши.

К наиболее очевидным способам разобщения экологических ниш относятся: их пространственная изоляция, пищевая избирательность, различия в требованиях к микроклимату населяющих ниши организмов, а также дифференциация сезонной и суточной активности организмов.

Например, развивающиеся синхронно личинки стрекоз *Coenagrion resolutum* Ken. и *Enallagma boreale* Charp. избегают конкуренции, заселяя либо глубокие открытые водоемы, либо заросшие и мелкие. Случайно завезенный в 1900 г. в Калифорнию паразит цитрусовой щитовки *Aphidius chrysomphagis* Zt. распространился со своим хозяином во все цитрусоводческие районы. Впоследствии, в 1948 г., для усиления борьбы с щитовкой из Китая были интродуцированы паразиты близкого вида — *A. lingnanensis* Kug., которые, вытеснив первый вид отовсюду, кроме отдельных мест на побережье, оказались малоэффективными в подавлении численности щитовки. Во внутриконтинентальных районах, подверженных большим перепадам температуры и влажности, новый вид перестал размножаться из-за холодной инактивации спермиев, и потому снизилась эффективность защиты цитрусовых культур. Чтобы исправить создавшееся положение, в 1956 и 1957 гг. из Пакистана и Индии был интродуцирован третий вид этого рода — *A. melinus* Br., который, в свою очередь, вы-

вырвались в новые адаптивные зоны и лишь впоследствии рассредоточились по более тесным экологическим нишам, ограничиваемым воздействиями конкурентов.

В случае, когда экологические ниши частично совпадают, сосуществование видов становится возможным благодаря специфичности приспособлений, например, если имеются убежища, недоступные для более активного конкурента.

Наконец, в случае, когда ниша одного вида включает в себя нишу второго или они полностью перекрываются, произойдет конкурентное исключение или доминирующий конкурент отеснит своего соперника на периферию зоны приспособленности. В этом случае реальная экологическая ниша слабого конкурента предельно сузится, заняв лишь некоторую часть потенциально возможной ниши.

теснив *A. lingnanensis* Куг., содействовал успеху биологической борьбы с вредителем.

Сходным образом в США колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), перешедший с *Solanum rostratum* на картофель (*S. tuberosum*) и *S. carolinensis*, постепенно вытеснил с последнего его потребителя — *Leptinotarsa juncta* Say. во всех районах, кроме Флориды.

Примером дифференциации ниш по микроклимату является различие в потребностях двух видов крестоцветных блошек, повреждающих капусту: *Phyllotreta crucifera* F. и *Ph. striolata* Curt. Первый, светолюбивый, вид сосредоточивается на вершинах листьев, второй, теневыносливый, — у их основания. В результате оба вида существуют на одном растении без конкурентного исключения.

Способности близких видов использовать одни и те же ресурсы, но в разное время выражены у пчел рода *Andrena*. Вид *A. chylismia* L. посещает цветки рано утром, а вид *A. rozeni* Kby. — в конце дня. Еще более резкая дифференциация во времени наблюдается у дневных и сумеречных насекомых и насекомых, заселяющих сходные субстраты в разные сроки. Все это позволяет избежать взаимной конкуренции.

Х и щ н и ч е с т в о и п а р а з и т и з м. При этих формах взаимодействия популяций агрессивности хищников и паразитов противостоят способности их жертв к самозащите и усиленному воспроизводству.

Отличия хищников от паразитов состоят в том, что первые используют свою жертву однократно и умерщвляют ее, вторые более «расчетливы»; не заинтересованные в быстрой гибели хозяина, они пользуются им долговременно. Хищники, как правило, крупнее своей добычи; паразиты обычно мельче хозяев и нередко существуют в их теле, получая не только корм, но и защиту. Сопряженность такого рода взаимодействий особенно наглядна в абстрактной модели «хищник — жертва», разработанной Лоткой и Вольтерра. Здесь повышение численности жертв стимулирует размножение хищников (численная реакция). Вскоре чрезмерное обилие хищников приводит к резкому падению численности жертв, что, в свою очередь, ведет к вымиранию популяций хищников. Освободившись от хищников, оставшиеся жертвы быстро восстанавливают свою численность, провоцируя последующее размножение сохранившихся хищников. Все это проявляется в периодичности колебаний численности тех и других, и эти колебания в модельных ситуациях продолжаются как угодно долго.

В реальных условиях при резком сокращении числа жертв многие хищники и некоторые паразиты переключаются на другие виды и тем самым избегают последствий собственной прожорливости. Их численность остается стабильной. На этом основано утверждение о том, что видовое разнообразие сообществ сопряжено с их стабильностью и всякое нарушение стабильности биоценоза провоцирует выделение доминирующих видов при общем сокращении видового разнообразия. Даже удаление хищника содействует сокращению видового раз-

нообразия сообществ, так как хищник нередко служит стабилизатором численности более активного конкурента. При длительном совместном культивировании, например, комнатной мухи (*Musca domestica* L.) с паразитической хальцидой *Nasonia vitropennis* L. после ряда колебаний, соответствующих модели хищник — жертва, их численность стабилизируется (рис. 187).

Хищничество — обычное явление среди насекомых; к их жертвам, как правило, относятся другие насекомые. Однако крупные тропические богомолы легко справляются с мелкими ящерицами, плотоядные личинки стрекоз ловят мелких рыбок, а некоторые осы, вступая в единоборство с пауками, уносят их в свои гнезда в парализованном состоянии. Даже среди таких типично растительноядных форм, как бабочки, имеется не менее 60 хищных видов.

Значение хищничества кроме показанного выше определяется влияниями на популяции жертв. Особи, избежавшие воздействия хищничества, дают начало потомкам, наследующим способности своих родителей и передающим их, в свою очередь, своим потомкам. Среди популяции хищников также происходит отбор: выживают и оставляют потомство только те из них, которые сумели настичь свою жертву и победить их в борьбе.

Явление паразитизма значительно сложнее, чем хищничество. Существует несколько форм взаимодействия паразита с хозяином; самая распространенная — облигатный паразитизм. К облигатным паразитам относятся пухоеды, вши, блохи и веерокрылые, которые вообще не способны существовать без хозяев, оказывая на их организм большее или меньшее воздействие. Среди насекомых имеются также паразиты временные и факультативные, для которых связь с хозяином эпизодична или необязательна.

Веерокрылые и многие другие паразитические насекомые относятся к энтомофагам, то есть избирают в качестве хозяев других представителей своего класса. Например, поражение пчел веерокрылыми сопровождается кастрацией, и стерилизованные таким образом особи,

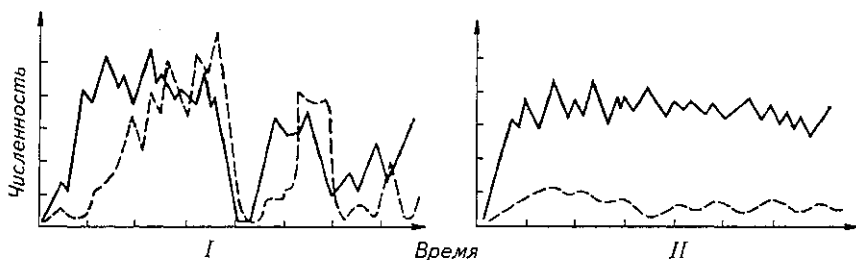


Рис. 187. Стабилизация численности хищника и жертвы при длительном совместном культивировании (по Одуму, 1975):

сплошная линия — *Musca domestica*, пунктирная — *Nasonia vitropennis*; I — исходное состояние; II — состояние стабилизации

оставаясь живыми, развивают внешние признаки противоположного пола. Как энтомофаги особенно примечательны перепончатокрылые. В отличие от типичных паразитов они имеют облик и повадки хищников. Крупные (до 5 см) осы-сколии, или тифии, охотясь на личинок пластинчатоусых жуков, парализуют их точным уколом жала в нервные центры. На обездвиженных таким образом жертвы они откладывают по одному яйцу, и выходящая из него личинка осы начинает пожирать личинку жука. Сначала она съедает жировое тело и другие органы, не трогая нервную и кровеносную системы, поддерживающие жизнь хозяина. Изредка личинка жука оправляется от паралича и обретает активность, но она уже не способна избавиться от паразита.

Парализованные наездником *Bracon juglandis* L. гусеницы мельничной огневки (*Ephestia kuhniella* Zell.) теряют подвижность, но сохраняют слабые реакции на раздражители. Их метаболизм тормозится, но спинной сосуд продолжает пульсировать долгое время (до 52 дней после нападения), меняя частоту биений в зависимости от температуры.

Необратимый паралич жертвы можно рассматривать как исходный и относительно примитивный способ овладения ею. Более совершенные паразиты вызывают временную иммобилизацию хозяина или откладывают в его тело свои яйца, не ограничивая его активности. Усложнение форм паразитизма самих личинок выражается в переходе их от питания на хозяине (эктопаразитизм) к питанию в полости его тела (эндопаразитизм). Кроме того, секреты, вводимые самкой вместе с яйцами в организм хозяина, несколько притормаживают его развитие и блокируют метаморфоз, что, видимо, выгодно ее личинкам. Последние под влиянием секрета развиваются быстрее и, избегая неблагоприятных последствий некротических процессов, покидают хозяина до его гибели.

Торможение и подавление развития хозяина могут исходить не только от самки, но и от паразитирующих личинок. Например, многие наездники-яйцееды, развивающиеся в яйцах других насекомых, разрушают ткани зародыша и используют желток для собственного потребления. При поражении наездником *Pimpla turionellae* Zt. куколок вошинной моли из яиц паразита выделяются ингибирующие вещества, препятствующие метаморфозу. Позднее, когда из этих яиц выходят личинки, они мигрируют в головной мозг куколки, разрушают его и заканчивают развитие в брюшке. По-видимому, все это служит приспособлением для тех видов, которые, паразитируя в быстро проходящих фазах развития хозяина, искусственно продлевают или прерывают их течение. Однако многие наездники-яйцееды, заражая яйцо, завершают развитие в формирующихся личинках и куколках хозяина, другие (например, заселяющий личинок луковой мухи *Hylemyia antiqua* Mg. наездник *Aphaereta pallipes* St.) ускоряют их метаморфоз и окукливание.

Обычно паразит угнетает активность хозяина, но иногда, наоборот, содействует более интенсивному потреблению пищи или провоцирует его к таким действиям, которые выгодны самому паразиту. Так, жуки *Pissodes piceae* Ill., пораженные *Brachistes* sp., строят кукольные колыбельки не в глубине дерева, а вблизи его поверхности, что облегчает выход паразитов наружу.

Влияние паразитов на организм хозяина далеко не всегда однозначно. Потенциальные хозяева обладают различными маскировочными приспособлениями и средствами самозащиты. Некоторые из них спасаются бегством или спрыгивают с растений, заметив энтомофага. Другие принимают угрожающие позы, выбрызгивают резко пахнущие или ядовитые секреты либо стремятся сбросить паразита со своего тела.

В связи с тем что покоящиеся фазы развития хозяина лишены средств активной самозащиты, многие энтомофаги, не способные овладеть активным насекомым, специализируются на поиске и заражении его яиц и куколок. Если заражение произошло, то хозяин стремится освободиться от отложенных на его тело яиц, сбрасывая их или повреждая челюстями. Однако нередко паразит прикрепляет яйца в складках покровов, межсегментных бороздах и в тех местах, которые не могут быть очищены придатками тела хозяина. Например, *Erromenus* sp. прикрепляет яйца к стенкам задней кишки личинок пилильщиков, а *Exenterus* sp. снабжает свои яйца крючьями, препятствующими их удалению с поверхности тела.

Особый интерес представляют физиологические защитные реакции хозяина, направленные против паразитов, проникших в его тело. Нередко вокруг паразитов образуются соединительнотканнные капсулы, препятствующие движению и дыханию. У гусениц мельничной огневки эти капсулы формируются уже на третьи сутки после заражения, и заключенный в них паразит вскоре погибает от удушья. Известно много примеров гибели паразитов в теле хозяина без формирования капсул. По-видимому, здесь вступают в действие такие факторы самозащиты, как гемоциты и продуцируемые ими ферменты.

Многие паразиты избегают контакта с гемоцитами, внедряясь, например, в ганглии нервной системы или подавляя их активность. Некоторые специализированные энтомофаги препятствуют образованию капсул, выделяя физиологически активные вещества. Иногда эту роль выполняют секреты, вводимые самкой в тело хозяина вместе с яйцами.

Подавлению защитных сил пораженного организма способствует выбор наименее устойчивых к заражению фаз развития хозяина. В начале онтогенеза, когда форменные элементы гемолимфы представлены лишь прогемоцитами, защитных соединительнотканнных капсул не образуется. Поэтому выбор для заражения яиц и личинок младших возрастов гарантирует паразиту относительно спокойное существование.

Суперпаразитизм (перезаражение) — заражение хозяина сразу многими яйцами — содействует ослаблению защитных реакций инкапсуляции, так как на каждое яйцо приходится сравнительно не-многие гемоциты. Примером может служить заражение долгоносика *Hypera brunneipennis* Cap. несколькими яйцами наездника *Bathyplectes curculionis* Sm. Если одиночные паразиты часто гибнут внутри капсул, то при откладке в тело хозяина, например, четырех яиц их шансы на выживание соответственно возрастают. Однако при этом между вышедшими из яиц личинками могут возникнуть конкурентные отношения, и эффект перезаражения нейтрализуется из-за внутривидовой конкуренции.

Взаимодействия в системе паразит—хозяин, проявляющиеся в развитии защитных приспособлений и средств их преодоления, отражают сложность и противоречивость эволюционного процесса. Даже близкие виды часто сильно различаются между собой по интенсивности защитных реакций. Например, *Hypera postica* Schrank. инкапсулирует до 4% яиц наездника *Bathyplectes curculionis* Sm., а *H. brunneipennis* L. — до 80%.

Внутривидовую изменчивость реакций и направленный отбор на развитие устойчивости можно проиллюстрировать следующими примерами. Северные популяции репной белянки (*Pieris rapae* L.) более устойчивы к паразиту *Apanteles glomeratus* L., чем южные. Характерный пример — акклиматизация наездника *Mesoleius tenthredinis* Ten., завезенного в Северную Америку для борьбы с листовичным пилильщиком *Pristiphora erichsonii* Lep. В 20-х годах нашего столетия он эффективно контролировал численность вредителя, но начиная с 1940 г. пилильщик приобрел высокую устойчивость к заражению. Это потребовало интродукции новых видов и рас *M. tenthredinis* Ten., способных преодолеть сформировавшиеся физиологические барьеры хозяина.

Наряду с одиночным и групповым паразитизмом, к частному случаю которого относится перезаражение, или суперпаразитизм, среди паразитов-энтомофагов встречается **гиперпаразитизм**. Этим термином обозначают явление, когда паразит сам становится хозяином для другого паразита, именуемого сверхпаразитом первого порядка. Не исключено заражение и сверхпаразитов, но сверхпаразиты второго порядка встречаются очень редко. Один из примеров — заражение наездником *Asecodes albitarsus* Walker многоядного сверхпаразита *Dibrachys boucheanus* Bouch., который, в свою очередь, нередко поражает наездников *Apanteles glomeratus* L., существующих за счет гусениц бабочек-белянок.

Одна из форм паразитизма — **клептопаразитизм** (буквально: воровской паразитизм). Клептопаразит использует активность другого паразита для своих нужд, в частности для облегчения поиска и заражения хозяина. Нередко он откладывает свои яйца через отверстия в покровах ранее зараженного хозяина и устраняет личинок первого паразита в межвидовой конкуренции.

Весьма своеобразный пример отрицательных взаимодействий популяций разных видов представляют собой некоторые виды муравьев, нападающие на гнезда других видов и уносящие после ожесточенных сражений их личинок и куколок. Воспитывая захваченных особей в собственном муравейнике, они используют их впоследствии на разных работах, не выпуская наружу. «Рабовладельчество» характерно для *Formica sanguinea* Latr., эксплуатирующих особей *F. rufibarbis* F., и для муравьев-амазонок *Polyergus rufescens* L. Последние возлагают на своих «рабов» все работы по содержанию гнезда и уходу за личинками и даже питаются только с их помощью.

Положительные взаимодействия популяций менее изучены, чем отрицательные. Они наблюдаются обычно в стабильных, ненарушенных биоценозах. Различают несколько форм взаимодействий по сопряженности существования популяций, по значению для их воспроизводства, но провести резкие границы между этими взаимодействиями не всегда возможно. Некоторые из них сближаются с отрицательными взаимодействиями и в определенных ситуациях переходят в них. Это затрудняет их дифференциацию и изучение.

М у т у а л и з м, или с и м б и о з, представляет собой взаимовыгодное, часто необходимое сосуществование разных видов. Примером мутуализма может служить симбиоз термитов с населяющими их кишечник жгутиконосцами. Утратив симбионтов, термиты гибнут от голода, не имея собственных ферментов для переваривания клетчатки. Сами симбионты вообще не способны существовать во внешней среде и в организмах других насекомых, кроме некоторых тараканов.

Симбиотические организмы отмечены у многих равнокрылых, у некоторых жуков, чешуекрылых, двукрылых и перепончатокрылых. При этом их передача от поколения к поколению гарантируется трофаллаксисом, поеданием зараженных экскрементов и оболочек яиц, или трансовариальным переносом из клеток жирового тела через стенку яичника в формирующиеся яйца.

Несколько меньшая зависимость проявляется в мутуалистических отношениях тлей и муравьев. Поедая сахаристые экскременты тлей и защищая их от врагов, муравьи переносят тлей на новые кормовые растения, содействуя расселению вредоносных видов. Так, посещения колоний бобовой тли (*Aphis fabae* Scop.) муравьями *Lasius niger* L. стимулируют их воспроизводство. Муравьи «ухаживают» также за листовлошками, червецами и щитовками, получая при этом высококалорийную углеводную пищу.

Такие же взаимоотношения наблюдаются между *Formica cinerea* Maug. и гусеницами бабочки-голубянки (*Lycaena argus* L.), зарывающимися в муравейник перед окукливанием, или между муравьями других видов и мирмекофильными жуками из семейств Paussidae, Pselaphidae, Staphilinidae. Они выделяют секреты, охотно поедаемые муравьями; при этом муравьи защищают их от хищников и переносят с другими членами семьи в новые места при ее переселении. Однако стафилины родов *Lomechusa* и *Atemeles*, обитая в муравейнике,

оказываются жестокими хищниками. «Опьяняя» муравьев своими специфическими секретами, они быстро уничтожают их личинок и яйца.

Синойкией, или **сожительством**, называют отношения, полезные для одного вида, но безразличные или необременительные для другого. Многие термитофилы и мирмекофилы, находящие приют в термитниках и муравейниках, обретают в них надежную защиту от врагов и неблагоприятных климатических условий. К ним относятся клещи и ногохвостки, двукрылые, жуки и другие насекомые-сапрофаги, питающиеся разлагающимися растительными остатками и мицелием грибов.

Своеобразное проявление синойкии — **форезия**, то есть использование других видов для расселения. Например, многие мучные клещи используют насекомых как средство передвижения, а ногохвостки избирают для транспорта грызунов, не причиняя им никаких неудобств.

Комменсализм, или **нахлебничество**, — это использование одним видом пищевых запасов другого вида, имеющихся в избытке. Не достигающее уровня конкуренции и не ощущаемое партнером, это взаимодействие сближается, с одной стороны, с синойкией, а с другой — с паразитизмом или хищничеством. Например, муха *Termitoxenia* получает от термитов ту же пищу, которой они делятся со своими сородичами. Постоянно обитая в термитнике, эта муха утратила ненужные здесь крылья и стала гермафродитом, не нуждающимся в половом партнере.

Крошечные муравьи *Formicoxenus*, поселяясь с рыжками лесными муравьями (*Formica rufa* L.), используют моменты, когда один из них кормит другого. При этом они выхватывают небольшие кусочки пищи у своих более крупных хозяев, которые их не замечают, а если заметят, то не прогоняют.

Примеры взаимовыгодного сотрудничества насекомых разных видов выражены при освоении ими трупов и экскрементов, при ослаблении растений, становящихся доступными для вторичных вредителей, при заселении пожарищ и агроценозов. Жуки-могильщики и мертвоеды, обнаруживая падаль, облегчают мухам и жукам-карапузикам доступ к более мягким тканям, а жукам-кожеедам — к жестким сухожилиям. При этом они сами получают возможность более длительного питания, как и жуки-навозники, «сотрудничающие» с личинками мух на помете животных. Можно полагать, что положительные взаимодействия популяций обеспечивают более полное и экономное освоение среды. Известно, что среди насекомых, населяющих агроценозы, преобладают отрицательные взаимодействия между видами, но постепенно, по мере стабилизации биоценозов, они уступают место положительным.

Насекомые и растения. Взаимодействия насекомых с растениями оформились на самых ранних этапах эволюции и в дальнейшем совершенствовались параллельно. Растения развивали средства при-

влечения насекомых-опылителей и устойчивость к наносимым ими повреждениям; в свою очередь, насекомые совершенствовались как фитофаги. Важнейший результат этих взаимодействий — современное разнообразие покрытосеменных и обилие связанных с ними насекомых, сравнимых по характеру связей с комменсалами, симбионтами и паразитами и лишь в редких случаях — с хищниками. В целом эти взаимоотношения следует признать положительными и весьма важными не только для отдельных биоценозов, но и для всей биосферы.

Подавляющее большинство (до 80 %) высших цветковых растений опыляется при участии насекомых, другие вторично приспособились к опылению ветром и самоопылению. Трудно переоценить значение этого факта — все многообразие цветов предназначено для насекомых.

В свою очередь, насекомые приобрели замечательные приспособления для сбора пыльцы и нектара, особенно характерные у пчелиных и бабочек-бражников. Погружая длинные хоботки в глубину нектарника, они касаются тычинок и затем переносят на другие цветки приставшую к телу пыльцу. Нектарники имеют небольшое количество нектара, привлекающего насекомое, но недостаточное для его насыщения. Это стимулирует насекомых к посещению многих цветков и обеспечивает перекрестное опыление. Примечательно, что завезенный в Австралию клевер ползучий не давал семян до тех пор, пока не были завезены шмели — его специфические опылители.

Взаимоотношения растений и насекомых нередко достигают предела специализации. Например, люцерну опыляют одиночные пчелы, цветки какао — мелкие мокрецы, инжир — перепончатокрылые *Blastophaga psenes* L. Бескрылые самцы этого вида оплодотворяют крылатых самок в полум цветоложе короткопестичных цветков неплодоносящих деревьев — каприфиг. Перелетая на длиннопестичные цветки плодоносящих деревьев (фиги), самки переносят на них пыльцу с каприфиг, но так как они имеют короткий яйцеклад, то не могут здесь же отложить яйца. Они возвращаются на каприфиги, перезимовывают в их цветках и спариваются с самцами.

Интересен следующий пример. Известный эволюционист и путешественник А. Уоллес обнаружил на острове Мадагаскар орхидею с глубоким нектарником, недоступным для описанных к тому времени насекомых. Предположив, что ее опыление происходит при участии еще не открытого вида бражников *Macroglossa predicta* W. (лат. *predicta* — предсказанный), он вскоре получил подтверждение своей догадке, основанной на существовании глубокой сопряженности растений и насекомых. Однако некоторые лишенные нектарников орхидей привлекают опылителей другими способами. Одни из них похожи на цветки видов, производящих нектар, другие — на самок бабочек или на хозяев насекомых-опылителей.

Многие посещающие цветки насекомые не относятся к опылителям или не имеют приспособлений для переноса пыльцы. Таковы,

например, муравьи, некоторые жуки, осы и мухи. Однако есть растения, имеющие своеобразные цветки-ловушки, которые принуждают случайных посетителей к выполнению функций опыления. Эти цветки задерживают насекомых, и тычинки размазывают по их телу пыльцу.

Насекомые избирают растения для откладки яиц и для питания выплупляющихся из них личинок. Один из аспектов взаимоотношений с растениями определяется ролью насекомых как фитофагов, объедающих листву и другие вегетативные органы, а часто и цветки, бутоны, формирующиеся плоды. Велика вредоносность насекомых на посевах культурных растений в агроценозах.

Остановимся на значении вторичных метаболитов растений, ядовитых для многих насекомых, но привлекательных для избранных. Содействуя поиску и выбору производящих эти соединения растений, вторичные метаболиты снижают напряженность конкуренции с другими, не приспособившимися к ним фитофагами и, кроме того, придают ядовитость своим специфическим потребителям. Защищая их таким образом от конкурентов и хищников, а также благодаря выраженному антибиотическому действию и от патогенов вторичные метаболиты растений обеспечивают дифференциацию пищевых запросов (и экологических ниш) насекомых, их избирательность и специфичность. Примечательно, что эти соединения распределяются неравномерно. Так, в цветках зверобоя (*Hypericum perforatum* L.) концентрация ядовитого гиперидина в 10 раз выше, чем в стеблях и листьях. Естественно, что многие насекомые избегают повреждать генеративные органы этого растения, привлекательные лишь для некоторых опылителей.

Специализация насекомых как фитофагов проявляется в наносимых ими повреждениях (рис. 188), детальная классификация которых составляет предмет сельскохозяйственной энтомологии. Наряду с повреждениями, не требующими предварительной подготовки кормового субстрата, некоторые насекомые сначала скручивают листья в узкие трубочки (тли, жуки-трубковерты и др.), внутри которых они спокойно высасывают соки растения. Другие вырезают из листа маленькие пластинки и потребляют их после предварительного силосования в земляных норках (жуки-кравчики). Галлообразователи (галлицы, орехотворки, некоторые тли и др.), приступая к питанию, стимулируют разрастание тканей в виде бесформенных опухолей, или галлов, имеющих вид орешков, бородавок и т. п. Нередко галлообразователи остаются в полости растения, обеспечивая тем самым себе не только питание, но и защиту.

Фитофаги причиняют огромный вред, однако нет ни одного вида растений, уничтоженных насекомыми полностью. Растения существуют, несмотря на исключительную прожорливость фитофагов.

Защитные реакции и приспособления растений многообразны: структура и прочность покровов, ядовитость, шипы и колючки ог-

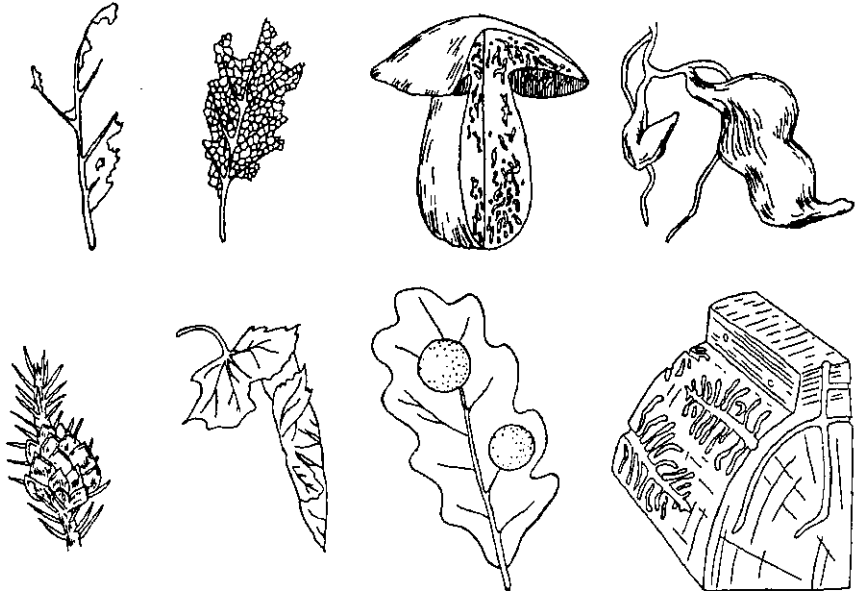


Рис. 188. Различные типы повреждений, вызываемые насекомыми (по разным авторам)

раничивают агрессивность фитофагов. Способность растений к регенерации содействует быстрому восстановлению объеденных листьев, ветвей и корней. К одному из наиболее ярких примеров устойчивости растений к вредителям, основанной на особенностях строения, относятся выведенные В. С. Пустовойтом «панцирные» сорта подсолнечника. Формирование углеродистого слоя между пробковой тканью и склеренхимой семян препятствует питанию подсолнечниковой огневки (*Homoeosoma nebulellum* Нв.), повреждающей все другие сорта. Важнейшие защитные реакции хвойных растений выражаются в обильном выделении смолы из повреждений или в утолщении пробкового слоя, индуцированном нападением тлей-хермесов.

Таким образом, насекомые необходимы растениям как опылители, но вместе с тем это группы наиболее массовых фитофагов. Причиняемый ими вред не ограничивается питанием на растениях и откладкой яиц в их ткани и органы. Некоторые насекомые известны как переносчики болезней растений. Однако взаимодействия насекомых с растениями в целом, сформировавшиеся как результат длительной сопряженной эволюции, можно оценить как гармоничные и прогрессивные.

СВОЙСТВА ПОПУЛЯЦИИ НАСЕКОМЫХ

Популяция — это естественное множество особей, объединенных генетическими и экологическими связями. Констатация генетических связей предполагает принадлежность особей к одному виду и способность скрещиваться друг с другом, а экологических связей — сосуществование видов в определенных стадиях при определенном отношении к среде. Популяция — не случайное скопление особей одного вида, а естественное множество со своей структурой и целостностью, проявляющейся во взаимодействиях с другими популяциями и видами. Подчиняясь эндогенным стимулам и сигналам внешнего мира, популяции способны распадаться на дочерние, сливаться с другими популяциями, восстанавливать и утрачивать свою целостность, но всегда в закономерной последовательности состояний и фаз, в регулярных изменениях численности, ограниченных лишь возможностью воспроизводства и расселения.

Популяции можно характеризовать по генофонду, возрастной структуре, плотности распределения особей и размещению их в стадиях, соотношению рождаемости и смертности, динамике численности и способности к воспроизводству.

Размещение насекомых. Насекомые размещаются по различным средам в соответствии с требованиями к условиям существования и с инстинктом продолжения рода. Строгая приуроченность к конкретным местообитаниям отмечена у видов с узкой экологической валентностью — стенотопов и монофагов. Эвритопные виды встречаются в большем наборе сред, а виды, именуемые убиквистами, вообще не имеют приверженности к каким-либо местообитаниям. Например, семиточечную божью коровку (*Coccinella septempunctata* L.) можно найти и на пшеничном поле, и под пологом леса, на болотах, и в больших городах на асфальте, и на стенах зданий. Напротив, некоторые пухоеды и вши паразитируют только на «своих» видах птиц и млекопитающих, избирая при этом лишь отдельные части их тела.

При описании размещения отдельных особей обычно пользуются термином «местообитание», но для популяций и вида в целом употребляют термины «станция» и «ареал». Ареал включает в себя станции всех популяций данного вида, а станция — все местообитания особей, образующих популяцию.

В отношении занятых территорий уместно противопоставление аборигенных видов — автохтонов, существующих в данном месте изначально, и аллохтонов — пришельцев, прибывших из других мест. Эти противопоставления существенны при сравнении разных фаун, например фауны Западной Европы и Северной Америки. Около половины (45 %) обычных для этих фаун видов — аллохтоны, причем в Америку из Европы было завезено в 10 раз больше их число. Многие насекомые вскоре проявили себя как опасные вредители сельскохозяйственных культур, так как на новом месте они избавились от пре-

жних хищников и паразитов — автохтонов Европы. Однако и завезенный в Европу колорадский жук до сих пор не имеет эффективных местных паразитов и хищников.

Различают виды-эндемики, которые существуют только в данном месте и нигде более, и виды-космополиты, распространенные повсеместно. Их ареал не ограничен.

Приверженность многих видов насекомых избранным станциям и местообитаниям отражена в их характеристиках и названиях. Например, вредящие посевам *Agrotis segetum* Schiff. и *Anisoplia segetum* Hbst. именуется соответственно посевной совкой и посевным хрущом; тополевый листоед *Melasma populi* L. обитает на тополе, а близкий вид *Melasma tremulae* F.—на осине (*Populus* — тополь, *Populus tremula* — осина). Известная всем комнатная муха *Musca domestica* L. (*domestica* — домовая) обитает в жилищах человека, а желудочный овод (*Gastrophilus intestinalis* DeG.) (*gaster* — желудок, *intestinalis* — кишечник) паразитирует в пищеварительном тракте млекопитающих.

Свойства видов избирать определенные станции отражены в сформулированном Г. Я. Бей-Биенко принципе стациальной верности и логически связанном с ним принципе зональной смены станции. Действие этих принципов можно проследить на следующих примерах. Если популяции перелетной саранчи на севере ареала приурочены к песчаным, хорошо прогреваемым солнцем почвам, то на юге они стремятся в сырые, болотистые места. При этом их потребность в определенных гидротермических условиях в связи с зональными изменениями климата и почв приводит к смене станции. Восточный майский хрущ (*Melolontha hippocostani* F.) заселяет опушки леса и поляны на севере ареала, но уходит под полог леса на юге; посевная совка *Agrotis segetum* Schiff. сменяет пары и посева озимых культур на орошаемые поля. Выраженные в этих примерах принципы отражены на схеме, показанной на рисунке 189: переходу от лесной зоны к зоне полупустынь соответствуют изменения станций — от относительно ксерофитных к мезофитным и гигрофитным.

Сходные изменения можно отметить на фоне сезонной периодичности уровней влажности и температуры, которой соответствует сезонная смена станций. Зональная смена ярусов отмечена, например, у короеда *Blastophagus piniperda* L. Обитая под корой сосны на севере, этот вредитель переходит на ее корни на юге. При движении с севера на юг можно наблюдать, что личинки жука-оленья (*Lucanus cervus* L.) меняют стволы деревьев на корни, а пшеничный трипс *Haplothrips tritici* Kurd. от зимовки в стерне злаков переходит к зимовке в почве, сохраняя приверженность не станции, а определенным режимам влажности и температуры, сравнимым в разных станциях различных зон.

Таким образом, выбор насекомыми конкретных сред обитания не случаен и определяется многими обстоятельствами. Однако в пределах станций, достаточно однородных на всем протяжении, отдельные

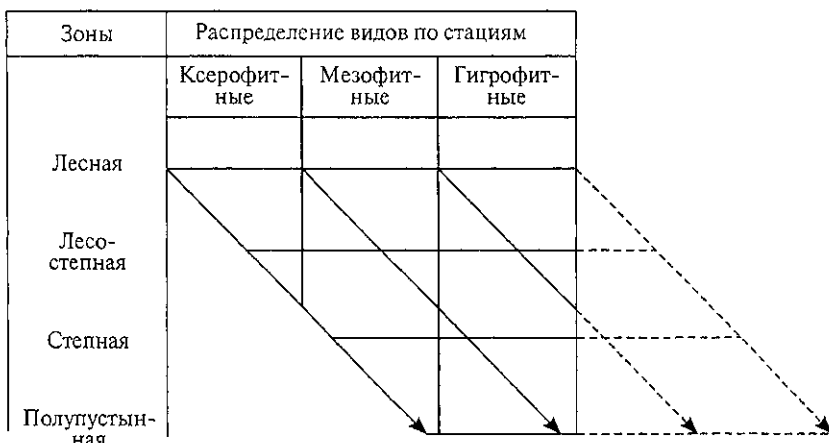


Рис. 189. Диаграмма зональной смены станций (по Бей-Биенко, 1966)

члены популяции распределяются иногда без видимого порядка. Например, особи большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) размещаются в повреждаемой ими муке поодиночке и небольшими группами, и если взяты достаточно большое число проб (n), то среднее число особей в пробе (m) окажется равным их дисперсии (S^2), рассчитанной по формуле

$$S^2 = \Sigma(X - m)^2 / (n - 1),$$

где X — число особей в каждой пробе.

При этом размещение особей считают случайным, лишенным каких-либо тенденций и закономерностей. В период спаривания многие особи объединяются в пары и случайность распределения нарушается. Значение дисперсии становится больше значения среднего числа особей в выборке ($S^2 > m$), и наблюдается неслучайное групповое распределение.

Многие насекомые в определенные периоды жизни образуют стада и стаи (конгрегации) или кратковременные скопления — агрегации, например, на прогреваемых солнцем участках или на куртинах кормовых растений.

Неслучайное распределение свойственно особям, не выносящим соседства себе подобных. Стремясь обособиться друг от друга, они рассредоточиваются по избраным территориям более или менее равномерно, и в этом случае значение дисперсии становится меньше среднего числа особей в выборке и стремится к нулю. Например, размещение постоянно враждующих друг с другом семей термитов нередко достигает значительной равномерности.

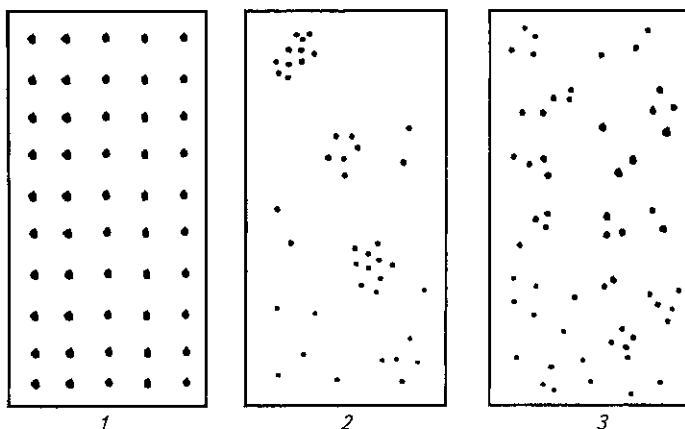


Рис. 190. Примеры равномерного (1), конгрегационного (2) и случайного (3) размещения особей по территории (по Дажо, 1975):

$$S^2 = 0, S^2 > m, S^2 = m$$

Приведенные примеры случайного и неслучайного (группового и равномерного) размещения можно проиллюстрировать схемами, где каждая особь представлена отдельной точкой (рис. 190).

При анализе размещения насекомых необходимо учитывать и возможную ограниченность заселяемых ими пространств, и распределение доступных источников пищи, и наличие других видов — разного рода конкурентов.

Свойства генофонда популяций. В основе анализа генетических связей в популяциях лежит закон Харди — Вейнберга. По этому закону в идеальной, не имеющей границ популяции, не подверженной влияниям отбора, мутаций, дифференциальной смертности и миграциям, при совершенно случайном подборе родительских пар (панмиксис), то есть в условиях, весьма далеких от реальности, частоты генов достигают равновесия в одном поколении и остаются неизменными во всех последующих поколениях. Равновесное распределение частот аллельных генов A и a описывается формулой

$$(p + q)^2 = p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa),$$

где p и q — частоты A и a , причем $p + q = 1$.

Понятно, что в реальных популяциях, подверженных всем перечисленным выше влияниям, приведенное равновесное соотношение частот генов не соблюдается. Реальные популяции не беспредельны. Случайность подбора пар весьма относительна, так как близкородственные особи, сосредоточиваясь по соседству, часто встречаются друг с другом. При этом неизбежны мутации и отбор особей, более приспособленных к конкретным условиям существования.

К наиболее очевидным и простым нарушениям равновесного соотношения аллелей относятся дрейф генов (генетико-автоматические процессы) и эффекты, описываемые принципом основателя.

В основу концепции дрейфа генов положены представления о случайном характере распределения частот генов и о непредставительности (нерепрезентативности) малых выборок. Обратимся к обычному для статистиков примеру. Из урны, заполненной 5000 белыми и 5000 черными шарами (они символизируют для нас аллели A и a), вынем подряд первую 1000 шаров и убедимся, что около половины из них будут белыми. Допустим, что мы вынули 514 белых и 486 черных шаров. Увеличив каждое из этих чисел в 10 раз, заполним вторую урну 5140 белыми и 4860 черными шарами и, перемешав их, повторим процедуру. Возможно, что из 1000 взятых на этот раз шаров 506 окажутся черными, а 494 — белыми. Многократно повторив данный эксперимент, можно убедиться, что число шаров разного цвета каждый раз будет близким к 500.

Однако если мы заполним урну только 100 шарами и вынем первые 10, то, возможно, среди них белых (или черных) будет несколько больше половины, например 6. Теперь возьмем 60 белых и 40 черных шаров и, перемешав их в урне, снова вынем первые 10. Скорее всего число белых шаров будет большим, и, многократно повторяя эту процедуру, мы вскоре увидим, что число черных шаров становится все меньшим и наконец все они будут замещены белыми. Неизбежное следствие наблюдаемого при этом «дрейфа генов» — утрата одних и фиксация других аллелей, а это, в свою очередь, приводит к сокращению гетерозиготности популяций и затуханию связанной с этим изменчивости. Скорость этого затухания прямо пропорциональна величине популяции: чем она меньше, тем быстрее проявляются все последствия дрейфа.

Принцип основателя обычно сочетается с эффектами дрейфа генов. Если в силу тех или иных причин отдельные особи покидают свою популяцию, то в дальнейшем, давая начало дочерним популяциям, они передают им только свои собственные гены, что составляет часть общего генофонда. Очевидно, при этом, как и при дрейфе генов, следует ожидать повышения гомозиготности при снижении численности гетерозигот. В свою очередь, это приводит к затуханию изменчивости в каждой дочерней популяции, которые вместе с тем становятся все более отличными друг от друга.

Значение рассмотренных концепций и принципов особенно существенно для насекомых. Для обитателей средних широт характерны особенно резкие подъемы численности в летнее время, сменяемые массовой гибелью особей в конце лета и при зимовке. Эти популяционные волны создают условия для проявления дрейфа генов и принципа основателя.

Обработка полей инсектицидами и многие агротехнические приемы приводят почти к полному уничтожению популяций вредных видов. Однако немногие оставшиеся в живых особи вновь восстанавли-

ливают свою численность, одновременно передавая своим потомкам способность противостоять отравлению и избегать гибели от других причин.

Не меньшие изменения в популяциях происходят, когда они принимают в свой состав новых особей — мигрантов или сливаются с другими популяциями. Привносятся новые гены, мигранты содействуют повышению численности гетерозигот, и при этом изменения частоты генов любого локуса за одно поколение выражаются формулой

$$\Delta q = -n(q - q_m),$$

где n — число мигрантов, деленное на численность принимающей их популяции; q — частота гена в основной популяции, а q_m — частота гена в мигрирующей группе.

Распределение частот того или иного гена в объединенной популяции можно выразить графиком (рис. 191). Здесь частоты генов p и q у мигрантов приняты равными 0,5; N означает численность воспринимающей популяции, а площади под соответствующими кривыми на графике показывают вероятность проявления данного гена. Например, вероятность того, что q будет лежать в пределах от 0,4 до 0,6 при $n = 1/4N$, гораздо больше, чем при $n = 4N$. Графики такого рода весьма удобны для расчета ожидаемых преобразований генетической структуры популяций, наводняемых мигрантами. В условиях эксперимента и в практике защиты растений в качестве мигрантов можно использовать мутантные особи с летальными генами или с генами,

ответственными за предотвращение диапаузы. Искусственное наводнение ими популяций вредных видов составляет основу генетического метода борьбы с вредителями.

Воспроизводство популяций.

Непрерывное условие существования популяций — постоянное обновление их состава за счет притока новорожденных особей и гибели старых. В соответствии с этим выделяют два процесса, конкретные соотношения которых определяют интенсивность обмена особей, а именно рождаемость и смертность. Если рождаемость преобладает над смертностью, то приток новых особей обеспечивает постоянный рост популяции; если преобладает смертность, то популяция сокра-

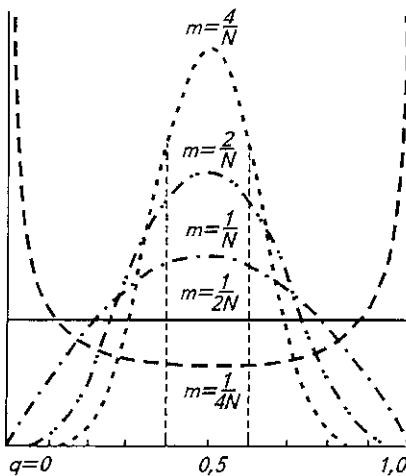


Рис. 191. Распределение частот гена между различными подразделениями популяции при частоте генов у иммигрантов $p = q = 0,50$

шается, и тем более резко, чем сильнее нарушен баланс между смертностью и рождаемостью. Рождаемость характеризуется числом новорожденных особей в единицу времени и предполагает наличие и взаимодействие половых партнеров.

В природных популяциях насекомых из-за возрастных и периодических изменений сексуального состояния партнеров, повторных спариваний, нарушений в соотношении полов и других причин, связанных со структурой и составом популяции, далеко не все особи имеют равные возможности участия в воспроизводстве потомков. Иными словами, эффективная репродуктивная величина популяции (N_e) всегда меньше абсолютной величины (N), включающей всех особей, входящих в популяцию. Нарушения в соотношении полов еще более ограничивают значение N_e , так как при дефиците самцов некоторое число самок остается неоплодотворенным. Это подтверждается расчетом эффективной репродуктивной величины идеализированной популяции, который можно провести по следующей формуле:

$$N_e = 4N\sigma^*4N\varphi/N\sigma^* - N\varphi,$$

где $N\sigma^*$ и $N\varphi$ — число самок и самцов соответственно.

Очевидно, последовательное сокращение числа самцов сопровождается падением эффективной репродуктивной величины популяции, несмотря на то что число самок соответственно возрастает. То же наблюдается и при сокращении в популяциях доли самок, хотя вклад самок в воспроизводство популяций насекомых несопоставим с вкладом самцов, число которых может быть сильно сокращено без всякого ущерба. Во всяком случае, во многих процветающих популяциях самцы редки или вообще не обнаружены: способность к разным формам партеногенетического размножения характерна для многих видов насекомых.

Рождаемость, смертность и потенциал размножения. Рождаемость (B) рассчитывают по формуле

$$B = \Delta N_n / \Delta t,$$

где ΔN_n — число новорожденных особей; Δt — интервал времени.

При расчете рождаемости на единицу популяции используют величину специфической рождаемости, равную

$$\Delta N_n / N \Delta t,$$

где N — число членов популяции.

Рождаемость — всегда положительная величина, но если в популяции не образуются новые особи ($B = 0$), то сроки существования популяции определяются длительностью жизни индивида. Отрицательная рождаемость нереальна; ее антитезой является смертность (D),

выражаемая числом особей (ΔN_d), погибших за единицу времени. Соответственно специфическую смертность можно выразить в расчете на единицу популяции, однако обычно специфическую смертность определяют как процент гибнущих в данное время особей от начальной численности популяции. Используют также понятие «выживаемость», представляющее собой разность между исходной численностью популяции и числом погибших за данный период особей.

Рождаемость и смертность варьируют в широких пределах в зависимости от конкретных условий существования, но предельные значения, а именно максимальная рождаемость и минимальная смертность, ограничиваемые лишь физиологическими потенциями организмов, постоянны. По проведенным расчетам, максимальная рождаемость, например, лабораторной популяции мучного хрущака (*Tribolium confusum* Duv.), образованной 18 парами в течение 60 дней (длительность жизни одного поколения), достигает 11 988. В данном случае максимальная рождаемость была вычислена по среднему значению плодовитости одной самки, равной 11,1 яйца в день, при оптимальных условиях культивирования: $11,1 \cdot 60 = 666$; $666 \cdot 18 = 11\,988$.

Определение максимальной рождаемости имеет смысл для последующего сопоставления с реализуемой (экологической) рождаемостью (табл. 1) и для выделения факторов, сдерживающих рождаемость.

1. Соотношение максимальной и экологической рождаемости у мучного хрущака

Субстрат	Максимальная рождаемость, число яиц	Экологическая (реализуемая) рождаемость, число	
		яиц	личинок
Свежая мука		2617 (22 %)	773 (6 %)
Мука, использованная хрущом	11988	839 (7 %)	205 (2 %)

Как видно из данных таблицы 1, реализуемая рождаемость в первом варианте опыта (свежая мука) составляет лишь 6 % максимальной, во втором варианте (субстрат — использованная хрущом мука) реализуемая рождаемость снижается до 2 % максимальной. Очевидно, что в обоих вариантах опыта рождаемость в популяциях мучного хрущака сдерживается на весьма низком уровне. По-видимому, есть основания предполагать весьма значительные, нереализованные потенции рождаемости, которые при благоприятных условиях и устранения сдерживающих факторов могут обеспечить резкое нарастание численности — всплеску массового размножения вредителя.

В приведенном примере весьма высокой плодовитости мучного хрущака сопутствовало нормальное соотношение полов, при котором число самок в популяции равно числу самцов. При нарушении этого соотношения эффективная репродуктивная величина популяции сокращается, сокращается и рождаемость. Таким образом, и плодовитость, и соотношение полов определяют условия роста популяций и наряду с присущей каждому виду скоростью развития слагаются в потенциал размножения популяции.

Значение скорости развития можно пояснить следующим противопоставлением: допустим, что при нормальном соотношении полов плодовитость одного вида достигает 100 яиц и они развиваются до имаго в течение трех месяцев. Предположим, что плодовитость второго вида ограничивается 20 яйцами, развивающимися в течение недели. В таком случае за период развития первого вида, равный трем месяцам, у второго, менее плодовитого вида завершится развитие уже 12-го поколения. Очевидно, что астрономической численности этого поколения, составляющей 20^{12} , противопоставляется весьма скромная (100) численность первого вида, отличающегося существенно большей плодовитостью.

Потенциал размножения популяции представляет собой коэффициент экспоненциального уравнения (r)

$$dN/dt = rN,$$

где N — число членов популяции, а dN/dt — рождаемость.

Это уравнение показывает, что при неограниченном росте популяции ее численность возрастает беспредельно, в геометрической прогрессии, по экспоненте. В результате несложных преобразований получим:

$$r = dN/Ndt \text{ или } N_t = N_0 e^{rt},$$

где N_0 — исходная численность популяции; N_t — численность, достигаемая ко времени t .

Очевидно, что для построения экспоненциальной кривой можно ограничиться значениями двух точек: N_0 и N_t , так как $r = (\ln N_t - \ln N_0)/t$.

Сопrotивление среды и стратегии воспроизводства популяций. Расчеты потенциала размножения и построение кривых, характеризующих экспоненциальное нарастание численности популяций, предназначены для описания возможных потенциалов к воспроизводству, никогда не реализуемых полностью. В противном случае, как следует из хрестоматийного примера Ч. Дарвина, потомство одной пары мух в считанные годы заполонило бы весь земной шар, покрыв поверхность нашей планеты сплошным шевелящимся ковром.

В реальных условиях всегда существуют факторы, ограничивающие численность насекомых близ некоторого предела, который называется емкостью среды, или уровнем K (рис. 192). По мере приближения к этому предельному уровню нарастание численности тормозится усилением конкуренции за пищу или доступные местообитания, активностью паразитов, хищников, патогенов, стрессовыми влияниями перенаселения или неблагоприятными условиями климата. При этом экспоненциальная кривая роста преобразуется в логистическую, или S-образную кривую. Итак, врожденным потенциям к воспроизводству противопоставляется сопротивление среды.

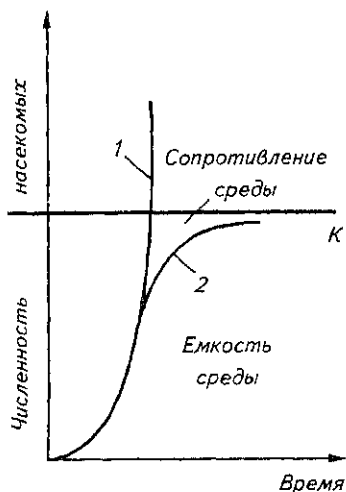


Рис. 192. Кривые экспоненциального (1) и логистического (2) роста популяции, ограничиваемого сопротивлением среды (по Одуму, 1975)

Сопротивление среды относится к терминам популяционной экологии и обычно истолковывается как совокупность факторов, ограничивающих реализацию потенций воспроизводства. Эти потенции, различные у разных видов, выражают их приспособленность к среде и сформировались во взаимодействиях с ней. Многие, особенно плодовитые, виды сохранились до наших дней лишь потому, что компенсируют высокую смертность потомков повышенной рождаемостью. Их обычно именуют *r*-видами, или *r*-стратиотами. В основе воспроизводства этих видов лежит тенденция к экспоненциальному нарастанию численности при выраженном сопротивлении среды.

Достижение предельного уровня численности (уровня *K*) возможно не только за счет усиленного размножения, но и за счет снижения смертности потомков. Так, при выраженной заботе

о потомстве большинство новорожденных особей достигают половой зрелости; при этом не требуется высокая плодовитость самок в популяции. Такая тенденция воспроизводства характерна для *K*-видов, или *K*-стратиотов. В основе ее — стремление к предельной численности благодаря повышенной приспособленности к среде.

Таблицы выживания. В настоящее время в энтомологических лабораториях применяются таблицы выживания, а трудности их составления компенсируются точностью расчетов и глубиной анализа тенденций воспроизводства популяций вредоносных видов. Построенные по отдельным параметрам реальных популяций, они учитывают соотношение рождаемости и смертности, динамику возрастного состава популяций и вклад особей разного возраста в воспроизводство. В конечном счете они позволяют рассчитать чистую величину репродукции, которая показывает, во сколько раз при данных условиях среды популяция может увеличить (или сократить) свою численность к определенному сроку.

Рассмотрим несколько упрощенный подход построения таблиц выживания двух типов. Первые из них позволяют рассчитать сокращение популяций к началу воспроизводства за счет гибели неполовозрелых особей и сравнивать разные популяции по этому признаку. Например, при лабораторном культивировании капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) на разных питательных средах (табл. 2) для определения динамики смертности сначала регистрируют числен-

ность последовательных стадий развития вредителя. Далее преобразуют полученные данные в десятичные логарифмы, затем по разности логарифмов предыдущей и последующей стадий определяют характерный для нее уровень смертности (k):

$$k(a - b) = \lg N_a - \lg N_b,$$

где N_a , N_b — численность стадий a и b соответственно.

2. k -Факторный анализ динамики смертности преимагинальных стадий развития капустной совки

Стадия	N	$\lg N$	k
<i>Среда Пуату</i>			
Яйца	287	2,4579	
Гусеницы I—III возрастов	218	2,3385	0,1194
Гусеницы IV—VI возрастов	218	2,3385	
Пронимфы	212	2,3263	0,0122
Куколки	196	2,2923	0,0340
Имаго	169	2,2279	0,0644
Итого			0,2300
<i>Среда Борисовой</i>			
Яйца	197	2,2945	
Гусеницы I—III возрастов	150	2,1761	0,1184
Гусеницы IV—VI возрастов	150	2,1761	
Пронимфы	149	2,1732	0,0029
Куколки	124	2,0934	0,0798
Имаго	116	2,0645	0,0289
Итого			0,2300

Сопоставляя оба варианта, различающиеся по исходной численности особей, можно видеть, что смертность яиц и гусениц разных возрастов на среде Пуату несколько выше (0,1194 и 0,0122), чем на среде Борисовой (0,1184 и 0,0029), но на второй среде особенно велика смертность гусениц старшего возраста.

По уравнению Л. Холдейна уровень смертности в процессе всего онтогенеза

$$k = k(a - b) + k(b - c) + \dots + k(i - j),$$

где a, b, c, \dots, i, j — последовательные стадии развития.

При расчете по этому уравнению можно видеть, что обобщенные показатели смертности, несмотря на различия в частных показателях для отдельных стадий и фаз, одинаковы в обоих вариантах и равны 0,23.

Для построения таблиц второго типа (табл. 3) необходимо фиксировать следующие параметры состояния популяций: x — возрастные интервалы, на которые делится период существования имаго (в днях, часах, неделях и т. п.); lx и dx — выживаемость и смертность, специфичные для самок данного возрастного интервала x ; f_s и f_f — плодовитость общая и фертильная (то есть за вычетом стерильных, неспособ-

ных к развитию яиц) в расчете на одну самку возрастного интервала x ; e — процент яиц, из которых вылупились гусеницы, в долях от 1; m_x — специфическая рождаемость, то есть число самок в потомстве, рассчитанное на одну самку в возрасте x .

3. Возрастно-специфические таблицы выживания капустной совки на разных питательных средах

x	lx	dx	f_s	f_f	e	m_x	$lx \cdot m_x$
<i>Среда Луату</i>							
2	1,0	0	22,50	16,90	0,94	5,87	5,87
3	1,0	0	70,10	53,60	0,90	17,84	17,84
4	1,0	0	38,10	31,70	0,96	11,26	11,26
5	1,0	0	129,30	32,40	0,51	6,11	6,11
6	1,0	0	149,10	82,20	0,88	26,76	26,76
7	1,0	0,20	110,30	81,30	0,68	20,45	20,45
8	0,8	0	33,00	14,50	0,04	0,21	0,17
9	0,8	0,30	61,76	39,38	0,92	13,40	10,72
10	0,5	0,50					
11	0						

$$n = 0,37 \quad R_0 = \sum lx \cdot m_x = 99,18$$

<i>Среда Борисовой</i>							
2	1,00	0	41,50	23,97	0,91	8,01	8,01
3	1,00	0	93,93	85,29	0,86	27,14	27,14
4	1,00	0	200,50	186,64	0,97	66,69	66,99
5	1,00	0	191,00	150,71	0,93	51,86	51,86
6	1,00	0,14	143,15	108,79	0,90	36,23	36,23
7	0,86	0	196,50	107,42	0,61	24,24	20,85
8	0,86	0,15	74,50	20,92	0,93	7,21	6,20
9	0,71	0	68,20	41,90	0,51	7,90	5,61
10	0,71	0,07	21,50	12,10	0,82	3,68	2,61
11	0,64	0,14	72,44	11,44	0,66	2,79	1,79
12	0,50	0,29	42,57	20,43	0,63	4,76	2,38
13	0,21	0	47,33	45,00	0,62	10,32	2,17
14	0,21	0	25,67	5,00	0	0	0
15	0,21	0					
16	0,21	0,21					
17	0						

$$n = 0,37 \quad R_0 = \sum lx \cdot m_x = 231,84$$

В частности, m_x можно рассчитать по формуле

$$m_x = f_f e n,$$

где n — число самок в расчете на одно яйцо.

Для расчета необходимы данные по соотношению полов в последующей генерации и количеству яиц, отложенных самками данной генерации. Итоговый показатель таблицы — сумма произведений lx и m_x , называемый чистой величиной репродукции (R_0), — выражает число потомков на каждую самку, или, что то же самое, во сколько раз увеличилась численность анализируемой популяции за одно поколение.

Этот обобщенный показатель учитывает динамику смертности и вклад самок разного возраста в воспроизводство популяции.

Значение R_0 используют для расчета других показателей состояния популяций: потенциального роста, среднего времени генерации, предельной частоты воспроизводства, сроков удвоения численности и т.п. Однако при всех расчетах необходимо иметь в виду, что средой для популяций является экосистема во всем многообразии слагающих ее элементов.

НАСЕКОМЫЕ В ЭКОСИСТЕМЕ

Представлению об экосистеме соответствует относительно замкнутая, относительно гармоничная организация природных тел, объединенных участием в биогенном круговороте веществ, энергии и особей, общими преобразованиями и судьбой. В этом смысле мы говорим об экосистеме луга и озера, океана и леса, разлагающегося дерева и болота. Кроме того, термин «экосистема» конкретизируется как синоним биогеоценоза — элементарного подразделения биосферы, в пределах которого не проходят границы иных экосистем и сообществ, климатических или почвенных зон, геохимических провинций, то есть его собственные границы определяются в соответствии с принципом наибольшей функциональной целостности.

Структура экосистемы предопределена трехзвенным циклом средообразующих взаимодействий членов сообщества, начиная с синтеза органического вещества продуцентами (1), его последующего использования потребителями — консументами (2) и заканчивая разложением этого вещества редуцентами (3) до исходных продуктов, вовлекаемых, в свою очередь, в новый цикл биогенного круговорота. Основными продуцентами в наземных экосистемах являются высшие растения, трансформирующие лучистую энергию Солнца в химическую энергию органических соединений, обычными консументами — насекомые и позвоночные животные, а редуцентами — обитающие в почве микроорганизмы и грибы.

Проведенные расчеты свидетельствуют, что посредством фотосинтеза растения фиксируют не более 3 % энергии солнечного света; все остальное ее количество используется на формирование климата. Преобразованная в энергию химических связей, она используется на метаболизм и дыхание, а некоторая ее часть накапливается как фитомасса. Питающиеся на растениях консументы — фитофаги, в свою очередь, используют потребленное органическое вещество для собственного метаболизма и роста. Их биомасса, существенно меньшая, чем у растений, привлекает хищников и паразитов — консументов II порядка, которые, в свою очередь, могут стать жертвами и хозяевами консументов III порядка и т.д. Естественно, что при переходе с трофического уровня более низкого порядка на следующий, от продуцентов к фитофагам и далее к хищникам и паразитам, поток энергии иссякает, поэтому тро-

фическая цепь экосистемы включает не более 4—6 звеньев. В этом же направлении происходит последовательное сокращение численности и биомассы всех участников трофической цепи, многие из которых, как многоклеточные существа, смертны. Связанная с этим регулярность отторжения в экосистему тел погибших растений и животных обеспечивает деятельность редуцентов и развитие еще одной трофической цепи — от трупов и экскрементов, используемых сапрофитами и разлагаемых в конце концов, до исходных неорганических соединений в почве. Примечательно, что в наземных экосистемах поток энергии по этой цепи не уступает другому, берущему начало от продуцентов, а подчас и превосходит его. В широколиственных лесах ежегодно сбрасываемая листва намного превосходит фитомассу, потребленную фитофагами. Примечательно и то, что по мере развития населяющих экосистему сообществ, начиная с пионерных, представленных лишайниками и мхами, обрастающими голые скалы, или же травами и кустарниками на пожарищах и лесосеках, продуктивность экосистем нарастает. Впоследствии, по мере стабилизации их режимов, по мере приближения к состоянию зрелых, финальных (или климаксных) сообществ, продукция уравновешивается распадом.

Сообщества, или биоценозы, представляют собой наиболее деятельный компонент экосистемы. В пределах сообщества устанавливаются и осуществляются многочисленные и разнообразные взаимодействия его собственных компонентов — популяций. Наиболее важные взаимодействия среди особей популяций одного вида мы уже рассмотрели; теперь же обратимся к анализу взаимодействий популяций разных видов — к межвидовым отношениям между ними, поскольку, перечисляя их на примерах положительных и отрицательных взаимодействий, мы ограничились лишь определениями и краткими комментариями некоторых из возможных, а именно следующих:

Прямые взаимодействия популяций разных видов

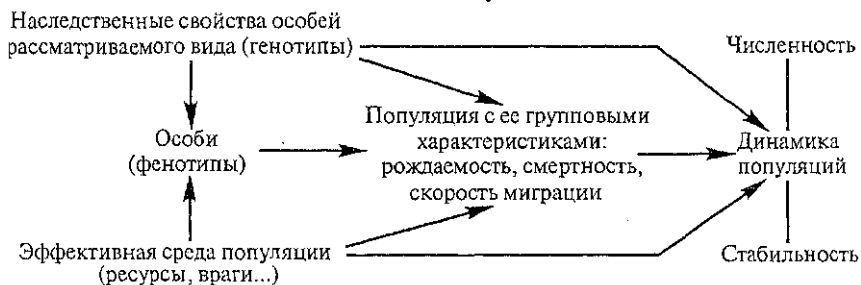
Отрицательные	Положительные
1. Амэнсализм	1. Мутуализм (симбиоз)
2. Конкуренция	2. Комменсализм
3. Хищничество	3. Сотрудничество
4. Паразитизм	4. Синойкия
5. Нейтрализм	5. Нейтрализм

Для более глубокого анализа необходимо учитывать не только взаимодействия между популяциями разных видов, но и все обстоятельства, которые сопутствуют этим взаимодействиям, а также ту среду, в которой их осуществление проявляется.

Конструктивные, но еще не освоенные в должной мере подходы такого рода были разработаны Кларком и Гейгером (1964, 1967) в концепции жизненной системы популяции. Они определили ее как систему, состоящую из популяции и ее эффективной среды, то есть только той части экосистемы, которая влияет на рассматриваемую популяцию и вызывает в ней соответствующие реакции.

Концепция жизненной системы характеризуется тремя принципами: привлечение внимания не к факторам, а к процессам, формирующим механизмы динамики численности (*принцип процессуальности*); выявление взаимосвязи этих процессов, роль которых преломляется в жизненной системе таким образом, что популяция и ее эффективная среда образуют единство (*принцип системности, целостности*) и учет лишь тех компонентов экосистемы, которые имеют значение для популяции (*принцип популяциоцентризма*).

1. Основные компоненты жизненной системы популяции



Концепция жизненной системы позволяет формализовать проблемы популяционной экологии и свести их к имитационным моделям, используемым для прогноза состояния популяций в экосистеме и управления ими, а также выявить некоторые закономерности динамики популяций, исходя из их жизненных схем.

2. Структура жизненной системы

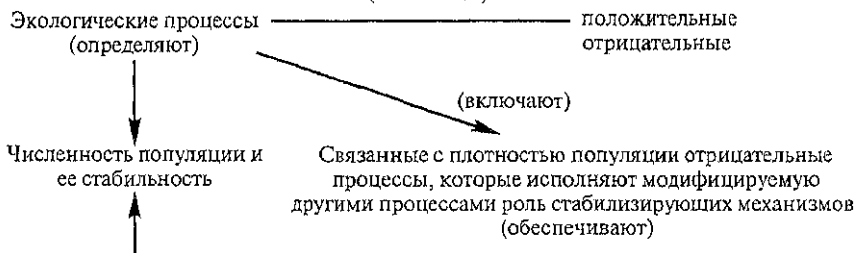
Жизненная система — часть экосистемы, определяющая существование и свойства видовой популяции (включает)

Исследуемая популяция — Эффективная среда популяции (обуславливается)

Кодетерминанты обилия особей (определяются и включают)

Наследственными свойствами особей и условиями среды (производят)

Доступные наблюдению события (вызывают)



В соответствии с прокламируемыми принципами эта концепция вычленяет и контрастирует те события и процессы в популяциях, которые представляются актуальными для избранных исследовательских программ. Ее преимущества в этом отношении очевидны, но в соотношении с реальностью она уступает концепции Жизненной схеме видов, сформулированной В. Н. Беклемишевым в 1942 г.

ЖИЗНЕННАЯ СХЕМА ВИДОВ И КЛАССИФИКАЦИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

В. Н. Беклемишев исходил из признания, что особенности морфологии и физиологии каждого вида животных наряду с характером его взаимоотношений с внешней средой и обусловленными всем этим особенностями состава и движения его популяций представляют единую систему приспособлений, которая вся в целом направлена на разрешение основной жизненной задачи вида, заключающейся в самосохранении. Эта жизненная задача для всех одна, но решения ее бесконечно разнообразны и зависят от биоценотической роли отдельных видов. Приведенные соображения базировались на результатах конкретных исследований биологии малярийных комаров и, в свою очередь, послужили основой для сравнения общих планов или жизненных схем многих кровососущих членистоногих, в первую очередь двукрылых.

Жизненная схема как единая система приспособлений, как совокупность экологических потенций вида, определяющих его самосохранение, размножение и расселение, несколько напоминает рассмотренную выше жизненную систему популяций, но вряд ли сводится к ее видовому инварианту. Ее конструктивность, продемонстрированная в первую очередь исследованиями самого В. Н. Беклемишева по сравнительной паразитологии членистоногих, проявилась и в проведенной им классификации биоценотических связей, и в трактовке самых общих принципов организации жизни.

Здесь предметом обсуждения должны стать все процессы, ведущие к поддержанию бытия самого живого покрова Земли и его обратимых изменений, которые сводятся к круговороту форм, энергии и вещества. Необратимые изменения, связанные с возникновением и исчезновением видов и типов биоценоза, открывают в существовании живого покрова элементы поступательного движения, из которых складывается его история. Эти изменения составляют предмет исторической биоценологии, или в принимаемой нами трактовке онтогенеза или филогенеза экосистем.

Среди возможных аспектов круговорота форм, обуславливающих состав и циклические изменения биоценозов (их саморазвития, или онтогенеза), выделяются:

процессы взаимодействия особей одного вида, влияющие на численность и состав входящих в биоценоз популяций (внутривидовые отношения);

процессы взаимодействия особей разных видов, влияющие на состав и структуру биоценоза и входящих в него видов (межвидовые связи);

процессы обмена между биоценозами особями на вегетативных или пропaгаторных* стадиях их жизненных циклов, обуславливающие их замкнутость или, наоборот, открытость для внешних связей.

Установившиеся связи между популяциями разных видов в биоценозе бесконечно многообразны и, казалось бы, не поддаются классификации. При этом имеются в виду лишь те из них, которые влияют на численность и биологический состав хотя бы одной из этих популяций постоянно или по крайней мере длительное время. Влияния всех этих связей и взаимодействий характеризуются по степени своей экстенсивности, то есть охвата всего состава популяций, и по степени интенсивности, или напряженности воздействий на каждую особь охваченной данной связью популяции.

По мнению В. Н. Беклемишева (1951), во всех наземных или водных биоценозах выявляются всего восемь главных типов связей:

Iа. Прямые топические	Iб. Косвенные топические
IIа. Прямые трофические	IIб. Косвенные трофические
IIIа. Прямые фабрические	IIIб. Косвенные фабрические
IVа. Прямые форические	IVб. Косвенные форические

Iа. Прямые топические связи

1. Прямые топические связи двух видов одного биоценоза проявляются в том, что один из них кондиционирует среду по физическим и химическим свойствам для другого зависящего от него вида. По существу, эти связи односторонни: как правило, они не имеют значения для кондиционирующего вида, но жизненно необходимы для его партнера.

1.1. Физическое кондиционирование предполагает создание для зависимого вида среды существования или субстрата, в качестве которого могут служить само тело, выделения, останки или сооружения, возводимые кондиционирующим видом.

1.1.1. Поселения мшанок и гидроидов на раковинах мидий, мхов и лишайников на коре сосны, паразитов и симбионтов в теле хозяина и множество иных примеров такого рода демонстрируют распространенность этих связей. Более того, обычно им сопутствуют другие, быть может, и не менее важные для обоих партнеров: ведь каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорциума**, образованного видом-эдификатором***

* Пропaгаторная стадия (лат. propagate — распространять) — стадия распространения.

** Консорциум (лат. consortium — соучастие, сотоварищество) — комплекс тесно связанных между собой организмов, группирующихся вокруг центрального члена, или ядра, сообщества, обычно представляемого эдификатором.

*** Эдификатор (лат. aedificator — строитель) — вид, определяющий особенности и структуру сообщества, чаще всего растение, реже животное.

с поселяющимися на нем (или в нем) симбионтами. Вполне понятно, что формирующиеся здесь консорциумы, их состав и отношения всех его членов привлекают особое внимание фитопатологов и паразитологов.

1.1.2. Существование на экскретах, чаще всего помете крупных млекопитающих животных, разного рода копробионтов (мелких членистоногих, нематод и микроорганизмов), наряду с прямой топоческой связью между ними обнаруживает трофические и множество других прямых и косвенных взаимодействий. Наряду с личинками мух здесь встречаются поедающие их жуки-карапузики и тироглифидные клещи, форезирующие на жуках-навозниках. Особой сложности такого рода отношений соответствуют процессы формирования илов и сапропелей в водоемах или почвенного покрова материков. При этом не только создается физический субстрат для зависимых видов, но и кондиционируются его химические свойства.

1.1.3. Не менее сложны и многообразны отношения и связи некробионтов — насекомых и бактерий на разлагающихся трупах животных и поверженных стволах деревьев. Вместе с ними все участники процесса минерализации опада и останков проводят физическое и химическое кондиционирование сред и обеспечивают биогенный круговорот энергии и вещества в экосистемах. Сходные процессы развертываются и в подстилке под пологом леса, и на дне океанов при отложении радиоляриевых, диатомовых и глобигериновых илов, и в озерах, заполняющих свое ложе торфом и преобразующихся в болота и торфяники. В ходе развивающихся здесь сукцессий образуются новые топоческие и трофические связи, как прямые, так и косвенные.

1.1.4. Особенно велико многообразие организмов, существование которых зависит от сооружаемых кондиционирующим видом строений — разного рода гнезд, нор и убежищ. Среди обитателей муравейников (мирмекофилов) и термитников (термитофилов) встречаются не только весьма обычные здесь членистоногие, но и грибы, растения и даже некоторые позвоночные животные. Их отношения и связи не ограничиваются заселением гнезд и нор — многие нидиколы становятся симбионтами, комменсалами, паразитами или хищниками, демонстрируя прямые и косвенные взаимодействия всех возможных типов. При этом следует иметь в виду и кондиционирующие последствия деятельности человека в отношении не только синантропных видов, но и тех, которые испытывают их влияния далеко за пределами городов и сел.

2. Создание субстратов и сред, неблагоприятных для существования зависимых видов, можно продемонстрировать на множестве примеров. Их обсуждение можно было бы начать с последствий промышленной и научно-технической революций — всех тех проблем, которые приобретают особую актуальность в наше время. Однако ограничимся иными, например вытеснением светлюбивых растений смыкающимися над ними кронами теневыносливых хвойных пород,

вытесняемых, в свою очередь, развитием мерзлоты под мхами по северной окраине тайги.

3. Прямые топические связи через влияния на скорость течения вод, движения воздушных масс посредством ослабления ветров, через изменения режимов освещения и соответственно влажности и температуры воздуха и почв вполне наглядны и вряд ли требуют примеров. Сюда же следует отнести бесчисленные и многообразные влияния различных организмов на химический состав воздуха, вод, почв и всех иных сред обитания. Простой их перечень занял бы очень много времени и места. Ограничимся лишь тем, что само возникновение жизни на Земле, ее существование и организация определяются развитием прямых и косвенных топических связей и общим кондиционирующим воздействием жизни на облик и свойства нашей планеты.

Завершая обсуждение всех категорий прямых топических связей, затронем еще один аспект, общий и для прямых трофических связей. И в тех и в других мы можем выделить и противопоставить связи непосредственные, установившиеся между двумя видовыми популяциями в пределах одного биоценоза, и связи комплексные, существующие между биоценозом в целом и отдельными составляющими его популяциями. В первом случае условия, влияющие на зависимый вид, создаются каким-либо одним кондиционирующим видом: таковы отношения между хозяином и симбионтом или копробионтом и крупным животным — поставщиком помета. Во втором случае комплексной является кондиционирующая сторона. Так, сложные и специфичные условия, создаваемые для почвообитающих форм, предполагают участие многих кондиционирующих видов от микробов до высших представителей царств животных, грибов и растений, действующих по-разному и взаимодополняющих свои действия в общем почвообразовательном процессе. Комплексные связи имеют величайшее значение в жизни сообществ, и основные из них охватывают всю биосферу: таково химическое кондиционирование состава атмосферы и гидросферы живым покровом Земли.

16. Косвенные топические связи

Эти связи проявляются, когда один из партнеров способствует или, наоборот, противодействует влияниям на второго участника, нередко через посредство третьего — вида-модификатора. Таким образом, здесь непременно присутствие двух, а часто и трех видов: кондиционирующего, зависимого и вида, влияющего на степень воздействия первого на второго. Очевидно, что два первых вида соединены прямой связью, а виды второй и третий — связью косвенной. В силу односторонности прямых топических связей мы можем рассматривать связи косвенные исключительно по значению их для зависимого вида, не принимая во внимание вид кондиционирующий. При этом все они распадаются на следующие группы.

1. Связи через уничтожение кондиционирующего вида. Всякий раз, когда сосна гибнет от короедов, все ее население теряет базу: частью гибнет, частью переселяется. Если среди него были питающиеся сосной, то они теряют и трофическую базу. Но и те, чье существование связано с создаваемым сосной микроклиматом, страдают тоже.

2. Увеличение численности кондиционирующего вида под влиянием вида-модификатора может повлиять и влияет на благополучие зависимого вида, например если модификатор связи сам является пищей для кондиционирующего вида или же врагом его врагов, конкурентов и т.п. Ели своей густой тенью неблагоприятно кондиционируют условия для молодых сосенок, но если часть из них погибает от короедов или низовых пожаров, то здесь вырастают сосны. Повторение этих процессов с некоторой регулярностью (что бывает нередко) свидетельствует, что сосна находится здесь в косвенной топической связи с короедами или с человеком, повинным в большинстве лесных пожаров.

3. Весьма распространенная среди растений конкуренция за место нередко осложняется и конкуренцией за пищу, одновременно представляя и косвенно-топическую, и косвенно-трофическую связи. Кроме того, и сам субстрат, на котором поселяются растения, обычно биологически обусловлен (почвы) и редко бывает чисто минеральным (песок, голые аллювии).

4. Между тем конкуренция между двумя видами нередко включает и третий вид — один из них затрудняет другому доступ в благоприятную среду, создаваемую третьим видом.

Однако облегчение или затруднение доступа в благоприятную среду подчас совершенно не зависит от межвидовой конкуренции. Например, при случайном разносе животными семян растений далеко не все из них попадают в благоприятные условия и многие гибнут. Еще более расчленены взаимосвязи такого рода при разносе пчелами триунгулинов. Здесь устанавливается форетическая связь и с пчелами, в гнездах которых паразитируют эти личинки жуков-маек, и с паразитирующими здесь же пчелами-кукушками; одновременно устанавливается и косвенно-топическая связь по облегчению доступа в благоприятно кондиционированную среду, но форетические связи с цветочными мухами иные — они лишь облегчают разнос триунгулинов в неблагоприятные для их существования среды.

Косвенные топические связи нередко устанавливаются независимо от форетических. Так, многие мясные мухи откладывают яйца на раны и язвы в коже млекопитающих, которые нередко образуются при паразитировании личинок кожных оводов. Здесь связи между оводами и мясными мухами являются косвенными топическими, облегчающими заселение благоприятных сред, и косвенными трофическими, облегчающими доступ к пище, но форетические связи между видами обеих групп двукрылых отсутствуют. Сходные отношения устанавливаются и при заселении поврежденных деревьев вторичными вредителями.

IIa. Прямые трофические связи

Прямые трофические связи двух популяций разных видов проявляются, если одни из них питаются другими, либо существуют, поедая останки или продукты их жизнедеятельности. Эти связи, непосредственные или комплексные, связывают между собой все живые существа Земли; благодаря круговороту биогенных элементов трофически независимых организмов не существует, хотя и следует помнить, что круговорот веществ не замкнут в пределах биосферы и что обмен с другими оболочками, прежде всего с литосферой, происходит непрерывно. Здесь мы ограничимся влияниями прямых трофических связей только на круговорот форм, следуя при этом представлениям В. Н. Беклемишева.

А. Потребитель питается живым телом производителя — саркофагия (в широком смысле слова).

1. Потребитель поедает производителя целиком:

а) индивидуально (как любой хищник, например стрекоза);

б) в смеси (поедая вместе с субстратом всех обитающих в нем организмов).

2. Потребитель питается за счет живых частей или соков производителя, не съедая его целиком:

а) съедаемые части не предназначены специально для этой цели (как гусеница на листьях и пасущееся стадо коров);

б) съедаемые части специально предназначены для этой цели по жизненной схеме производителя (сочные плоды и их потребители — карпофаги).

3. Потребитель питается за счет неживых частей живого производителя (рог, шерсть, древесина и пр.): кератофагия пухоедов, ксилофагия личинок жуков-усачей и пр.

Б. Потребитель питается выделениями производителя — ксенофагия.

1. Питание выделениями происходит на теле производителя:

а) выделения не предназначены для потребителя: слизь, пот, гной и т.п. (например, миксофагия мух семейств Muscidae и Borboridae — спутников млекопитающих);

б) выделения по жизненной схеме производителя специально предназначены для потребителя: нектар цветков, секреты мирмекофилов (нектарофагия) и т.п.

2. Питание выделениями происходит во внешней среде:

а) выделения оформленные (помет и пр.) — копрофагия;

б) выделения рассеяны во внешней среде (газообразные, растворенные и т.п.) — ксеноспрофагия.

В. Потребитель питается мертвыми остатками производителя — некрофагия (в широком смысле слова).

1. Питание отдельными трупами:

а) животных — некрофагия собственно;

б) отдельных растений (деревьев) — дендронекрофагия.

2. Питание смесью мелких трупов, мертвых растительных остатков или того и другого (сапропель, лесная подстилка, луговая ветошь, гумус и пр.) — некрোসапрофагия.

Очевидно, что питание живыми тканями производителя, выделениями на его теле, трупами и пометом (см. пункты А, Б-1, Б-2а и В) всегда непосредственно, а связи, обусловленные различными типами сапрофагии (см. пункты Б-2б и В-2), являются комплексными. Для производителя, безусловно, безвредны некрофагия и копрофагия в широком смысле этих терминов. Они даже полезны для вида-производителя, так как накопление в среде его останков и продуктов жизнедеятельности рано или поздно оказывается вредным; их разложение помимо очистки среды ведет к освобождению и возврату исходных элементов питания в новый цикл биогенного круговорота веществ.

Таким образом, трофические связи этого типа объединяются с топическими, причем зависимый партнер (потребитель) оказывается активным членом топической связи, то есть кондиционирующим видом.

Питание живым телом производителя (хищничество) ведет к ограничению его численности и биомассы и в принципе всегда вредно для него. Однако этот вред может быть ослаблен или даже компенсирован благоприятными побочными следствиями данной связи. Поедание его целиком губительно, но умеренное преследование со стороны хищников преимущественно слабых и больных особей может оказаться полезным для популяции. Вместе с тем заглатывание жертвы целиком не всегда губительно для нее. Известны примеры, когда мелкие клещи, яйца некоторых насекомых и семена растений проходят сквозь кишечник неповрежденными, а для многих паразитов этот путь является необходимым.

11б. Косвенные трофические связи

Эти связи устанавливаются, когда один из участников воздействует в ту или иную сторону на поедаемость второго участника третьим или на доступность для него пищи. Если прямые трофические связи всякий раз представляют взаимодействия между производителем и его потребителем, то косвенные нередко предполагают участие еще одного вида — модификатора этих связей. Лишь в том случае когда потребляются останки или неживые части производителя, косвенные связи ограничиваются участием потребителя и модификатора; для производителя они уже не имеют значения. Все многообразие этих связей можно представить 10 типами.

1. Потребление останков и неживых частей производителя.

А. Воздействие на доступность пищи:

1) облегчение или затруднение доступа к пище (1 потребитель + +1 модификатор). Один из лучших примеров этого рода — связи между микоризными грибами и микотрофными растениями, раком-

отшельником и актинией, жуками-мертвоедами, поселившимися в гнезде коршуна и питающимися остатками его добычи. В двух последних случаях они сочетаются соответственно с прямой форетической связью (для актинии) и сотрапезничеством (для жуков);

2) конкуренция из-за пищи (2 потребителя-модификатора). Сюда прежде всего относятся все примеры конкуренции растений, обычно сочетаемые с конкуренцией за свет и место, и все случаи соперничества между сапрофагами, копрофагами и некрофагами. Между тем интенсивная конкуренция некрофагов за трупы крупных животных сопровождается своеобразными микросукцессиями в составе потребителей и развитием между ними отношений сотрудничества для более полного использования этих, нечасто находимых субстратов. Отметим, что исследования количественных взаимоотношений при конкуренции за пищу между инфузориями привели Г. Ф. Гаузе к формулированию известного принципа конкурентного исключения.

II. Потребление живого тела производителя или его частей.

Б. Воздействие на доступность пищи:

3) облегчение доступа к пище (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Потребление живого производителя облегчается деятельностью его врагов. Возникающая при этом трехчленная связь потребитель — модификатор связи (враг производителя) — производитель является двусторонней, поскольку облегчается не только доступность пищи, но и ее поедаемость (см. пункты Б-3 и Б-4). Стаи ворон и грачей, слетающиеся на свежеспаханное поле в поиске мелких грызунов и насекомых, демонстрируют участие в этих связях их модификатора, вскрывающего плугом убежища производителей. Сходным образом комнатные мухи, переносящие на пищу человека яйца гельминтов и возбудителей кишечных инфекций, облегчают для них и доступ к хозяину, и его «поедаемость». Этот ряд можно пополнить многими примерами, в частности уже известными нам связями между мясными мухами и оводами;

4) затруднение доступа к пище (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Эта весьма обширная категория связей проявляется прежде всего в отношениях между животными и теми растениями, чащи которых служат им убежищем от врагов. Защитная роль растений может усиливаться еще более из-за криптической окраски и формы животных — они напоминают части растений, среди которых живут;

5) умножение добычи (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Если бабочка-монашенка, объедая хвою сосен, ослабляет и тем самым облегчает заселение их короедками, то условия питания их врагов (дятлов) улучшаются. Здесь между бабочкой и короедками устанавливается косвенная связь, облегчающая им доступ к пище (см. пункт Б-3) и содействующая их размножению. Вместе с тем между бабочкой и дятлами устанавливается связь за счет умножения их добычи — короедов;

6) уничтожение добычи (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Уничтожение производителя видом-модификатором, естественно, сказывается на потребителе. Если к этому результату приводит активность другого потребителя, то между ними обоими возникает конкуренция за добычу (см. пункт Б-7). Однако производитель может быть уничтожен при неблагоприятном кондиционировании среды модификатором или его собственными конкурентами. Такого рода отношения проявляются особенно наглядно при смене биоценозов: так, густая поросль ели под пологом соснового бора препятствует зеленым растениям нижнего яруса (подлеску) и подрывает пищевую базу всех питающихся на них насекомых-монофагов. В силу этого ель, постепенно вытесняя сосны, оказывает на насекомых и прямое, и косвенное топическое влияние, а также косвенное трофическое;

7) пищевая конкуренция (2 потребитель-модификатора + 1 производитель). Распространенность этого типа связи и примеры, привлекаемые для демонстрации отбора, известны слишком хорошо, чтобы отвлекаться на дополнительные аргументы и комментарии.

В. Воздействие на поедаемость (примеры сочетания поедаемости и доступности пищи приведены в пунктах Б-3 и Б-4):

8) умножение врагов (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Связи такого типа устанавливаются, например, между муравьями и растением, когда они «пасут» и охраняют кормящихся на нем тлей. Кроме того, между муравьями и тлями существуют и прямая топическая, и косвенная трофическая связи, благоприятные для тлей, а также и прямая трофическая, поскольку муравьи питаются их сахаристыми выделениями. Если пищей одного потребителя становятся два вида производителей, то между ними устанавливаются двойные косвенные связи. С одной стороны, здесь происходит «отвлечение врага», с другой — увеличение его численности, поскольку всякий лишний источник пропитания может содействовать размножению потребителя. Обе эти связи противоположны: их действия на популяцию каждого из производителей в какой-то мере уравновешивают друг друга. Однако если оба вида производителя используются потребителем в разные сроки или на разных фазах его жизненного цикла, то отвлечение врага одним из них от другого перестает сказываться и между ними остается взаимная связь только через поддерживаемые численности врага;

9) истребление врагов (1 потребитель + 1 модификатор + 1 производитель). Это один из важнейших типов связей, определяющих относительную устойчивость биоценозов. Здесь прежде всего проявляются отношения между растениями и энтомофагами, регулирующими численность вредителей. Из множества примеров такого рода сошлемся хотя бы на стрекоз, поедающих мошек и комаров и связанных косвенной трофической связью с теми животными, кровью которых питаются эти двукрылые;

10) отвлечение врагов (2 производителя-модификатора + 1 потребитель). Несмотря на пищевые предпочтения потребителей, далеко не

все из них являются строгими монофагами. При возможности выбора они обычно привержены одному виду пищи, но при ее сокращении или отсутствии переходят на заменяющие и далее на вынужденные корма. В этом случае между обоими видами добычи — предпочитаемой или избираемой при нужде — устанавливается косвенная трофическая связь по типу отвлечения от врага: предпочитаемый вид отвлекает потребителя от менее привлекательных для него видов пищи.

IIIa. Прямые фабрические связи

Строительная деятельность широко распространена среди животных; возводимые ими сооружения весьма разнообразны и по значению, и по конструкции, и по используемым материалам. Одни из таких сооружений (норы, гнезда, ловчие сети, коконы и т.п.) специально предназначены для использования в определенных целях, другие же образуются попутно с иными проявлениями активности и используются их создателями вторично (ходы короедов в древесине или мины в мякоти листьев). Материалом для всех этих сооружений служат либо живые особи других видов, либо их фрагменты или останки, либо продукты жизнедеятельности.

По своей конструкции жилые сооружения распадаются на:

1) искусственные выемки без выстилки, как норки личинок поденки *Polymitarcys*;

2) искусственные выстилки в естественной выемке, как в дупляных гнездах синиц;

3) искусственные выстилки в искусственной выемке, как гнезда береговой ласточки и многих других птиц и млекопитающих, а также гнезда некоторых эмбий;

4) выемки с надстройкой, как, например, норы бобра с хаткой или же гнезда некоторых одиночных пчел с вылепленным вокруг входа конусом;

5) разного рода стационарные постройки в виде гнезд ласточки, вылепленных из склеенных слюной частичек, и подвижные домики личинок ручейников.

Кроме конструктивных особенностей сооружений их можно группировать как индивидуальные (А) и общественные (Б).

А. Эти сооружения могут полностью или частично заполняться телом хозяина или кладкой яиц, как коконы и яйцевые мешки многих насекомых, или заполняться ими частично, что отличает норы сусликов и многих других млекопитающих, а также убежища ухверток с оберегаемыми ими потомками.

Б. Среди общественных можно выделить сооружения, в которых не предусмотрено хранение запасов пищи, или же со специально заготавливаемым кормом, например гнезда пчел и шмелей. Особую категорию сооружений представляют гнезда некоторых муравьев и термитов, в которых кроме запасов корма предусмотрены вместилища для

симбионтов в виде грибных садов и отдельных помещений для других симбионтов.

С жилыми сооружениями многих паукообразных и насекомых нередко связаны ловчие сети (тенеты) и разного рода охотничьи приспособления в виде ям и воронок личинок муравьиного льва.

Что касается материалов, используемых в строительной деятельности, то с интересующей нас точки зрения все их разнообразие сводится к абиогенным субстратам (песок, камни, глина и т.п.), а также к фоссильным и субфоссильным останкам организмов, приобретшим свойства минералов (I), и сооружениям из современного биогенного материала (II). Последние, в свою очередь, могут представлять:

1) продукты жизнедеятельности самого вида-строителя (пух, шерсть, шелк, паутина и другие выделения);

2) продукты жизнедеятельности других видов, входящих в состав того же биоценоза, а именно: а) живых особей или их фрагменты, как в домиках некоторых ручейников, сделанных из настриженных кусочков листьев водных растений; б) мертвых остатков других видов организмов или их выделений, например в виде сучьев и веточек в гнездах сорок, аистов и ворон, а также большей части субстратов, используемых для возведения купола муравейника.

Прямые фабрические связи возникают в том случае, если в состав сооружений входят продукты жизнедеятельности особей других видов, хотя бы наряду с другими материалами. Если в качестве материала используются живые особи или их части, эти связи становятся двусторонними, представляя выгоды для вида-строителя, но ущерб для поставщика материалов. При использовании мертвых остатков связь становится односторонней.

В зависимости от конструкции сооружений фабрические связи подразделяются на самостоятельные и подчиненные. Последние возникают при искусственной выемке в биогенном субстрате, как, например, гнезда муравьев *Camponotus* в стволе ели. Здесь фабрическая связь дополняется топической: ствол ели служит и средой обитания, и материалом. Кроме того, возникает и косвенная трофическая связь — ходы муравьев заполняются грибами, служащими для них пищей. Еще один пример такого рода — тополевая моль, минирующая листья, представляющие и корм, и субстрат, и материал для сооружения убежища (мины).

Подчиненные фабрические связи устанавливаются между насекомыми-минерами и заселяющими их ходы одиночными пчелами, осами и муравьями; здесь фабрическая зависимость строителя от поставщика материалов не приобретает самостоятельного значения. Будучи неотделимой от топической, она приобретает значение фабрической, но не прямой, а подчиненной. Однако использование термитом жеваной древесины для создания своих гнезд не предполагает топической зависимости между ним и поставщиком древесины. Птицы и млекопитающие также нередко используют для своих гнезд шерсть и перья других видов, ветки, листья и даже металлическую проволоку, всту-

пая в самостоятельные фабрические связи с поставщиками этих материалов.

Примечательно, что классификация прямых фабрических связей по их значению для поставщика материалов почти повторяет классификацию прямых трофических связей по их значению для добычи. При этом в обоих случаях противопоставляется использование живых частей поставщика (добычи) или его мертвых остатков и выделений.

IIIб. Косвенные фабрические связи

Косвенные фабрические связи, как и связи прямые, близки по своим воздействиям на трофические. В отношении обоих партнеров — поставщика материалов и строителя — они распадаются на две группы по влияниям на того и другого:

1) связи через воздействие на численность вида-строителя. Например, всякий враг или паразит пчелы-мегахилы устанавливает косвенную фабрическую связь с теми растениями, на которых она режет листья. Через посредство прямых трофических и топических связей с пчелой они сокращают ее численность, сокращая тем самым и ущерб, причиняемый растениям;

2) связи через отвлечение вида-строителя от вида — поставщика материалов. Поскольку мегахила режет листья многих видов растений, между последними возникают косвенные фабрические связи, напоминающие конкуренцию с отрицательным знаком: «соперничающие» виды растений делят между собой не блага, а ущерб;

3) связи через воздействие на численность вида-поставщика. Связи такого рода обычно слабо выражены и не имеют большого значения для строителя. «Спрос не превышает предложения» — необходимые для сооружений материалы можно получать от многих видов поставщиков;

4) связи по конкуренции из-за строительного материала могут касаться биогенных или небиогенных субстратов; в первом случае они трехчленные, во втором двухчленные.

IVа. Прямые форетические связи

Несмотря на совершенство локомоции и способность к активным миграциям, многие виды используют другие виды в качестве транспортных средств. Отношениям такого рода непременно сопутствуют топические связи — хотя бы на краткое время тело носителя становится местом поселения транспортируемого вида; иногда они сопровождаются и трофическими связями, осложняя взаимодействия партнеров, иногда к выгоде одного из них или обоих, порой к прямому ущербу. В соответствии с разнообразием складывающихся отношений прямые форетические связи разделяются на две категории — самостоятельные (А) и подчиненные (Б).

А. Самостоятельные связи определяются тем, что перенос из одного места в другое является главной целью переносимого вида. При этом все иные связи с видом-носителем отступают на второй план. Нередко транспортируемый вид все это время пребывает в неактивном состоянии, вплоть до анабиоза. Перенос спор и семян животными (зоохория), опыление ими цветков и другие подобные примеры сопряжены со случайностью, не играющей важной роли в распространении переносимого вида.

Имеются, однако, примеры облигатной форезии, необходимой для жизни вида и обеспечиваемой разного рода приспособлениями. Последние распадаются на два типа: 1) основанные на пассивном захвате семян или иных зачатков транспортирующим животным и 2) основанные на активном захвате. Примерами первых приспособлений являются семена череды и соплодия репейника, цепляющиеся к шерсти животных. Вторые, предполагающие активный захват переносимого материала, обеспечиваются его собственной устойчивостью: многие семена могут проходить сквозь кишечник, поэтому в экскрете пасущейся на луку коровы содержится колоссальное число жизнеспособных семян луговых трав. Не менее демонстративны примеры участия дроздов в распространении семян рябины или муравьев в распространении снабженных мясистыми придатками мирмекохорных растений: хохлатки, чистяка, гусяного лука и т.п.

Разумеется, отношения такого рода проявляются и при расселении цист простейших, гипопусов тироглифоидных клещей, возбудителей и переносчиков болезней. Непременным условием таких отношений является регулярность посещений видом-переносителем именно тех биотопов, которые необходимы для переносимого вида. Правда, и это условие создает лишь известные шансы попадания по нужному «адресу», и его вероятность зависит от: 1) численности подлежащих переносу семян, яиц и т.п.; 2) численности переносителя и 3) частоты посещения им надлежащих биотопов, содержащих готовые к переносу единицы; 4) среднего числа этих единиц, захватываемых при одном посещении, 5) частоты посещений биотопов по «адресу» и 6) длительности пребывания в нем, 7) способов и прочности прикрепления переносимого к переносителю и т.д.

Все это относится к переносу неактивных форм, сбрасываемых носителем без всякого участия с их стороны. Однако, если переносимый вид сам взбирается на избранного носителя и сам покидает его, элемент случайности в его переносе сокращается. Действительно, хищный клещ *Macrocheles* взбирается на навозных мух и покидает их вовсе не в любом месте, а при последующем посещении ими навоза. Здесь он находит свою пищу — отложенные мухами яйца. Сходным образом происходит перенос триунгулинов: они прикрепляются к одиночным пчелам, посещающим цветки, и таким образом переносятся в их гнезда. Иногда триунгулины по ошибке взбираются на цветочных мух и впоследствии гибнут, что, однако, компенсируется высокой плодовитостью жуков-маек. Таким образом, между ними и

цветочными мухами устанавливается косвенная форетическая связь, а между этими мухами и одиночными пчелами — косвенная трофическая, проявляющаяся в защите их гнезд от личинок маск.

Б. Подчиненные форетические связи определяются не значением самого переноса, а пребыванием переносимого вида на теле или в теле переносителя. Подчиненные форетические связи отступают на второй план с одновременно существующими топическими и трофическими.

Для хозяина они могут быть выгодны, как маскировки и прямая защита, иногда — при химическом кондиционировании среды, как, например, при обрастании личинки стрекозы зелеными водорослями. Поселяясь на жабрах личинок комаров, они могут пользоваться выделяемой ими углекислотой и, быть может, азотистыми продуктами обмена. Между тем при достаточно частых контактах между особями хозяина, допускающих переход находящихся на них форезеров, их собственная миграционная способность может свестись к минимуму, как, например, у вшей и чесоточных клещей. С этой точки зрения особый интерес представляют специализированные паразиты со сложным циклом, сменой хозяев и нередко направленными миграциями. Примеры такого рода сведены в руководствах по паразитологии и медицинской энтомологии.

В наиболее далеко зашедших случаях мутуалистического симбиоза цикадок и тлей с дрожжами тесные связи между ними доходят до трансвариальной передачи симбионтов от поколения к поколению. Проникая в формирующиеся яйцеклетки, эти дрожжи ассоциируются с половыми зачатками эмбриона. Здесь форетическая связь популяций стала связью особей в поколениях и, доведенная до предела, уничтожила форезию как таковую.

IVБ. Косвенные форетические связи

Если прямые форетические связи в значительной мере односторонни и обычно не имеют особого значения для вида-переносителя, то и косвенные связи можно анализировать в этом плане с точки зрения переносимого вида. Они сводятся к следующим вариантам.

1. Связи по облегчению или затруднению доступа к переносителю. Они обычны для прямых подчиненных связей этой категории и проявляются значительно реже при самостоятельных связях. В системе возбудитель — переносчик — позвоночное животное регистрируются прямые топические, трофические и форетические связи возбудителя с обоими его хозяевами, а также и косвенные связи: чем многочисленнее каждый из них, тем легче переход возбудителя от одного к другому. Тем самым облегчается доступ возбудителя к среде обитания, пище и новому переносителю. Последнее демонстрируется уже известными нам примерами с жуками-майками — их триунгулины подстерегают пчел на цветках астровых, само наличие которых обеспечивает им встречу друг с другом.

2. Связи по уничтожению переносителя. Растения, опыляемые пчелами, находятся в такого рода связях со всеми, кто уничтожает пчел, например со склеывающей их шуркой. Однако если хищник наравне с его добычей участвует в переносе, то связи этого типа осложняются и в значительно большей степени, если хищник, поедающий переносителя, является тем адресатом, к которому для своего благополучия должен попасть переносимый вид. Для демонстрации этих сложных отношений следует обратиться к жизненным циклам лентцов и сосальщиков, совмещающим топические, трофические и форетические связи со своими хозяевами, основными и дополнительными.

3. Связи по поддержанию и умножению численности переносителя. Они включают все виды, содействующие его благополучию и тем самым увеличивают шансы на транспортирование переносимого вида. Так, все мелкие птицы, рептилии и млекопитающие, питающие личинок иксодовых клещей, обеспечивают их существование и возможность переноса пироплазм крупного рогатого скота. Последние связаны с мелкими позвоночными животными косвенной форетической связью (а также косвенными топической и трофической).

4. Конкуренция за перенос, например, между видами энтомофильных растений, цветущих одновременно, из-за их опылителей. Практикуемые ныне способы привлечения пчел и шмелей на клеверница сокращают напряженность конкуренции и содействуют повышению урожая семян.

Завершая обзор биоценотических связей в экосистеме, основанный на исследованиях В. Н. Беклемишева, еще раз подчеркнем конструктивность реализованных им подходов. Не исчерпывая всего многообразия межвидовых отношений, мы можем оценить их реальные масштабы, включая еще одного партнера, стремящегося извлечь максимальную выгоду для себя из всех возможных взаимодействий и связей, а именно человека. Однако, прежде чем перейти к оценке и демонстрации его действий в отношении насекомых, уместно обсудить реальные факторы, определяющие численность фитофагов.

ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Насекомые приобретают значение вредителей сельскохозяйственных культур только в том случае, если их численность превосходит экономические пороги вредоносности, поскольку отдельное, даже самое прожорливое насекомое не в состоянии нанести сколько-нибудь существенный вред урожаю. Поэтому планирование защитных мероприятий и соответствующие научные исследования направлены на сокращение до этих порогов числа особей в популяциях.

Динамика численности популяций насекомых проявляется либо в сезонном изменении их численности на протяжении года, либо на протяжении ряда лет, приобретая при этом благодаря исключитель-

ной энергии размножения многих видов характер закономерно чередующихся популяционных волн (рис. 193).

Изменения численности популяций насекомых в реальной природной обстановке определяются факторами разного рода: климатом (абиотические факторы), существованием и активностью других организмов (внутривидовые и межвидовые отношения) и в значительной степени последствиями хозяйственной деятельности человека (антропогенные факторы).

Чрезвычайное многообразие этих факторов и сложность опосредуемых ими влияний обуславливают существование различных концепций роли отдельных факторов в динамике численности популяций насекомых.

В монофакториальных концепциях значение ведущего регулятора численности популяций придается одному важнейшему фактору, тогда как сторонники полифакториальной концепции рассматривают регуляцию численности как результат совместного действия многих факторов.

Относительная простота концепций первого типа содействовала разработке математических моделей, например описанной выше модели хищник — жертва. Однако нестабильность таких систем из-за элиминации либо хищника, либо жертвы ограничивает использование моделей экспериментальными ситуациями, требующими введения дополнительных факторов стабилизации численности. В природных условиях факторами такого рода могут стать миграции, не учитываемые в модели. Общий недостаток всех монофакториальных концепций, связывающих колебания численности либо с активностью хищника и паразита, либо с устойчивостью кормового растения, либо с наличием доступных убежищ и т. п., заключается в том, что эти концепции не учитывают неизбежность регулярности колебаний численности популяций близ некоторого уровня стабильности. При-

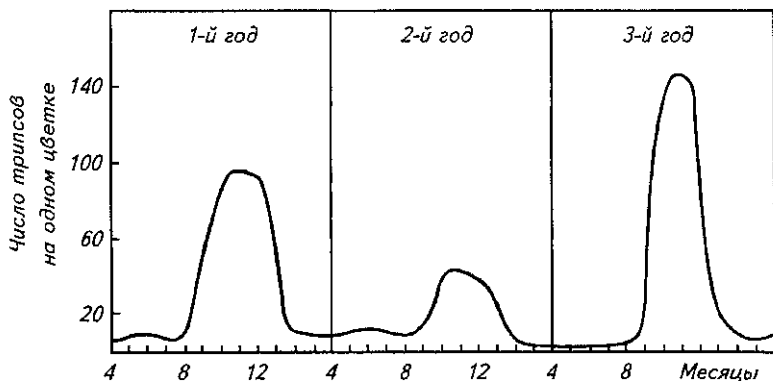


Рис. 193. Популяционные волны динамики численности трипса (по Дажо, 1975)

родные взаимосвязи намного разнообразнее наблюдаемых в экспериментальных ситуациях.

Для расчленения такого многообразного и емкого понятия, как сопротивление среды, на ряд факторов, ограничивающих экспоненциальный рост популяции, рассмотрим данные таблицы 4, рассчитанные для малинно-земляничного долгоносика (*Anthonomus rubi* Hbst.).

4. Таблица выживания малинно-земляничного долгоносика

Стадия (x)	Число живых особей к началу стадии (x)	Живые особи, % к числу яиц	Число особей, погибших в период стадии (dx)					Погибшие особи, % к числу яиц	dx, % от x
			всего	от паразитов	от болезней	от хищников	от неизвестных причин		
Яйцо	88,2	100	5,8					6,6	6,6
Личинка	82,4	93,7		2,5	0,7	3,5	6,3	14,7	15,8
Куколка	69,4	78,7	13	1,5	1	3,5	0,7	7,6	9,7
Имаго, находящиеся в бутоне	62,7	71,1	6,7	0	1,0	0,5	0	1,7	2,4
Имаго, покинувшие бутоны	61,2	69,4	1,5						

Очевидно, что здесь роль болезней как фактора снижения численности популяций долгоносика существенно уступает роли хищников и паразитов, что стадия личинки наиболее уязвима, а имаго наиболее защищена.

Такая дифференциация факторов позволяет понять их реальное значение в существовании и воспроизводстве популяций, и такого рода таблицы выживания наряду с представленными выше становятся важнейшим инструментом познания механизмов динамики численности.

Современные подходы к дифференциации факторов численности популяций исходят из трудов Говарда и Фиске (1911), противопоставивших факторы факультативные, постоянно усиливающие свое действие по мере возрастания численности, катастрофические, не зависящие от численности популяций, и стабильные, действие которых постоянно и не зависимо от численности.

Впоследствии факультативные факторы были сведены к факторам, зависящим от плотности популяций, факторы катастрофические — к не зависящим от плотности, а значение стабильных факторов существенно ограничилось. Существуют две противоположные точки зрения о роли факторов разных категорий в регуляции численности популяций. Полагая, что уровень численности определяется факторами, не зависящими от плотности популяций, сторонники одной точки зрения ссылаются на редкость сочетания условий, необходимых для постоянного роста популяций. Примеры массовых размножений насекомых, по их мнению, — редкие исключения из правила и выражают специфические свойства немногих видов. Численность популяций подавляющего большинства видов лимитируется краткостью

сроков, когда сочетания условий обеспечивают рост популяции. При этом основными, лимитирующими численность факторами можно считать ограниченность ресурсов, их относительную недоступность при слабом развитии миграционных и поисковых способностей, а также скоротечность периода, когда рождаемость преобладает над смертностью, а скорость роста популяций положительна. Однако случайность колебаний численности в ответ на изменение условий, не связанных с плотностью популяций, рано или поздно приведет популяции к нижним пределам численности и вымиранию.

Придерживаясь другой точки зрения, которая отдает предпочтение факторам, зависящим от плотности популяций, исследователи — приверженцы противоположного направления — сформулировали концепцию автоматического регулирования численности популяций. До недавнего времени поиски критериев для оценки регулирующей роли указанных факторов ограничивались лишь плотностью популяций, которая сокращается, если превышает некоторый средний ее уровень, или, наоборот, увеличивается, если этот уровень остается недостижимым. Используя кривые, выражающие динамику численности популяций на разных ее уровнях и регрессионный анализ зависимости плотности популяций предыдущего и последующего поколений, можно по значению коэффициента регрессии судить о роли регулирующих факторов. Если коэффициент равен 1, то популяции не испытывают влияния факторов, зависящих от их плотности, и отклонения от этой величины выявляют степень участия таких факторов в динамике численности.

Современное состояние концепции автоматического регулирования численности популяций базируется на сочетании двух принципиально различных явлений: модификаций, или случайных колебаний численности, и регуляций, действующих по принципу кибернетической обратной связи и нивелирующих эти колебания.

В соответствии с этим противопоставляются модифицирующие (не зависящие от плотности популяций) и регулирующие (зависящие от плотности популяций) экологические факторы, причем первые из них воздействуют на организмы либо непосредственно, либо через изменения других компонентов биоценоза. По существу,

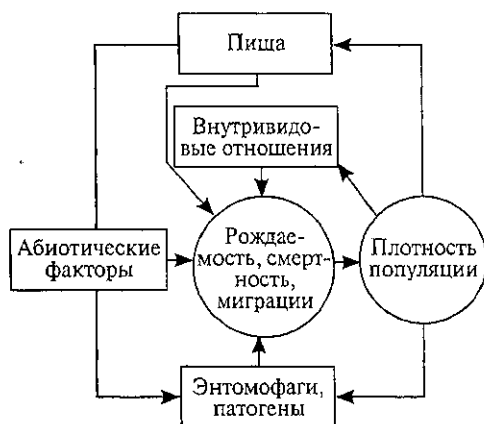


Рис. 194. Факторы динамики численности популяции с позиций концепции автоматического регулирования (по Викторову, 1976)

они представляют собой различные абиотические факторы. Регулирующие факторы связывают с существованием и активностью других живых организмов (биотические факторы), поскольку лишь живые существа способны реагировать на плотность своей собственной популяции и популяций других видов по принципу отрицательной обратной связи (рис. 194).

Если воздействия модифицирующих факторов приводят лишь к преобразованиям (модификациям) колебаний численности, не устраняя их по существу, то регулирующие факторы, выравнивая случайные отклонения, стабилизируют (регулируют) численность на определенном уровне. Однако на разных уровнях численности популяции регулирующие факторы принципиально различны, например многоядные хищники и паразиты, способные при изменении численности жертв сокращать или усиливать свою активность (функциональная реакция), оказывают действие на сравнительно низких ее уровнях (рис. 195).

Специализированные энтомофаги, характеризующиеся численной реакцией на состояние популяций жертв, оказывают регулирующее действие в более широком диапазоне. При достижении популяцией жертвы еще более высокой численности создаются условия для распространения болезней, и, наконец, предельный фактор регуляции согласно излагаемой концепции — внутривидовая конкуренция, ведущая к исчерпанию доступных ресурсов и развитию стрессовых реакций.

Таким образом, в данной схеме учитывается существование многозвенной буферной системы регуляции на основе биотических факторов среды, степень влияния которых зависит от плотности популяций.

В настоящее время концепция автоматического регулирования численности подверглась серьезным критическим замечаниям.

В частности, при анализе динамики численности популяций массовых и редких видов насекомых вообще не было выявлено многозвенной буферной системы регуляции; характер отмечаемых флуктуаций и процесс их регуляции у тех и других видов оказались тождественными, а регистрируемые различия каса-

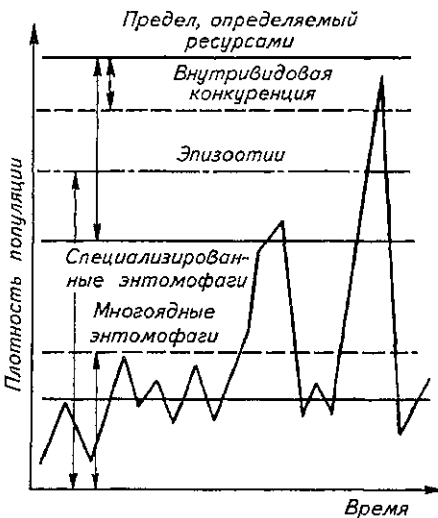


Рис. 195. Включение разных регулирующих механизмов на разных уровнях численности популяций (по Викторову, 1976)

лись лишь уровни численности, на которых отмечались данные флуктуации.

Не отрицая значения плотности популяции как важной характеристики ее состояния, следует признать, что изменения иных параметров не менее существенны. С состоянием и динамикой популяций связывают такие параметры, как генофонд популяции, распределение по стадиям, структура скрещиваний, и многие другие. Иными словами, объективное описание популяции невозможно, если влияния экологических факторов учитывают только посредством изменений ее плотности. Более того, оптимальная регуляция численности некоторых видов насекомых выявляется в ситуациях, когда в ответ на изменения численности под влиянием регулирующих факторов сохраняется возможность миграции некоторой части популяции за пределы ареала. При этом в каждом конкретном случае соотношения факторов меняются, и нередко сам процесс регуляции осуществляется за счет миграций на новые территории, где особи либо находят для себя благоприятные условия, либо гибнут. Роль миграции в регуляции численности, особенно редких видов, изучена еще крайне слабо, но, например, у дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) — массового вида — мигранты появляются лишь на очень высоком уровне численности и при этом становятся устойчивыми к действию плотностнозависимых факторов.

В существующих схемах регуляции численности популяций почти не учтена их генетическая разнокачественность, и часто явно недооценивается роль внутреннего фактора, то есть особенностей, присущих виду, популяции и членам популяции. При этом считают, что относительная роль «внутреннего фактора» в сравнении с ролью внешних факторов невелика, и потому необъективно оценивают реальность.

Проведение анализа эколого-генетической структуры популяций необходимо, но при этом следует учитывать возможность изменения свойств популяций при изменении их численности.

Представление об учтенных нами факторах динамики численности популяций насекомых и взаимодействиях между ними дает схема, приведенная на рисунке 196. Выделение в данной схеме областей, соответствующих сопротивлению среды (K) и присущей популяции способности к росту (r), выражает взаимодействие основных факторов, а противопоставление рождаемости и смертности (соответственно иммиграции и эмиграции) — возможность действия этих факторов через изменения либо рождаемости (иммиграции), либо смертности (эмиграции). Введение в схему нового компонента — структуры популяции — соответствует реальному многообразию связей и процессов в меняющихся численности популяциях. Именно их эколого-генетическая структура, опосредуя влияния разных факторов, определяет устойчивость популяций в сложнейших взаимодействиях факторов, внешних и внутренних по отношению к самой популяции.

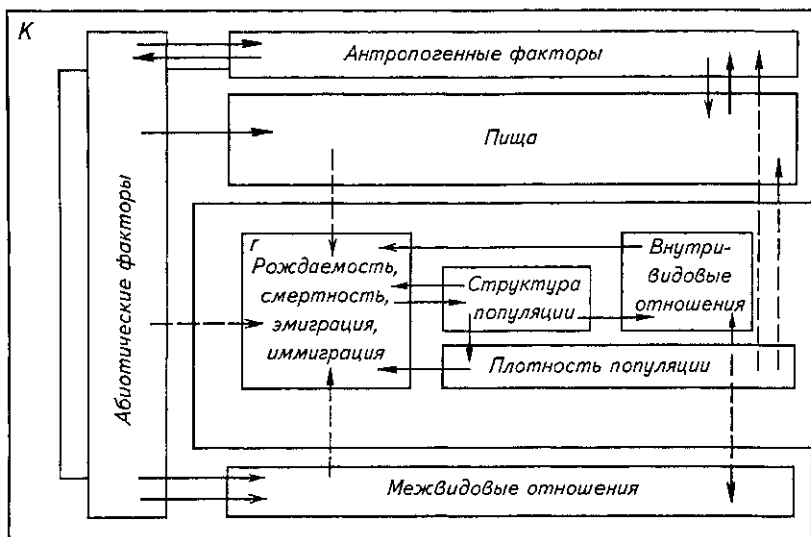


Рис. 196. Факторы динамики численности популяций насекомых

Роль внутренних факторов еще не оценена должным образом, однако очевидно, что понятие численности популяции неадекватно понятию ее плотности. Эти понятия неразличимы в концепции автоматического регулирования. Плотность популяции приобретает особый смысл при подразделении факторов динамики численности на модифицирующие и регулирующие; при этом зависимость данных факторов от плотности популяции опосредуется ее структурой. Таким образом, структура популяции становится фактором динамики численности.

Полагая, что численность насекомых всегда ограничивается некоторым сопротивлением среды и вместе с тем всегда сохраняется на уровне, достаточном для воспроизводства, мы противопоставили r -стратиотов, продуцирующих многочисленных потомков, не заботясь о достижении ими половой зрелости, и K -стратиотов, менее плодовитых, но проявляющих те или иные формы заботы о потомках, что позволяет им достигать половой зрелости. При освоении новых сред обитания, новых адаптивных зон преимущества имеют r -стратиоты, способные к быстрому наращиванию численности в отличие от менее плодовитых, но более конкурентоспособных K -стратиотов. Ведь в еще не освоенных средах сопротивление среды незначительно. Однако в уже освоенных средах проявляются преимущества K -стратиотов: они постепенно вытесняют менее конкурентоспособных r -стратиотов.

С учетом приведенных рассуждений рассмотрим проблему вредности насекомых, так как практика сельскохозяйственного про-

изводства (распашка целинных земель, севообороты, сбор урожая, защитные мероприятия и т. п.) обеспечивает постоянное обновление сред обитания, а проводимые защитные мероприятия постоянно нарушают естественный ход замещения видов и стабилизации энтомофауны в агроценозах. При этом создаются условия для роста численности *r*-стратиотов, что по установившейся традиции позволяет рассматривать вредоносность насекомых как прямое следствие их численности и плодовитости, обращаясь к таким элементам структуры популяций, как, например, распределение партий яиц, лишь во вторую очередь. Однако способность долгоносиков — цветоедов рода *Anthonomus* — распределять немногочисленные яйца по отдельным бутонам земляники (*Anthonomus rubi* Hbst.) или яблони (*A. pomorum* L.) служит причиной высокой вредоносности этих видов при относительно малой численности и плодовитости.

Рассмотрим значение еще одного аспекта обсуждаемой проблемы. Несмотря на исключительную прожорливость некоторых фитофагов и свойственную их популяциям способность к росту, существующие в природе виды растений не уничтожены ими полностью и в целом успешно противостоят нашествию вредителей. Анализ возможных факторов устойчивости растений на основе сопряженной эволюции с насекомыми привлек внимание исследователей к весьма разнообразным вторичным соединениям и метаболитам. Продуцируемые растениями эти соединения выполняют роль пищевых аттрактантов и стимулянтов или пищевых репеллентов и детеррентов для насекомых. О сложности взаимодействий с насекомыми можно судить, например, по тому, что выделяемый капустными (крестоцветными) растениями синигрин, служащий токсином и пищевым репеллентом для многих насекомых, приобретает значение жизненно необходимого пищевого стимулянта для капустной тли или капустной белянки: гусеницы последней предпочитают голодать и гибнут на всех необходимых для поддержания жизни субстратах, которые лишены синигрина.

Множество подобных примеров показывает значение для защиты растений от вредителей алкалоидов, флавоноидов, терпеноидов и других производимых растениями соединений, не связанных с их основным метаболизмом. Некоторые из этих соединений, образованные вследствие случайных мутаций и рекомбинаций, могут содействовать сокращению или утрате пищевой привлекательности растения, в котором они образовались. Такие растения, защищенные от растительноядных насекомых, входят в новую адаптивную зону, лишённую на некоторое время вредителей.

В ответ на формирующиеся физиологические барьеры растений насекомые-фитофаги могут, в свою очередь, подвергаться действию отбора, в результате которого образовавшиеся рекомбинанты и насекомые-мутанты проникают в новую для них адаптивную зону. Здесь в отсутствие конкурентов они свободно питаются и производят потомков.

В системе взаимодействий растение — насекомое роль более активного компонента, безусловно, принадлежит насекомому. Благодаря выраженной способности к развитию резистентности и различным механизмам детоксикации и депонирования токсинов, исключительной энергии размножения и скорости развития, способности легко приспособливаться к новому корму популяции насекомых в эволюционной истории взаимодействий постоянно «преследуют» защищающиеся от них растения, и градации полифаг — олигофаг — монофаг, по-видимому, соответствуют уровни сопряженности эволюционных преобразований.

Таким образом, сопряженность эволюции с вырабатываемыми средствами противодействия растениями служит важным фактором динамики численности популяций насекомых, опосредуемым полиморфизмом, проявляющимся в выборе членами популяции, разных тенденций воспроизводства. Сопряженность эволюции подтверждается также тем, что многие насекомые используют в качестве собственных гормонов и феромонов заимствуемые ими из растений стероиды.

Проведенная дифференциация факторов динамики численности и эволюционных тенденций воспроизводства популяций может стать определяющей при установлении общих подходов к защите сельскохозяйственных культур от вредителей, особенно при индустриальной технологии возделывания.

Выделенные *r*-стратегии ориентируют защитные мероприятия на регуляцию численности вредителей путем усиления неспецифических по природе факторов смертности, *K*-стратегии — на регуляцию посредством специфических факторов рождаемости (наводнение популяций стерилизованными самцами и мутантами, использование феромонов и гормонов, селекция устойчивых сортов с учетом биологической роли вторичных соединений и метаболитов).

Казалось бы, что в естественных биоценозах, лишенных сколько-нибудь явных антропогенных воздействий, динамика численности насекомых должна быть гораздо более стабильной, чем в агроценозах. Однако этому допущению противоречит массовое размножение фитофагов, которое, например, в сибирской тайге приобретает столь же грозный характер, как лесные пожары. Впрочем, многие исследователи полагают, что взрывы численности характерны лишь

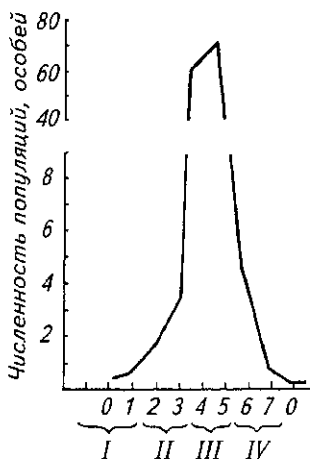


Рис. 197. Последовательность фаз развития вспышки массового размножения насекомых (по Воронцову, 1975):

I — начало вспышки; *II* — продромальная фаза; *III* — эруптивная фаза; *IV* — фаза кризиса

для немногих видов насекомых и имеют совершенно иную природу, нежели обычные популяционные волны, отмечаемые в агроценозах.

Наиболее сильны вспышки массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tshtur.). Преодолевая мощност регулирующих факторов и нарушая тем самым действие стабилизирующих механизмов, вспышки массового размножения этого вида становятся кульминацией длительного процесса, который складывается из нескольких фаз (рис. 197).

В исходной фазе начала вспышки, или депрессии численности вредителя, она остается более или менее постоянной или при благоприятном сочетании экологических факторов возрастает в 2—3 раза, но не более.

В фазе подъема, именуемой также продромальной фазой, численность и плотность популяций продолжают нарастать, а составляющие их особи отличаются от нормальных более интенсивным метаболизмом и повышенной двигательной активностью. Расселяясь на новые территории, они вступают в контакт и взаимодействие с другими, ранее изолированными группами. Все это приводит к резкому изменению структуры популяций, которые, выходя из-под контроля экологических факторов, обладают повышенной выживаемостью и генетическим потенциалом (рис. 198).

В эруптивной, или фазе кульминации вспышки, причиняемый вред особенно значителен. Оголяя кроны деревьев, особи вредителя

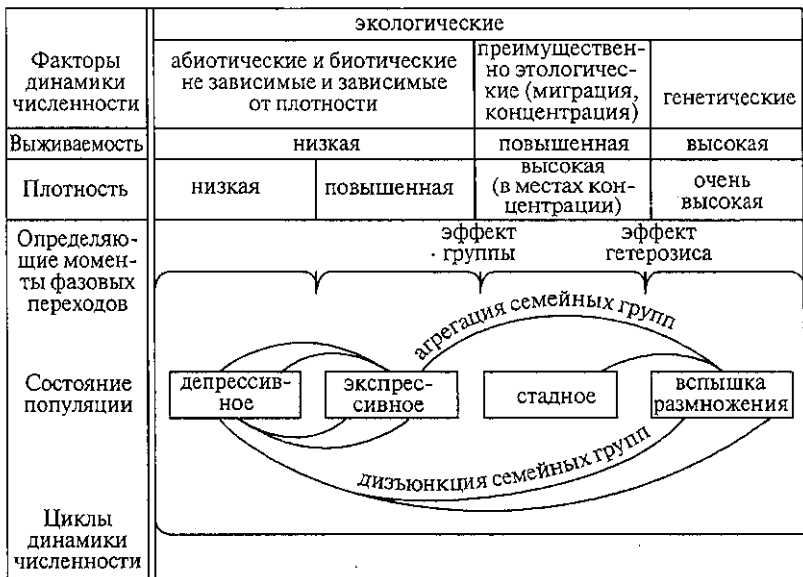


Рис. 198. Схема взаимодействия факторов динамики численности популяций при вспышке массового размножения насекомых (по Рожкову, 1981)

начинают испытывать дефицит корма, мигрируют на новые территории (в первую очередь самки) и при сохранении высокой плотности популяций в значительной степени подвергаются эпизоотиям.

Фаза спада, или кризиса, наступает не менее резко, чем взрыв численности. Происходит массовая гибель ослабленных и больных особей, что обуславливает резкое падение численности популяций и возвращение их под контроль регулирующих экологических факторов, вплоть до новой вспышки массового размножения насекомых.

НАСЕКОМЫЕ В АГРОЦЕНОЗЕ

Вполне понятно и естественно, что формирование аграрной цивилизации начиналось с выжигания лесов и степей и не только для освобождения территорий под посевы и пастбища, не только для удобрения отчуждаемых земель золой и пеплом, но и для перевода экосистем в режим максимальной продукции фитомассы (урожая).

Впоследствии положение изменилось: леса нашей планеты сократились до предела, и экстенсивные формы сельского хозяйства сменились интенсивными. Для восполнения веществ, выносимых с полей при сборе и утилизации урожая, стали применять удобрения, сначала в основном органические, затем минеральные. Нарастающей деградации земель при зеленой революции были противопоставлены современные технологии — развитие химии и сельскохозяйственного машиностроения содействовало переводу традиционных форм землепользования в сельскохозяйственное производство, что стало одной из основных причин загрязнения биосферы.

Между тем негативные последствия научно-технической революции и возрастающее внимание к проблемам экологии ориентировали аграрный сектор экономики на поиск возможных альтернатив и средств более рационального отношения к природе, к попыткам регулировать природные процессы и связи в агроценозах. При этом следовало иметь в виду, что природа располагает собственными регуляторами, что агроценозы не являются искусственно созданными экосистемами, в полной мере управляемыми человеком.

Агроценоз — это изъятый для сельскохозяйственной эксплуатации фрагмент экосистемы, структура и свойства которого определяются набором и технологиями возделывания избранных культур, а также сохранением в той или иной степени исходных биогеоценотических связей. Существование агроценоза возможно лишь при восполнении элементов минерального питания, выносимых из почвы при сборе урожая, и проведении специальных мероприятий, противодействующих естественным регуляторным свойствам экосистемы, проявляющимся в сукцессиях, распространении болезней и сорняков, вспышках массового размножения вредителей. Однако воздержимся от невольной аналогии с пациентом отделения интенсивной терапии, нуждающимся в средствах обеспечения жизнедеятельности

и подавлении собственного иммунитета массивными дозами антибиотиков.

Желая приблизиться к пониманию проблем сельскохозяйственно-го производства и его соответствия экологической реальности наших дней, напомним, что при использовании первичного органического вещества, синтезированного растениями, происходит возвращение химических элементов в общий круговорот веществ, производится корм для консументов разного порядка, выделяются метаболиты, преобразуются инертные тела природы (почвообразование) и многое другое.

Фитофаги используют растения непосредственно. При этом энергия, воспринятая ими с пищей, расходуется на дыхание, обеспечение метаболизма и активности, частично теряется с выделениями, частично используется для накопления биомассы. Фитофаги, в свою очередь, поедаются хищниками и паразитами, которые реализуют только часть воспринятой энергии на накопление собственной биомассы. Поэтому она должна быть существенно меньше, чем биомасса фитофагов, а тем более растений.

Пищевые связи насекомых с растениями и друг с другом часто настолько сложны и многообразны, что не всегда поддаются анализу и требуют специальных исследований. Наряду с энергией от продуцентов к консументам передаются некоторые метаболически устойчивые вещества, накапливающиеся в организмах консументов высшего порядка. Пример такого рода — эффект биологического накопления персистентных хлорорганических инсектицидов (ДДТ и его производные), достигающих в конечных звеньях пищевой цепи особенно высоких концентраций. Примененные для уничтожения вредных насекомых инсектициды нередко накапливаются в организмах насекомоядных птиц и рыб, а иногда и человека, питающегося ими.

Свои основные потребности в пище насекомые удовлетворяют в естественных биоценозах, не вовлеченных в антропогенное использование. В противном случае они могли бы уничтожить все посевы. Между тем для повышения урожайности ведущих сельскохозяйственных культур вдвое требуется 10-кратное увеличение расходов энергии. Поэтому необходимость защиты культурных растений от вредных насекомых очевидна.

В целом насекомые необходимы человеку и не только как элементы природы, выполняющие малозаметную, но нужную для биосферы работу, но и как источники пищевых ресурсов для потребляющих их животных, а также непревзойденного по своим качествам сырья, как регуляторы численности вредителей в агроценозах и постоянный резерв генофонда для культивируемых в промышленных масштабах видов, как модельные объекты для наблюдений и экспериментов.

Поэтому уместно остановиться на некоторых аспектах непреднамеренного влияния деятельности человека на мир насекомых. Эти воздействия, или антропогенные факторы, часто нарушают естественный ход развития биоценозов. Урбанизация, связанная с отчуж-

дением земель и концентрацией населения в городах, требует постоянного санитарно-эпидемиологического надзора, а развитие современных средств транспорта и товарооборота между разными странами ставит новые проблемы перед службами карантина. Еще имеются примеры завоза вредных насекомых на новые территории.

Значительным воздействиям подвергается состав почвенных насекомых при вовлечении земель в сельскохозяйственное производство. Распашка и освоение целины в Оренбургских степях привели к резкому сокращению числа видов, но при этом и к существенному увеличению числа особей в расчете на 1 м² пахотного горизонта (табл. 5, 6).

5. Изменение состава и численности насекомых при распашке целинных земель (по Бей-Биенко, 1966)

Показатели	Целинная степь	Пшеничное поле
Число видов	312	135
Из них:		
цикадовые	35	12
клопы	38	19
жуки	93	39
перепончатокрылые	37	18
Число особей на 1 м ²	159	341
Число доминирующих видов	38	19
Общее число видов на 1 м ²	106	332

6. Изменение видового состава насекомых при распашке целинных земель (по Бей-Биенко, 1966)

Вид	Число особей на 1 м ²	
	целинная степь	пшеничное поле
Зеленый сминтур	7,64	0,19
Стелной таракан	2,83	0,03
Муравей Насонова	16,48	0,03
Хлебная блошка	0,05	1,03
Серая зерновая совка	0,09	2,25
Пшеничный трипс	1,07	300,4

Особенно резко возросла численность серой зерновой совки (*Apamea sordida* Vkh.) и пшеничного трипса (*Haplothrips tritici* Kurd.), тогда как безвредные муравьи *Leptothorax nassonovi* R. стали исключительно редкими. Сократилась также численность мароккской саранчи (*Doclostaurus maroccanus* Thub.) и жуков-кравчиков, лишившихся привычных местообитаний на посевах пшеницы.

Осушение низинных болот в Белоруссии и вовлечение мелиорированных земель в сельскохозяйственное производство сопровождалось нарастанием численности ногохвосток и проволочников, однако при орошении и освоении полупустынь Средней Азии эти почвообитающие насекомые, наоборот, стали более редко встречаться (табл. 7).

7. Сравнение состава насекомых в разных биоценозах (по Бей-Биенко, 1966)

Группы насекомых; глубина почвенного слоя, см	Число особей на 1 м ²		
	<i>Болото</i>	<i>Пашня</i>	
Ногохвостки, 0—10	1400	4200	
Проволочники, 0—25	13,3	237	
Муравьи, 0—25	1890	157,6	
	<i>Полу-пустыня</i>	<i>Поле, засеянное хлопчатником</i>	<i>Виноградник</i>
Первичнобескрылые, 0—100	20420	5440	880
В том числе ногохвостки	18960	3720	480
Проволочники, 0—100	220	80	20
Муравьи, 0—100	3240	280	32080

Следует отметить, что коренная мелиорация пойменных земель на юге нашей страны привела к ликвидации очагов перелетной саранчи и мест выплода малярийных комаров.

Резкие изменения состава насекомых происходят при сведении лесов и посадках леса. Меняя гидрологический режим и региональный климат, эти мероприятия влекут за собой глубокие перестройки биоценозов. На посевах и пастбищах, сменивших лесные массивы, возникают очаги саранчовых и других ксерофильных вредителей, тогда как типичные обитатели леса вымирают. Нередкие при засухе лесные пожары ослабляют лес и этим способствуют размножению сибирского шелкопряда и многих стволовых вредителей.

Напротив, проведение лесопосадок создает условия, благоприятные для мезофильных видов, включая вредителей расположенных рядом садов и полей. Создание полезащитных лесных полос при всех очевидных достоинствах этого мероприятия содействовало размножению гессенской (*Mayetiola destructor* Say.) и шведской (*Oscinella frit* L.) мух, вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) и других видов, обнаруживших благоприятные для себя места зимовок и дополнительного питания.

Чрезмерная насыщенность севооборотов зерновыми злаковыми культурами приводит к сильному размножению пшеничного цветочного клеща (вызывает массовую пустоколосость твердых пшениц) или хлебной жужелицы (*Zabrus tenebrioides* Goeze.). Все эти влияния вполне прогнозируемы и не должны быть неожиданными для службы защиты растений.

Не касаясь других аспектов преобразующей деятельности человека, рассмотрим его усилия, направленные на защиту растений от вредителей.

К одному из наиболее действенных и широко практикуемых способов ограничения численности и вредоносности насекомых относится агротехнический метод защиты растений. Например,

введение севооборотов сокращает численность специфических вредителей, приуроченных к определенным культурам, а обеззараживание и оздоровление семенного и посадочного материала губительно для обитающих в семенах и на саженцах и распространяющихся вместе с ними зерновок, нематод, клещей и щитовок. Соблюдение определенных норм высева, способов посева и обработки почвы — эффективное средство защиты от почвообитающих насекомых и вредителей из других групп животных. Существенное значение имеет также уничтожение сорняков и внесение удобрений.

Содействуя развитию культурных растений и повышению их устойчивости, все указанные средства позволяют сократить применение других способов защиты растений или полностью отказаться от них, но все дело в том, чтобы правильно применять их на практике. В частности, стремление получить максимальный урожай без учета научно обоснованных севооборотов ослабляет устойчивость растений, нередко провоцирует массовое размножение вредителей и приводит к противоположному результату. Вместе с тем агротехнический метод имеет хорошие перспективы для дальнейшего совершенствования в сочетании с минимальной обработкой почвы и селекцией устойчивых сортов. Направленный на создание средствами агротехники условий, неблагоприятных для существования, размножения и расселения вредителей, он сопутствует индустриальным технологиям возделывания сельскохозяйственных культур и является неизменным их элементом.

Однако из всех средств противодействия вредителям лидирует сравнительно простой и наглядный химический метод защиты растений. Предполагая использование высокотоксичных пестицидов, он весьма эффективен в профилактике повреждений (протравливание семян, внесение пестицидов в почву при посеве, ранневесенние и предсходовые обработки) и для истребления вредителей при их массовом размножении и расселении.

До 1940 г. в практике защиты растений использовали главным образом неорганические соединения (производные мышьяка, серы, меди и т. п.) и инсектициды растительного происхождения (пиретроиды, никотин и др.). В 1940 г. был синтезирован хлорорганический пестицид ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан). Результаты массового применения этого препарата давали основание предполагать, что все проблемы защиты растений в скором времени будут решены, а ближайшие задачи ограничивались определением только норм расхода и разумных сроков использования этого чудодейственного средства. Однако в 1948 г. обнаружилось развитие устойчивости комнатных мух к ДДТ, а к 1975 г. было зарегистрировано 365 видов насекомых, утративших чувствительность к этому препарату. Более того, систематически используемый для подавления популяций вредителей препарат вскоре утратил свою эффективность в отношении многих вредителей и стимулировал их массовое размножение, уничтожив энтомофагов.

В последнее время синтезированы пестициды с определенной избирательностью действия и со слабой токсичностью в отношении теплокровных животных. Вместе с тем приобретенный ранее опыт содействовал возобновлению поисков новых средств защиты растений.

Развитие эндокринологии насекомых предоставило в распоряжение защиты растений химически идентифицированные гормоны, ингибиторы биосинтеза хитина, антагонисты и ингибиторы метаболизма, регуляторы роста и аттрактанты.

Биологический метод защиты растений основывается на использовании природных регуляторов численности вредителей, в роли которых выступают другие организмы и производимые ими биологически активные вещества. Биологический метод отличается долговременностью действия. Его эффекты проявляются через многие дни, недели и месяцы, но сохраняются годами. Например, завезенные в 1889 г. из Австралии 514 особей божьей коровки (*Rodolia cardinalis* Muls.) дали начало многочисленным популяциям, до сих пор регулирующим численность желобчатого червеца *Icerya purchasi* Mask. на цитрусовых плантациях штата Калифорния.

Использование средств биометода как одного из наиболее щадящих биоценозы защитных мероприятий требует всестороннего экологического обоснования. До сих пор невозможно в полной мере оценить ущерб, наносимый биосфере систематическим применением пестицидов. Очевидно, расчеты такого рода еще больше выявили бы преимущества биометода.

В настоящее время перспективна и н т е г р и р о в а н н а я защита растений от вредителей, которая предполагает использование пестицидов только в случае, когда численность вредителей, выходя за пределы действия биологических регуляторов, может превзойти экономические пороги вредоносности. Реализация этого подхода сопряжена с необходимостью определения порогов вредоносности, то есть ситуации, когда предполагаемый ущерб от вредителей оказывается меньшим, чем затраты на проведение защитных мероприятий.

В воспроизводстве популяций подавляющее большинство вредителей сельскохозяйственных культур следуют *r*-стратегии, то есть производят многочисленных потомков, способных в краткие сроки заселить и повредить наши посевы. Для ограничения их численности и вредоносности обычно пользуются инсектицидами, действующими быстро и эффективно.

Экономическая целесообразность проводимых защитных мероприятий, казалось бы, очевидна — планируемый урожай сохранен от вредителей, но экологические результаты таких мероприятий вызывают сомнения. Помимо загрязнения среды агроценоза ядовитыми пестицидами мы переводим состояние популяций вредителей на те фазы их динамики численности, которые соответствуют начальному росту численности, то есть тому отрезку *S*-образной логистической

кривой, которая демонстрирует геометрическую прогрессию размножения. Иными словами, проведенные мероприятия нарушают естественный ход воспроизводства и стабилизации численности популяций близ естественного предела — уровня K . С экологических позиций все это равнозначно обновлению комфортных сред обитания с сокращенным числом столь же чувствительных к инсектицидам хищников, паразитов и конкурентов и стимуляции размножения. В этих условиях при сопротивлении среды, близком к экологическому вакууму, реализуется колоссальный потенциал размножения r -стратиотов. Возникает необходимость повторных обработок, а развивающаяся при этом резистентность к уже использованным инсектицидам требует постоянного обновления их ассортимента. Несколькими десятилетиями назад в гигантских плодовых садах юга нашей страны проводили до 15 обработок пестицидами за сезон; в них не было ни вредителей, ни полезных насекомых, ни даже вездесущих воробьев, но продукция вызывала обоснованные опасения аллергологов и гигиенистов.

Очевидно, что первичное освоение новых сред обитания, новых адаптивных зон обнаруживает преимущества r -стратиотов, способных к быстрому наращиванию численности в отличие от менее плодовитых, но более конкурентоспособных K -стратиотов. Между тем преимущества K -стратиотов выявляются в освоенных средах или менее пригодных для существования. Здесь они постепенно вытесняют менее конкурентоспособных r -стратиотов. Не случайно в многолетних плодовых садах и на ягодниках преобладают цветоеды и другие виды вредителей, потомки которых нередко избегают не только паразитов и хищников, но и инсектицидов. Однако в условиях севооборота, при ежегодной смене культур, среди вредителей преобладают плодовитые, но менее защищенные формы, способные быстро восстанавливать свою численность.

Еще один аспект обсуждаемой здесь проблемы обнаруживается в следующем сопоставлении: несмотря на исключительную прожорливость фитофагов и свойственную их популяциям способность к росту, они не уничтожают полностью существующие в природе виды растений, которые успешно противостоят нашествию вредителей.

Напомним, что проведенный в последние десятилетия анализ возможных факторов устойчивости растений в контексте проблем сопряженной эволюции с фитофагами привлек внимание исследователей к разнообразнейшим вторичным соединениям и метаболитам. Эти соединения, синтезируемые растениями, исполняют роль пищевых аттрактантов и стимулянтов или же пищевых репеллентов и детерентов для многих насекомых. Для самих же растений они не столь необходимы, как первичные соединения, включаемые в основной метаболизм углеводов, жиров и белков. Множество примеров такого рода свидетельствует о значении алкалоидов, флавоноидов, гликозидов, терпеноидов и других вторичных со-

единений в самозащите растений от фитофагов. Не связанные с первичным метаболизмом, все эти соединения обнаруживают в силу дезинтеграционной изменчивости исключительное разнообразие, обретающее приспособительный смысл не в самообеспечении растения, а лишь во взаимоотношениях его с фитофагом. Некоторые из этих соединений, преобразованные в случайных и не контролируемых отбором мутациях и рекомбинациях, могут столь же случайно сократить пищевую привлекательность растений или лишить их ее. Такие растения входят в новую адаптивную зону, лишенную привычных фитофагов, но лишь на некоторое время. В ответ на формирующиеся физиологические барьеры растений насекомые-фитофаги могут, в свою очередь, подвергнуться отбору, выносящему рекомбинантов и мутантов в новую адаптивную зону вслед за растением. Здесь в отсутствие конкурентов они свободно питаются и производят потомков.

Таким образом, сопряженность эволюции с вырабатываемыми разного рода противодействия растениями — важный фактор динамики численности популяций фитофагов, опосредуемый такими элементами их структуры, как полиморфизм, проявляющийся в выборе ее членами разных стратегий воспроизводства. Значение данной констатации тем более определено, что многие насекомые используют в качестве собственных гормонов и феромонов заимствуемые из растений стероиды и другие соединения.

Итак, проведенная дифференциация факторов динамики численности и стратегий воспроизводства популяций фитофагов приобретает руководящую роль в определении общих (намеренно акцентируемых здесь) подходов к защите от вредителей сельскохозяйственных культур, особенно при индустриальных технологиях их возделывания. Выделенные элементы *r*-стратегии ориентируют защитные мероприятия на регуляцию численности популяций посредством усиления неспецифических факторов смертности против плодовых, но малозащищенных *r*-стратиотов. Неспецифичность такого рода воздействий проявляется в однозначности результата — гибели членов популяции вне зависимости от вызывающих ее причин. Между тем выделенные элементы *K*-стратегии ориентируют на регулирующие влияния через посредство специфических факторов рождаемости при учете важнейшей роли вторичных соединений и метаболитов растений. Ведь именно рождаемость как слабое звено стратегии воспроизводства хорошо защищенных, но малоплодовых *K*-стратиотов предполагает регуляцию их численности с помощью специфичных по своей природе новых средств защиты растений и селекции сортов на устойчивость. Специфичность гормонов и феромонов, привлеченного партнера по воспроизводству или же избранного кормового растения определяет реализацию рождаемости и ее уровень.

Следует, однако, иметь в виду, что существующая практика селекционных работ обычно ориентируется на параметры основного мета-

близма растений, игнорируя (в лучшем случае) вторичные соединения, производимые ими попутно. Гораздо чаще селекционер стремится вообще избежать создаваемый сорт от разного рода «ненужных и вредных примесей» — алкалоидов, гликозидов, дубильных веществ и других вторичных соединений, придающих растению не только нестандартный вкус, но и природную защищенность от фитофагов. Это лишь одна сторона проблем современной селекции, другая, до сих пор не привлекающая должного внимания, — возрастающая безвкукусность производимых в сельском хозяйстве продуктов, вынуждающая их потребителей использовать всевозможные пищевые добавки, пряности и приправы, а также традиционные средства народной медицины, основанные на использовании богатых вторичными соединениями заповедных лекарственных трав.

Создаваемые нами сорта предполагают непременно включение в технологии их возделывания разного рода защитных мероприятий и средств. Вопреки декларациям о возможности исключения или резкого ограничения средств химической защиты культур интенсивного типа реальность сельскохозяйственного производства все еще далека от их практического воплощения. В то же время нет никаких оправданий технологиям, включающим плановые обработки пестицидами независимо от наличия и численности вредителей. Профилактические, а точнее, упреждающие удары по агроценозам противоречат здравому смыслу и до сих пор не реализованным положениям соответствующего законодательства по защите растений.

Прогресс в разработке новых пестицидов очевиден, и темпы его нарастают, развиваются тенденции к сближению химических препаратов с биологическими по специфичности действия и малой токсичности для теплокровных. Но деградация природных экосистем из-за пестицидной нагрузки происходит быстрее. Уже назрела настоятельная необходимость резко сократить применение пестицидов и неукоснительно соблюдать все регламенты их применения. Совершенствование препаративных форм, а также создание агрегатов для малообъемного и ультрамалообъемного опрыскивания защищаемых растений позволяют уже сейчас сократить пестицидную нагрузку в десятки и сотни раз.

Приведенные суждения следуют из признания современной концепции сопряженной эволюции растений и фитофагов, получившей особое развитие в 70-е годы. В настоящее время она постепенно заслоняется более общими экологическими представлениями, отводящими сопряженным преобразованиям роль одного из вариантов. Эти общие представления привлекают внимание к пространственной и временной изменчивости свойств растений, на фоне которой реализуются взаимодействия с потребителями и партнерами по эволюции в рамках экосистем и сообществ. Здесь предметом анализа могут служить индивидуальные, популяционные, видовые и ценогические реакции фитофагов на изменчивость свойств растений-хозяев, измен-

чивость, объясняющую «парадокс зеленой планеты», суть которого в том, что мир остается зеленым, несмотря на наличие и масштабы погрешностей фитофагов.

Растения, не являясь инертным и гомогенным кормовым субстратом, противостоят нашествию фитофагов в силу своей изменчивости. Гетерогенность растительных индивидов во времени и в пространстве препятствует развитию общих адаптаций у фитофагов, причем варьирование свойств даже отдельных частей растения сопоставимо с масштабами вариации в пределах всей популяции. Поэтому неудивительно, что сокращение индивидуальной изменчивости растений в практике сельского и лесного хозяйства, предпочитающей иметь дело с выравненными, технологичными сортами и породами, содействует благоденствию фитофагов, так как сама изменчивость — средство самозащиты растений. Разработанные в данном плане модели пищевого поведения листогрызущих насекомых учитывают необходимость самосохранения хозяев и удовлетворения запросов потребителей, причем сезонные и суточные вариации пищевых и аллелохимических свойств растительных тканей определяют состояние популяций фитофагов и содействуют дивергенции видов-специалистов и видов-генералистов.

Примечательно, что при заселении сравнительно молодых сообществ возможность конкурентного вытеснения популяций обосновывающихся фитофагов связывается с сокращением доступного для усвоения азота и с антибиотическими влияниями первых колонистов. При стрессовых влияниях климата и разного рода агротехнических приемов (включая внесение удобрений и пестицидов) пищевые и защитные свойства растений меняются.

На стыке проблем экологии и растениеводства, защиты растений и селекции ведется интенсивная работа, предварительные результаты которой позволяют ввести критерий экологической ниши в применении к человеку. Во всяком случае, природа растений настолько разнообразна, что вполне позволяет совмещать пищевые запросы человека с запросами других потребителей хотя бы за счет вторичных соединений, преобразуемых специально подобранными технологиями хранения и переработки продукции. Здесь широкое поле для исследований в области сельскохозяйственной экологии с применением новых биотехнологических подходов и средств генной инженерии.

Завершая обсуждение проблем экологии, связанных с практикой сельского хозяйства, мы стремимся привлечь к ним внимание, подчас намеренно усиливая акценты и контрастируя сопоставления. Очевидно, что все технологии требуют экологического анализа и обоснования, но вместе с тем они сами должны стать основанием современной экологии.

СИСТЕМАТИКА



КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Любое научное исследование начинается с идентификации объектов. Для этого их классифицируют по свойствам (признакам) и строят систему объектов, руководствуясь определенными целями. При ограниченном наборе свойств обычно пользуются комбинативными системами, в которых всем выделенным признакам (например, A и a) соответствуют все возможные их комбинации:

$(A + a)(A + a) = AA + 2Aa + aa$, или в виде матрицы

	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

По положению объекта в системе можно заранее предсказывать его свойства, но если число свойств и объектов особенно велико, то построение комбинативных систем становится невозможным: например, для объектов, различающихся по 100 признакам, требуется уже 10 000 комбинаций.

Классификация бесчисленного множества насекомых (более миллиона видов), различающихся многими признаками, возможна лишь при использовании других подходов. Объединяя отдельные виды в роды, роды в семейства, семейства в отряды, отряды в классы и т.д., мы получаем иерархическую систему соподчиненных групп (таксонов), характеристики которых обобщают все свойства включенных в эти группы объектов. При этом пользуются правилом конгрегации, суть которого в том, что всякий вид одного рода ближе к своему сородичу, нежели к любому виду другого рода. Эти системы используют не только в энтомологии, они стали стандартом для всех органических форм.

Система животного царства есть объективное описание многообразия животных, то есть сходств и отличий между ними, в первую очередь между видами и далее соответственно между родами, семействами и всеми остальными таксонами. Таким образом, система базируется на огромном числе фактов. Как обобщение всего поддающегося анализу материала о животных она представляет собой итог и показатель уровня развития зоологии и вместе с тем является основой для всех, более специальных исследований, поскольку изучение любого животного начинается с определения его систематической принадлежности.

Вряд ли могут быть сомнения в том, что система животных в той мере, в какой она отражает реальное распределение таксонов и приближается к естественной системе, является результатом исторического развития животного мира, его эволюции. Однако при трактовке проблемы «система и эволюция» возникают особые сложности: ведь система строится на основе непосредственно наблюдаемых фактов (чаще всего морфологических), тогда как все наши суждения об эволюции имеют характер более или менее веских предположений. Эти суждения могли бы основываться на реальных фактах палеонтологии, но фрагментарность и неполнота геологической летописи не позволяют установить ни общего предка, ни переходных форм с необходимой достоверностью. При этом обычно пытаются на основании реальных сходств и отличий между современными (рецентными) видами (и другими таксонами) реконструировать филогенетическое древо: ось времени представляют вертикалью, а по горизонтали выстраивают сходства и отличия форм. Для демонстрации этой процедуры (рис. 199) воспользуемся простейшим случаем и в соответствии с уже известным нам правилом конгрегации распределим виды (в виде отдельных точек), сравниваемые по двум количественным признакам, например числу глаз или ног. Группы точек (видов), ближайšie друг к другу и очерченные на рисунке общим контуром, формируют роды, включенные, в свою очередь, в контуры семейств, и т. д. Здесь сходства и различия видов по признакам откладываются по двум осям координат. Разумеется, чтобы получить не столь упрощенную, а более полную систему, надо учитывать многие признаки и строить модели со многими координатами, располагая виды (точки) в многомерном пространстве. При этом многообразии всех существующих сегодня видов было бы приведено в систему, близкую к естественной. Вполне понятно, что для каждого геологического периода следовало бы строить сходные системы, чему, однако, препятствуют и неполнота геологической летописи, и трудности с критериями вида в палеонтологии. Тем не менее такие построения необходимы.

Располагая системы разных геологических периодов во времени, по вертикали, мы видим, что они являются сечениями филогенетического древа (рис. 200). Здесь каждый ствол или пучок стволов пересекается на разных уровнях, и плоскости сечений дают системы взаимно соподчиненных таксонов.

Обращаясь к построенному древу, необходимо сделать методологически

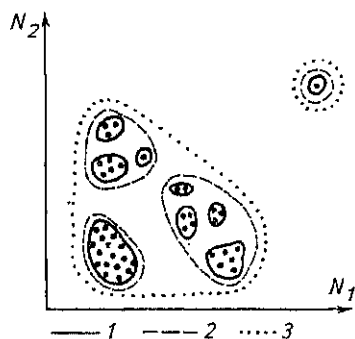


Рис. 199. Система, построенная всего по двум признакам:

N_1 и N_2 — признаки, выраженные в численной форме; 1 — границы родов; 2 — границы семейств; 3 — границы отрядов; точки характеризуют виды

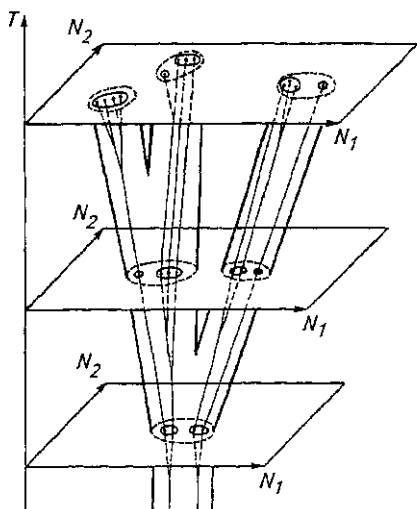


Рис. 200. Эволюционное древо и системы для разных геологических эпох как его сечения:

T — ось времени (остальные обозначения, как на рис. 199)

очень важное замечание. Работая с системами современных и ископаемых форм и восстанавливая ход эволюции, мы не должны соблаговываться с существующими гипотезами и представлениями о ходе эволюции. Дело в том, что, имея какие-либо предварительные суждения в этом плане, мы рискуем «подогнать под ответ» наши выводы, внося поправки в системы, которые мы строим. Между тем многие со времен Ч. Дарвина убеждены, что в каждое суждение необходимо вводить эволюционный аспект, полагая, что сходство видов является синонимом родства, а общий прототип — есть общий предок.

Многие, говоря о естественной системе, подразумевают только ту, которая построена на основании уже известной эволюционной истории форм, но дело

обстоит иначе — эволюционная история известна очень плохо: мы судим об эволюции по системе, а не о системе по эволюции.

Известно, что не все формы животных сохраняются в ископаемом состоянии (например, паразиты); ни для одного из современных типов животных предки не установлены, и палеонтология не дает материалов об их происхождении; до сих пор мы не имеем прямых свидетельств о происхождении насекомых, восполняя их отсутствие разного рода гипотезами. Между тем, располагая системой современных форм, можно с большей или меньшей определенностью судить об исходной примитивности или же, наоборот, производности тех или иных видов и общих тенденциях их эволюции. Очевидно, что примитивность и производность различаются по числу эволюционных этапов, реализованных видом: чем меньше их, тем он более примитивен. Рассматривая и комментируя положение насекомых в системе органических форм, мы отмечали примеры примитивности членистоногих разных групп, такие, как исходно водный образ жизни, однообразие сегментов тела и их придатков, несовершенство локомоции и т.п. При этом общими тенденциями их эволюции являются стабилизация и сокращение числа сегментов тела, выделение сегментарных комплексов — тагм и пополнение переднего из них — головы — за счет прилежащих сегментов туловища, редукция и преобразование конечностей брюшного отдела и т.п. В соответствии с этим кольча-

тые черви примитивнее многоножек, которые в этом отношении примитивнее насекомых, из которых наиболее совершенны высшие двукрылые и перепончатокрылые.

Если расположить современные виды в соответствии с их примитивностью (числом реализованных этапов), то одна из осей на сечении древа (см. рис. 200) станет осью примитивности, вторая же — осью их различий и сходств. Далее следует повернуть нашу схему так, чтобы ось примитивности совпала с осью времени (рис. 201, Б), и признать, что примитивные формы скорее всего и являются более древними. Они сохранили те черты организации, которые еще не были превзойдены иными формами, когда ни одна группа животных еще не прошла ни одного из высших этапов (рис. 201, А). Это заключение — единственное основание реконструкции эволюционного древа при отсутствии палеонтологического материала.

Между тем выявление всех свойств и признаков вида связано с многочисленными трудностями и с неизбежным субъективизмом при их сравнении. Для объективной оценки сходства и различия используют разные приемы. Один из них назван нумерической таксономией и связан с кодированием признаков (и их сочетаний) на матрицах для последующей компьютерной обработки. Принимая все признаки равными друг другу, это направление исследований не учитывает их реальной разнокачественности, хотя в некоторых случаях может оказаться полезным. Более соответствует реальности таксономический

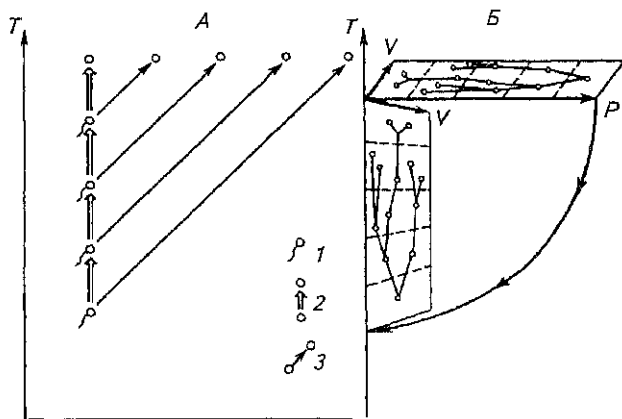


Рис. 201. Построение эволюционного древа, исходя из системы организмов:

А — связь между древностью таксонов и их примитивностью (по Фотту, 1975). По вертикальной оси отложены время и (одновременно) уровни организации, по горизонтальной — примитивность современных форм. Таксоны изображены *кружками*. Виды каждого таксона могут вымереть (1), перейти на следующий уровень организации (2) или сохраниться до современности без изменений (3). Уровни организации на оси времени — суть этапы эволюции, отличающиеся все меньшей примитивностью; Б — схема преобразования оси примитивности в ось времени, при котором графически изображенная система переходит в эволюционное древо; Т — ось времени; Р — ось примитивности; V — ось сходства между видами. Уровни примитивности показаны *линиями, параллельными оси V*.

анализ, использующий математический прием «взвешивания» признаков по их оригинальности. Однако столь оригинальный признак, как отсутствие антенн у бессяжковых и у личинок мух, искусственно сближает эти далекие друг от друга формы, противопоставляя их всем другим насекомым.

Так или иначе, но формализация традиционных приемов работы специалиста-систематика обычно основывается на признании тождественности сходства объектов и их родства. Однако следует отметить, что не всякое сходство определяется родством и может служить его мерой и критерием. Например, развитие хватательных ног у богомолов и некоторых сетчатокрылых или прыгательных бедер у прямокрылых и блох происходило в каждой группе насекомых независимо и не свидетельствует об их родстве. Сходство этих структур определяется сходством выполняемых ими функций, то есть является конвергентным. Еще более нагляден пример конвергентного сходства в деталях строения центральной нервной системы насекомых и позвоночных животных, общим прототипом которых могли быть только примитивные кишечнополостные животные (или их личинки) с диффузным сплетением нервных клеток. Впрочем, можно предполагать, что отмеченный параллелизм в строении ганглиев и нервных стволов, рефлекторных дуг, синапсов и рецепторов у насекомых и позвоночных выражает общие тенденции эволюции нервной системы от общей примитивности к специализации. Однако однажды описанный отпечаток крыла ископаемого насекомого, который при более внимательном рассмотрении оказался отпечатком крыловидного придатка семени растения, показывает еще одну возможную категорию сходств, названных системными. Примеры такого рода изоморфизма и их анализ составляют предмет общей теории систем, интенсивно разрабатываемой философами, математиками и биологами.

Открытие Д. И. Менделеевым периодической системы химических элементов побудило многих биологов к построению периодических (параметрических) систем организмов, но предпринятые попытки не привели к ожидаемым результатам. Лишь ряды гомологичной изменчивости растений Н. И. Вавилова можно рассматривать как явное достижение в этом плане.

Наряду с идентификацией объектов систематика сталкивается с проблемой различения (дискриминацией) близких видов. Эта проблема особенно актуальна в энтомологии, так как среди насекомых имеется много видов-двойников, неотличимых друг от друга по явным признакам. Например, у постоянно используемых в генетических исследованиях представителей вида *Drosophila pseudoobscura* Fr. было обнаружено одновременное наступление половой зрелости. По этому признаку внешне неотличимые друг от друга формы были условно названы расой *A* и расой *B*, но последующие наблюдения и эксперименты выявили еще более значительные различия между ними. В результате были признаны разные виды: *D. pseudoobscura* Fr. и *D. persimilis* Dobzh.

Учение о виде (эйдология) как важнейший раздел биологической систематики в связи с многообразием насекомых приобрело в энтомологии особое значение. Обычно используют следующее определение этого понятия: вид — это совокупность сходных особей, имеющих определенный ареал и дающих при скрещивании плодовитое потомство, сохраняющее сходство с родителями. Однако четырем перечисленным свойствам вида противопоставляются свойства видов-двойников и другие свойства, требующие специального обсуждения.

Определяя понятие «вид», мы основываемся на том, что те или иные его свойства не совпадают со свойствами других видов. Например, *Drosophila pseudoobscura* Fr. отличается от *D. persimilis* Dobzh. размерами крыльев (варьирование крылового индекса: от 45,7 до 62,8 у первого и от 68,8 до 76,2 у второго вида). Таким образом, для видов-двойников важны не столько различия между ними, сколько их обособленность друг от друга, не плодовитость потомков, а реальная изолированность родителей.

Виды-двойники отмечены как у двукрылых, так и у чешуекрылых. Зерновая моль (*Tinea granella* L.) имеет четыре вида, из которых только два вредоносны; листовертка *Choristoneura fimiferana* Hbn. по характеру пищевой специализации подразделяется на два вида. Среди жесткокрылых пример вида-двойника — рисовый долгоносик (*Calandra oryzae* L.): один из них питается кукурузой, второй — пшеницей. Виды-двойники зафиксированы у прямокрылых, некоторых муравьев, тлей и ногохвосток.

Большинство видов насекомых все же различаются по достаточно явным, специфическим признакам, но вместе с тем они далеко не всегда представлены вполне однородными особями. Приведенные выше примеры полиморфизма выражают разнокачественность популяций. Многие хорошо известные виды имеют свою собственную внутреннюю структуру, проявляющуюся с большей или меньшей определенностью в системе внутривидовых форм.

Например, перелетная саранча (*Locusta migratoria* L.) имеет весьма обширный ареал и в соответствии с разнообразием условий существования в его отдельных зонах дифференцируется на подвиды. Основной подвид — азиатская перелетная саранча (*Locusta migratoria asiatica* L.) — населяет умеренную зону Евразии; в Западной Европе его сменяет подвид *L. migratoria gallica* Rem., в Нечерноземной зоне европейской части в б. СССР обитает среднерусская саранча (*L. migratoria rossica* Uv. et Zol.), в Юго-Восточной Азии — восточная перелетная саранча (*L. migratoria manilensis* Mc.), а в тропической Африке — тропическая перелетная саранча (*L. migratoria migratorioides* Reich. et Fairm.). В данном случае подвиды представляют собой географические расы, различающиеся между собой устойчивыми, но подчас нерезкими особенностями морфологии и экологии.

Наряду с подвидами система внутривидовых форм нередко классифицируется более подробно — на отдельные экологические расы, или

экоотипы. Обычно экоотипы не имеют стойких морфологических особенностей, не разобщены в пространстве. Например, ивовая и березовая расы ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.) различаются по кормовым растениям и по требованиям к микроклимату: особи березовой расы предпочитают относительно сухие и хорошо освещенные местообитания, ивовой расы — более влажные и тенистые. Те и другие способны скрещиваться между собой, хотя в реальных условиях существования вероятность встреч половых партнеров, обитающих в одном биотопе, значительно выше.

Очевидно, что существование внутривидовых форм свидетельствует о динамичности структуры видов, которая выражает их приспособляемость к переменчивым условиям жизни.

Весьма важные характеристики вида — его уникальность и уникальность занимаемой им экологической ниши. Выявление всех свойств и признаков вида сопряжено со многими трудностями и с неизбежным субъективизмом в оценках и сравнениях.

Обилие и разнородность объектов, их соответствие условиям существования и постоянное воспроизводство в цепи сменяющихся друг друга поколений придают биологической систематике особую сложность и значение. Систематика — это начало и венец всякого биологического исследования; ее конечной целью может стать лишь естественная система организмов.

Кропотливая работа энтомологов-систематиков привела к созданию вариантов классификации насекомых. Различаясь в деталях, они имеют более или менее непротиворечивую и стабильную основу, что позволяет сделать вывод о прогрессе, достигнутом в исследованиях, и о близости их результатов к тому порядку, который реально существует в природе, то есть к естественной системе организмов.

В исторической ретроспективе первоначально 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).

Наиболее радикальные преобразования в архаичную классификацию Аристотеля были внесены Я. Сваммердамом (1637—1685), впервые предложившим разделять насекомых по способу превращения на Metabolia и Ametabolia, соответствующих современным Holometabola и Hemimetabola.

В трудах К. Линнея мы находим уже семь отрядов, выделенных по структуре крыльев: Coleoptera (современные Coleoptera и Orthoptera), Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Neuroptera (разнородные отряды) и Aptera (бескрылые насекомые наряду с многоножками, паукообразными и некоторыми ракообразными). Вскоре после Лин-

нея Ф. Брауер показал гетерогенность группы Aptera и противопоставил первичнобескрылым насекомым (Collembola и Thysanura) все формы, утратившие крылья вторично (вши, блохи, пухоеды).

Таким образом, к началу нашего столетия сформировались общие принципы и подходы к классификации насекомых, в которую были введены признаки метаморфоза, наличия или отсутствия крыльев и их структуры, а также признаки строения ротовых органов.

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

Заслуга А. Гандлирша состоит в выделении из сборного отряда прямокрылых — уховерток и тараканов, а из ложносетчатокрылых — стрекоз, поденок, веснянок и трипсов. Доведя общее число отрядов насекомых до 30, этот исследователь свел их в надотрядные комплексы, вводя комплекс панорпоидных насекомых, объединяющий, с одной стороны, двукрылых и блох, а с другой — ручейников и чешуекрылых.

Разносторонние исследования Ф. Сильвестри привели к открытию двух новых отрядов: Protura и Zoraptera, а проведенная Г. Вебером ревизия системы насекомых в целом — к выделению четырех подклассов: Collembola, Protura, Thysanura и Pterygota, причем подкласс Thysanura был подразделен на два отряда — Thysanura Ectotrophi и Thysanura Entotrophi, в зависимости от положения челюстей снаружи или внутри головной капсулы. В группу Entotrophi некоторые авторы включали также Collembola, Protura и Diplura.

Система крылатых насекомых А. В. Мартынова в редакции 1928 г. имела следующий вид.

Отдел I. Palaeoptera: Odonata, Ephemeroptera

Отдел II. Neoptera:

подотдел Polyneoptera:

1. Blattopteroidea: Blattodea, Mantodea, Isoptera

2. Orthopteroidea: Orthoptera, Phasmodea, Plecoptera, Embioidea

3. Dermapteropteroidea: Dermaptera, Hemimeroidea

4. Thysanoptera: Thysanoptera

подотдел Paraneoptera:

1. Corrodentia: Psocoptera, Zoraptera, Mallophaga, Anoplura

2. Rhynchota: Homoptera, Heteroptera

подотдел Oligoneoptera:

1. Coleoptera, Strepsiptera, Megaloptera, Neuroptera, Raphidioptera, Hymenoptera

2. Mecoptera, Diptera, Aphaniptera, Trichoptera, Lepidoptera

В более поздней редакции 1938 г. А. В. Мартынов перевел комплекс Thysanoptera в подотдел Paraneoptera, что было положительно воспринято современными исследователями.

Такая классификация насекомых сохранилась до наших дней без существенных видоизменений. Приведем один из наиболее удачных

ее вариантов — систему Г. Я. Бей-Биенко, в которой зафиксированы все современные отряды и их комплексы.

I. Подкласс низшие, или первичнобескрылые, — Apterygota

A. Инфракласс энтогнатные — Entognatha

1. Отряд протуры, или бессяжковые, — Protura

2. Отряд подуры, или ногохвостки, — Podura

3. Отряд диплуры, или двуххвостки, — Diplura

Б. Инфракласс тизануровые — Thysanurata

4. Отряд тизануры, или щетинохвостки, — Thysanura

II. Подкласс высшие, или крылатые, — Pterygota

A. Инфракласс древнекрылые — Palaeoptera

5. Отряд поденки — Ephemeroptera

6. Отряд стрекозы — Odonoptera

Б. Инфракласс новокрылые — Neoptera

Отдел с неполным превращением — Hemimetabola

Надотряд ортоптероидные — Orthopteroidea

7. Отряд таракановые — Blattoptera

8. Отряд богомолы — Mantoptera

9. Отряд термиты — Isoptera

10. Отряд веснянки — Plecoptera

11. Отряд эмбии — Embioptera

12. Отряд гриллоблаттиды — Grylloblattida

13. Отряд палочники — Phasmoptera

14. Отряд прямокрылые — Orthoptera

15. Отряд гемимериды — Hemimerida

16. Отряд кожистокрылые — Dermaptera

17. Отряд зораптеры — Zoraptera

Надотряд гемиптероидные — Hemipteroidea

18. Отряд сеноеды — Psocoptera

19. Отряд пухоеды — Mallophaga

20. Отряд вши — Anoplura

21. Отряд равнокрылые — Homoptera

22. Отряд клопы — Hemiptera

23. Отряд трипсы — Thysanoptera

Отдел с полным превращением — Holometabola

Надотряд колеоптероидные — Coleopteroidea

24. Отряд жуки — Coleoptera

25. Отряд веерокрылые — Strepsiptera

Надотряд нейроптероидные — Neuropteroidea

26. Отряд сетчатокрылые — Neuroptera

27. Отряд верблюдки — Raphidioptera

28. Отряд большекрылые — Megaloptera

Надотряд мекоптероидные — Mecopteroidea

29. Отряд скорпионовые мухи — Mecoptera

30. Отряд ручейники — Trichoptera

31. Отряд бабочки — Lepidoptera

32. Отряд перепончатокрылые — Hymenoptera
33. Отряд блохи — Aphaniptera
34. Отряд двукрылые — Diptera

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 первичнообескрылым насекомым — заслуживают выделения в самостоятельные классы. 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.

Наиболее радикальные преобразования системы А. В. Мартынова предлагают палеоэнтомологи. Основываясь на строго датированных отпечатках ископаемых форм, можно проследить, как от самых примитивных крылатых насекомых — Protoptera — отошли две эволюционные ветви: Gylilones и Scarabaeones. Первые вернулись в крупные скважины субстратов под пологом леса, испытали эмбрионизацию развития, приобрели способность складывать крылья плоско на брюшке и в конечном счете дали начало подотделу Polyneoptera системы А. В. Мартынова. Вторые, сохраняя долгое время повадки и морфологию Protoptera, питающихся спорангиями голосеменных, впоследствии дали начало предкам современных поденок, затем — предкам современных стрекоз и наконец общему предку — Paraneoptera и Oligoneoptera.

Работа по систематике насекомых продолжается. Современная система насекомых совершенствуется на основе сопоставления разных фактов, мнений исследователей.

Отряды насекомых мы рассмотрим, не претендуя на исчерпывающие характеристики, стремясь лишь к оценке своеобразия каждого из них. Однако прежде всего обратимся к многоножкам — низшим Atelocerata, которые рассматриваются как ближайшие предшественники насекомых.

МНОГОНОЖКИ

Низшие неполноусые (Atelocerata), известные под общим названием многоножек (рис.202), на самом деле представляют собой 4 независимых друг от друга и однородных внутри себя класса: губоногие (Chilopoda), двупарноногие (Diplopoda), пауроподы (Pauropoda) и симфилы (Symphyla). Традиционное объединение их в один класс

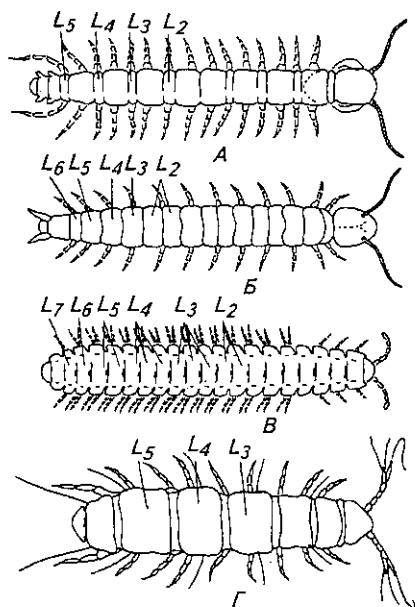


Рис. 202. Взрослые многоножки:

A — *Lithobius* (Chilopoda); *Б* — *Hanseniella* (Symphyla); *В* — *Polydesmus* (Diplopoda); *Г* — *Paurogus* (Pauropoda); *L*₂...*L*₇ — сегменты тела, появляющиеся в соответствующих личиночных возрастах

Myriapoda (многоножки) в настоящее время не может быть принято, хотя и сохраняется по формальным соображениям в руководствах и учебниках.

Всем многоножкам свойственно определенное сходство — высоко совершенный головной отдел, образованный из одинакового числа (6) гомологичных сегментов, и длинное, более или менее гомономно-метамерное туловище (см. рис. 61). В некоторых отношениях многоножки не менее близки прототипу, чем листоногие раки или трилобиты, и среди всех наземных членистоногих обнаруживают, бесспорно, наибольшее сходство с кольцецами. Сохранив многие черты исходного состояния, многоножки достигли высокого совершенства и послужили основой для формирования насекомых.

Существенное значение в биологическом прогрессе этих форм имели эмбрионизация развития и преобразование онтогенеза в целом.

При сравнении с кольцецами наибольшее сходство обнаруживают губоногие. Сохранив исходную гомономность туловищной метамерии, брюшной кровеносный сосуд, соединенный со спинным сосудом дугами аорты, и многие аннелидные черты в отдельных органогенезах, губоногие многоножки испытали глубокую эмбрионизацию развития и в настоящее время являются наиболее совершенной группой среди низших *Atelocerata*. По-видимому, *Chilopoda* отделились от других групп многоножек на очень ранних этапах эволюции *Atelocerata* и приобрели замечательное совершенство.

По традиционной классификации *Atelocerata* разделяются на две группы: *Progoneata* и *Opisthgoneata*. Первая группа, включающая *Symphyla*, *Diplopoda* и *Pauropoda*, характеризуется положением полового отверстия (гонопора) в передней половине тела — на третьем туловищном сегменте. Вторая группа, объединяющая *Chilopoda* и *Insecta*, отличается терминальным положением полового отверстия — на конце тела.

Однако это противопоставление искусственно. Гораздо большего внимания заслуживают не столько сходство губоногих и насекомых и

отличие их по этому признаку от других форм, сколько точное соответствие в положении гонопора у симфил, двупарноногих и пауропод.

Половое отверстие и проток губоногих образуются, как и у кольцецов (из целомодуктов), тогда как у насекомых и всех *Progoneata* — путем впячивания эктодермального эпителия. Сходство губоногих и насекомых по терминальному положению гонопора следует признать конвергентным, развившимся в обеих группах на разной основе.

Вероятно, такой же оценки заслуживают и другие, менее существенные для систематиков признаки сходства тех и других. Эти сходства свидетельствуют об общности эволюционных преобразований, объектом которых стали, с одной стороны, исходная и во многих отношениях подобная кольцецам многоножка, а с другой — исходное насекомое, в туловище которого намечалась дифференциация на грудной и брюшной отделы.

В морфологическом ряду от кольцецов к насекомым после *Chilopoda*, вероятнее всего, должны стоять *Symphyla*. Стабилизация числа туловищных сегментов (14) у симфил и у насекомых, быть может, произошла самостоятельно, и насекомые развились от симфилоподобных многоножек с большим числом сегментов тела, чем у современных форм. Наличие 15 сегментов в туловище бессяжковых (*Protura*) свидетельствует в пользу этого допущения. По совокупности морфологических и онтогенетических признаков симфила гораздо ближе к насекомым, чем многоножки других классов, например *Diplopoda* или *Paucopoda*. В то же время симфила обнаруживают черты сходства и с губоногими, и, таким образом, наш морфологический ряд принимает вид: *Annelida* — ... — *Chilopoda* — ... — *Symphyla* — ... — *Insecta*.

В данном ряду форм наблюдаются отдельные состояния последовательного совершенствования организации посредством цефализации (достигнутой уже *Chilopoda*), олигомеризации (достигнутой *Symphyla*) и тагматизации (свойственной насекомым). В этом же ряду прослеживается редукция замкнутой кровеносной системы *Annelida* сначала до спинного и брюшного сосудов, соединенных дугами аорты (*Chilopoda*). Далее редуцируется брюшной сосуд, но сохраняются отходящие от спинного сосуда поперечные и очень короткие выросты (*Symphyla*). У насекомых редуцируются и эти боковые отростки и сердце принимает вид полой трубки с по-сегментно расположенными остиями и клапанами. Редукция замкнутой кровеносной системы до состояния спинного сосуда оказалась возможной лишь при сильном развитии трахейной системы, взявшей на себя роль обеспечения тканей и клеток кислородом. В свою очередь, эти процессы — редукция кровеносной и в меньшей степени становление трахейной системы — связаны с редукцией вторичной полости тела (целома) и формированием смешанной полости (миксоцеля), что существенным образом изменило характер органогенезов.

Представители классов *Diplopoda* и *Pauropoda*, вероятно, далеки от предполагаемых прототипов насекомых. Черты специализации и регресса, малая активность в сочетании с развитием средств пассивной защиты весьма характерны для этих форм. Если принять, что все *Atelocerata* развились из общего корня, то *Diplopoda* и *Pauropoda* разошлись с исходными насекомыми гораздо позже, чем *Chilopoda*, но раньше, чем *Symphyla*. По-видимому, многоножки происходили из первичноводных форм, сохранивших личиночный тип развития. В том случае если подтвердится мнение, что ископаемые *Arthropleura* являются остатками первичноводной двупарноногой многоножки, то надо принять, что разделение современных классов происходило еще в водной среде, до освоения суши. Совокупность сравнительно-морфологических данных и данных сравнительной эмбриологии не противоречит этому допущению. Столь же вероятно, что потомки их — насекомые — сформировались как наземные существа, первоначально связанные в своем развитии и по образу жизни со строматолитами — своеобразными субстратами, предшествовавшими образованию почв.

ОБЗОР ОТРЯДОВ НАСЕКОМЫХ

ПРОТУРЫ, ИЛИ БЕСНЯЖКОВЫЕ (PROTURA)

Бесняжковые — крохотные бледные червеобразные насекомые, лишенные глаз, антенн, а некоторые формы и трахейной системы (рис. 203, *А*). Обитая в хорошо аэрируемых, влажных горизонтах почвы, они медленно передвигаются по субстрату, питаются, по-видимому, содержимым клеток грибов и водорослей. Причисляемые по тра-

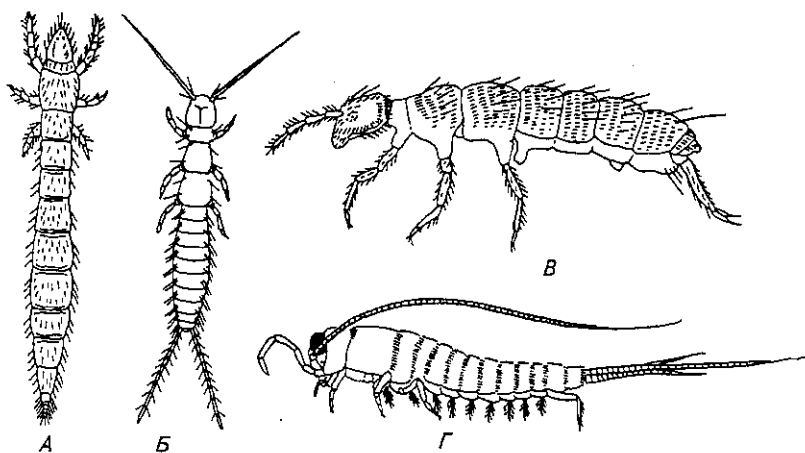


Рис. 203. Бесняжник (*А*); двухвостка (*Б*) (по Youdeowei, 1977); ногохвостка (*В*) (по Obenberger, 1955); щетинохвостка (*Г*) (по Шарову, 1964)

диции к первичнобескрылым насекомым, они близки к многоножкам, так как имеют рудиментарные двучлениковые конечности на трех первых сегментах брюшка, характеризуются анаморфным наращиванием трех последних его сегментов в процессе постэмбриогенеза и другими признаками.

Редкие, 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. При кропотливых и систематических поисках в средней полосе б. СССР иногда можно обнаружить бессяжника европейского (*Eosentomon transitorium* Berl.).

В яичниках протур имеется по одному развитию фолликулу, и в них формируются яйца эллиптической формы. В постэмбриональный период протур проходят шесть возрастов и после достижения половой зрелости не линяют.

НОГОХВОСТКИ (COLLEMBOLA, ИЛИ PODURA)

Облик ногохвосток весьма своеобразен (рис.203, В). Вылупляясь из яйца с шестисегментным 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 постантеннальным органом, заслуживающая выделения в самостоятельный класс членистоногих животных.

Известно не менее 2000 видов ногохвосток, распределяющихся по двум группам: Arthropleona и Symphypleona. Членистобрюхие ногохвостки (Arthropleona) существовали еще в девонский период, что установлено по ископаемым останкам. Они считаются более примитивными, чем слитнобрюхие (Symphypleona). Чувствительные к высушению, 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.). Были отмечены значительные скопления особей *Anurida*

maritima Нег. в Северном море, вблизи берегов Великобритании. 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 м²; они принимают активнейшее участие в почвообразовательном процессе, а некоторые виды ускоряют разложение в почве ДДТ не менее чем в 300 раз.

Среди Arthropleona выделяют два надсемейства: Poduroidea — с развитой переднегрудью, и Entomobryoidea, у которых она редуцирована. Из Poduroidea в почве обычно встречаются молочно-белые Opichnidae и свинцово-серые Hurogastruridae, в гниющей древесине — голубоватые с крупными бородавками на теле Neanuridae, на поверхности тихих вод и у берегов водоемов — темные Poduroidea. 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 — невзрачных Dicyrtomidae.

ДВУХВОСТКИ (DIPLURA)

Двухвостки — мелкие червеобразные членистоногие с очень тонкими покровами, длинными антеннами и не менее длинными хвостовыми нитями (рис. 203, Б). 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 клещевостки (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. Немногие виды встречаются на юге нашей страны и исключительно редко — в более северных районах,

например в Подмосковье. Двухвостки разделяются на три семейства: крохотных камподей (*Camptodeidae*), клещехвосток (*Japygidae*) и распространенных в Африке, Америке и на юге Европы *Projapygidae*.

ЩЕТИНОХВОСТКИ (THYSANURA)

Гибкое веретеновидное тело щетинохвосток покрыто серебристыми чешуйками, а длинные антенны и хвостовые нити придают их облику завершенность (рис. 203, 1). Сложные фасеточные глаза, открытые челюсти грызущего типа, развитый яйцеклад, типичные паностические овариолы и зародышевые оболочки эмбриона обуславливают сходство щетинохвосток с крылатыми насекомыми и противопоставляют их многоножкам. Вместе с тем отсутствием крыльев и наличием 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 одномышелковыми 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 *Monura*, 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 двумя мышелковыми 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.

ПОДЕНКИ (ЕРНЕМЕРОПТЕРА)

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 (рис. 204). 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 длиннокоготковых 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 мно-

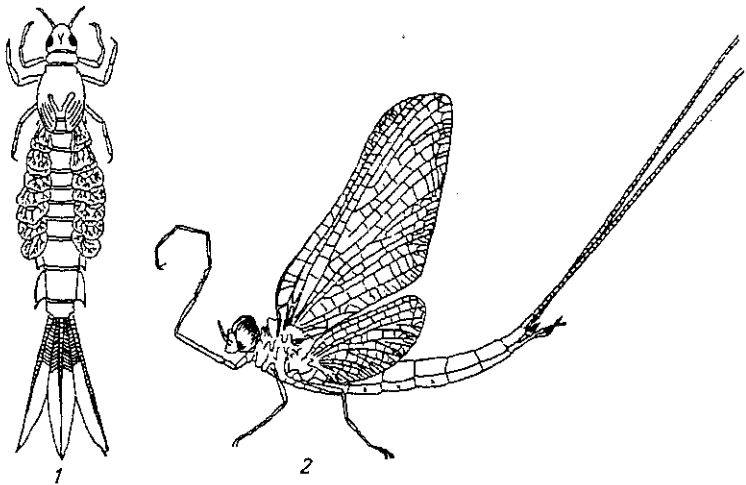


Рис. 204. Поденка (по Черновой, 1964):

1 — нимфа; 2 — имаго

гочисленные яйца, которые формируются в паноистических овариолах 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 ортолэгиаксонии, сопровождается бластокинезами и завершается формированием крошечной личинки — ларвули — 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 (ODONATA, ИЛИ ODONATOPTERA)

Многие стрекозы — крупные, стремительные хищники, проводящие большую часть дня в воздухе. Сильные радужные крылья, стройное яркое тело и крупные глаза придают их облику эффектность и привлекают внимание (рис. 205). Не уступая в скорости полета двукрылым и бражникам, стрекозы проносятся среди зарослей прибрежных растений, искусно маневрируя и бросаясь то боком, то брюшком вперед.

Стрекозы существовали еще в карбоне и мало изменились за прошедшие миллионы лет, сочетая архаичность организации с признаками специализации и высокого совершенства. Их примитивность — в гомономности распростертых в стороны сетчатых крыльев, специализация — в гипертрофии плейритов и дополнительном копулятивном органе у самцов, совершенство — в развитии крыловых мышц прямого действия и необычайной зоркости глаз.

Восточная Австралия, где есть пресные и солоноватые воды, стрекозы особенно разнообразны в тропиках Южной Америки. Известно не менее 4500 видов, распределенных по трем подотрядам: *Zygoptera* — равнокрылые, *Anisoptera* — разнокрылые и *Anisozygoptera* — распространенные в мезозое и представленные ныне лишь двумя видами из Японии и Индии.

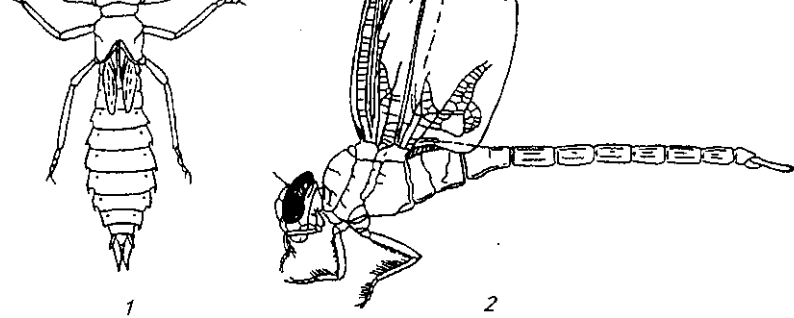


Рис. 205. Стрекоза (по Romoser, 1981):

1 — нимфа; 2 — имаго

Равнокрылые стрекозы относительно мелкие, с одинаковыми по форме передними и задними крыльями; их личинки имеют три лопасти хвостовых жабр. Разнокрылые — более крупные и массивные, с широкими у оснований задними крыльями (см. рис. 64). Их личинки дышат жабрами, смещенными в прямую кишку: набирая и с силой выталкивая из нее воду, они при этом весьма быстро перемещаются. Представители Anisozygoptera имеют крылья равнокрылых (Zygoptera), но жабры, как у Anisoptera. Заселяя стоячие или слабопроточные водоемы, личинки стрекоз (наяды) охотятся за водными насекомыми, мальками рыб и головастиками. Их длинная нижняя губа, в покое прижатая к голове, выбрасывается вперед для захвата добычи. Длительно развиваясь в воде (лишь некоторые австралийские виды обитают во влажном мху) и многократно линяя (до 15 раз), личинки приобретают зачатки крыльев, преобразуются в нимф и наконец в крылатых стрекоз.

Во время брачного полета самец подгибает брюшко и заполняет спермой расположенный на втором сегменте брюшка вторичный копулятивный орган. При спаривании самка прижимает к этому органу конец своего брюшка и, удерживаемая за шею церками самца, заполняет резервуары семяприемника. У многих стрекоз эти акты осуществляются в воздухе.

Откладка яиц, сформированных в паноистических овариолах, происходит по-разному. Одни виды рассеивают их над поверхностью воды, другие в сопровождении самца погружаются под воду и,

пользуясь яйцекладом, помещают яйца в подводные растения. Форма яиц у стрекоз разнообразна; яйца развиваются при ортоплагиаксонном или типичном соотношении морфологических осей эмбриона, что нередко можно использовать как характерный признак в экспериментальных исследованиях. Вылупляющиеся из них предличинки, облеченные, как чехлом, эмбриональной кутикулой, червеобразно изгибаясь, достигают удобного для линьки на личинку субстрата.

Среди фауны средней полосы из равнокрылых распространены металлически блестящие лютки (*Lestidae*), яркие стрелки (*Coenagrionidae*), красотки (*Calopterygidae*) с затемненными бурыми или ярко-синими крыльями, из разнокрылых — громадные коромысла и дозорщики (*Aeshnidae*), бронзовотелые бабки (*Cordulidae*), дедки (*Gomphidae*) и либеллюлы (*Libellulidae*) с уплощенным брюшком.

Практическое значение стрекоз двояко: поедая молодь промысловых рыб и перенося паразитов водоплавающих птиц, личинки стрекоз причиняют некоторый вред, но сами они используются в пищу рыбами и птицами. Взрослые стрекозы полезны — они неутомимые истребители комаров.

ТАРАКАНОВЫЕ (BLATTODEA, ИЛИ BLATTOPTERA)

Тараканы — крупные и средних размеров насекомые с уплощенным мягким и маслянистым на ощупь телом, тонкими длинными антеннами, членистыми церками и подогнутой под широкую переднюю спинку гипогнатической головой (рис. 206, А). Кожистые надкрылья и сложенные веером задние крылья нередко укорочены или полностью редуцированы, причем чаще у самок, нежели у самцов. Обычно

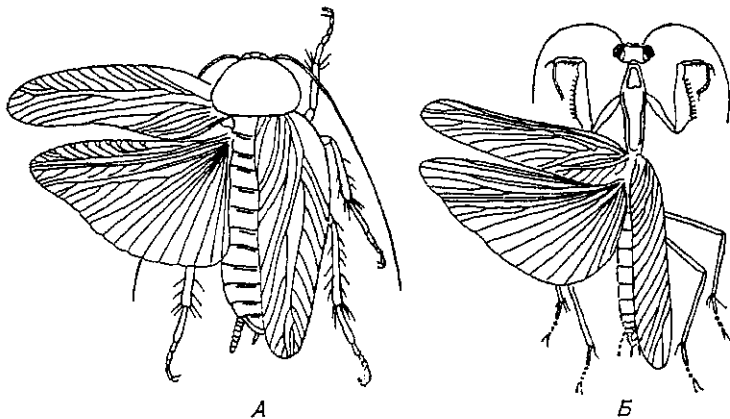


Рис. 206. Таракан (А) и богомол (Б) (по Бей-Биенко, 1964)

имеются пахучие железы, выделяющие половые и агрегационные феромоны.

Известная неприязнь к тараканам, вероятно, связана с тем, что они, как правило, заселяют загрязненные помещения и отличаются светобоязнью. Однако среди них нет специфических переносчиков заразных болезней. Лишь при нарушении санитарно-гигиенических норм неприхотливость тараканов в выборе пищи определяет их участие в переносе яиц гельминтов и возбудителей кишечных инфекций.

Распространенные повсеместно, от пустыни до современной квартиры, эти насекомые тепло- и влаголюбивы. Некоторые из них превосходно плавают. Описано не менее 3000 видов, преимущественно тропических. Весьма распространенные в карбоне предки современных тараканов отличались развитым яйцекладом, сильными крыльями и, видимо, предпочитали открытое существование. Современные виды лишены яйцеклада и обычно откладывают яйца в своеобразном яйцевом коконе — оотеке, однако некоторые (*Blabera* и др.) приобрели способность к живорождению.

К партеногенетическим формам относится суринамский таракан (*Pycnoscelus surinamensis* L.), вредящий в теплицах и оранжереях. Из синантропных видов весьма распространены черный таракан (*Blatta orientalis* L.) и рыжий таракан-прусак (*Blattella germanica* L.). Среди свободноживущих отметим обычного в лесах лапландского таракана (*Ectobius lapponicus* L.) и реликтового таракана (*Cryptocercus relictus* В.-Вien.), обитающего на Дальнем Востоке.

Тараканы развиваются от двух месяцев до пяти лет и при этом проходят 5—9 линек. Взрослые особи доживают до семи лет. У многих из них отмечена специфическая фауна кишечных симбионтов, позволяющих усваивать пищевые вещества, неперевариваемые под влиянием собственных ферментов таракана.

БОГОМОЛЫЕ (MANTODEA, ИЛИ MANTEOPTERA)

Богомолы — крупные дневные хищники, скрывающиеся среди растений. Простирая сильные передние ноги, они застывают в ожидании жертвы, слегка поводя из стороны в сторону маленькой треугольной головой с развитыми антеннами и выпуклыми глазами (рис. 206, Б). Вытянутая переднегрудь облегчает обзор территории. На первый взгляд богомол представляется флегматичным, малоподвижным насекомым, однако он способен к молниеносным броскам: мгновение — и к неторопливо движущимся челюстям подносится трепещущая добыча, смятая и пронзенная шипами хватательных ног. Богомол имеет несоразмерно толстое брюшко с членистыми, как у тараканов, церками и покрыто сверху узкими передними и широкими веерообразными задними крыльями. Неловко покачиваясь на тонких средних и задних ногах, он медленно приближается к очередной жертве, которой могут стать и муха, и саранча, и крошечная яще-

рица. Крупные тропические богомолы нередко нападают на небольших птиц.

Близкие к тараканам богомолы с достоверностью установлены лишь в нижнем меловом периоде. В настоящее время они представлены 2000 видами, подавляющее большинство которых обитает в субтропических странах, и только немногие — за пределами субтропиков. Покровительственная окраска и форма тела делают богомолов малозаметными в природе. Некоторые тропические виды маскируются под листья и ветви растений, а степные виды, обитающие в нашей стране, зеленые в начале лета, по мере высыхания травы приобретают бурю окраску.

Самки богомолов откладывают многочисленные яйца в оотеке, обычно прикрепляемой к растениям. Вылупляющиеся нимфы еще мало похожи на богомола: их передние конечности короткие, а брюшко оканчивается длинными хвостовыми нитями. Выбираясь из оотеки, они повисают на хвостовых нитях и, линия в подвешенном состоянии, обретают хищный облик маленьких богомолов. Проходя 7—8 линек, развивающиеся нимфы обычно достигают половой зрелости в течение года.

В южных областях нашей страны наиболее известен обыкновенный богомол (*Mantis religiosa* L.). В зоне сухих степей нередок восточный ирис (*Iris polystictica* F.—W.), а в Крыму, в Закавказье и в Средней Азии — эмпуза перистоусая (*Empusa pennicornis* Pall.)—грациозное насекомое с длинным темным выростом и перистыми (у самцов) антеннами, охотно летящее на искусственный свет.

ТЕРМИТЫ (ISOPTERA)

Термиты — своеобразные насекомые средних размеров с резко выраженным кастовым полиморфизмом и общественным образом жизни. В их громадных, скрытно живущих семьях один раз в год появляются молодые окрылившиеся половые особи. Объединяясь парами в брачном полете, они затем уходят в укромные убежища, предварительно обломав крылья. Здесь самки откладывают первые десятки и сотни яиц. Вылупляющиеся из них личинки, постепенно взрослея, начинают обслуживать своих родителей. Основатели семьи, окруженные многочисленными потомками, преобразуются в «царскую пару». При этом из-за сильного развития яичников брюшко у царицы увеличивается во много раз. Периодически осеменяемая самцом, она продуцирует тысячи и десятки тысяч яиц в сутки. Их оберегают рабочие особи.

Имаго термитов имеют типичный облик ортоптероидных насекомых и характеризуются продольным жилкованием длинных гомонимных крыльев, обособленной переднегрудью, сравнительно небольшими антеннами и церками, паноистическими овариолами яичника и слабо развитыми или редуцированными глазами (рис. 207).

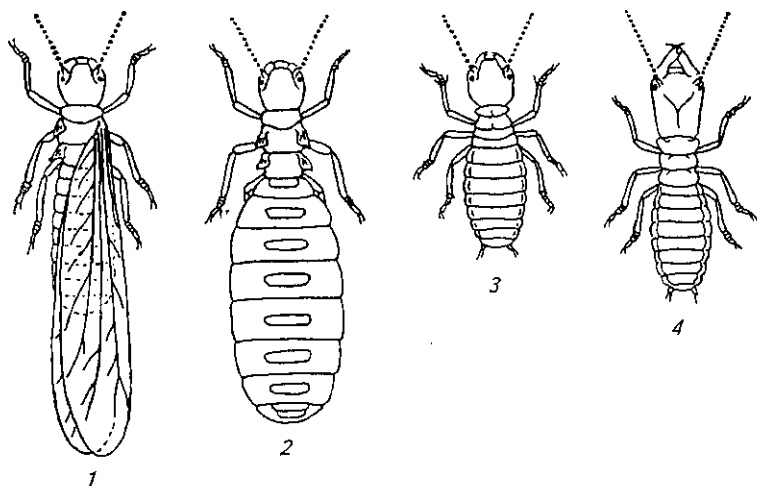


Рис. 207. Термиты (по Бей-Биенко, 1966):

1 — самец; 2 — самка; 3 — рабочий; 4 — солдат

Личинки, не имея зачатков крыльев и признаков кастовой дифференциации, отличаются нежным полупрозрачным телом и широкими перспективами дальнейшего развития и преобразования. Развивающиеся из них рабочие особи, оставаясь недоразвитыми в половом отношении, обретают новые свойства, необходимые для строительной деятельности и вскармливания личинок. Именно они составляют основное население термитника; некоторые племена Африки и Австралии используют их в пищу.

Кроме рабочих особей из личинок после ряда линек могут образовываться нимфы с зачатками крыльев, самцы и самки, дополнительные половые особи, замещающие погибшую «царскую пару», и просолдаты. В свою очередь, просолдаты развиваются в солдат: носатых «артиллеристов», стреляющих длинными паутиными нитями; «пехотинцев» с мощными жвалами, охраняющих территорию семьи; крупноголовые сторожей, контролирующих входы в термитник. Соблюдая приверженность своей семье, неспособные самостоятельно питаться, солдаты исключительно агрессивны в отношении пришельцев. С равной жестокостью они уничтожают и хищных пустынных муравьев — фазтонов, и особей из других семей термитов, и грозных скорпионов, оказавшихся в «запретной зоне».

Близкие к тараканам, термиты приспособились к обитанию в жарких странах и даже в пустынях. Они питаются древесиной и высушенной травой, зависят при этом от симбионтов, живущих у них в кишечнике, и погибают, лишившись их. Впрочем, такая ситуация возможна лишь в эксперименте; в природе термиты постоянно обмени-

ваются симбиотическими простейшими и бактериями, поедая экскременты друг друга.

Твердые, как камень, постройки термитов нередко возвышаются на несколько метров, уходя глубоко в землю, до уровня грунтовых вод. Поэтому внутри их построек постоянно сохраняется необходимый для жизни микроклимат, даже под палящим солнцем пустынь. Этими редкими в пустынях условиями широко пользуются многочисленные и разнообразные сожители термитов — термитофилы. Таким образом, термитники выполняют роль оазисов и обеспечивают существование многих обитателей пустынь и саванн. Однако некоторые виды термитов поселяются в лесах, в относительно влажных биотопах.

Роль термитов в биоценозах весьма велика и многогранна. Перерабатывая малопригодную для пищи клетчатку, они содействуют почвообразованию и биогенному круговороту веществ, но иногда нападают на деревянные постройки человека. Нередко они прогрызают своими мощными челюстями свинцовые прокладки и изоляционные материалы, находящиеся на пути прокладываемых ходов. Эта деятельность термитов приводит к авариям на электростанциях и прочих объектах. Они портят дома и выводят из строя промышленные механизмы и агрегаты. Особенно велика вредоносность термитов в жарких и засушливых районах земного шара.

Известно более 2000 видов термитов, сосредоточенных главным образом в тропиках и субтропиках. На территории нашей страны они встречаются в Средней Азии, в Крыму, в Закавказье и на Дальнем Востоке, где представлены лишь немногими видами и семействами.

ВЕСНЯНКИ (PLECOPTERA)

Веснянки — очень примитивные, средних размеров насекомые с уплощенным тусклоокрашенным телом и прогнатической головой. Появляясь ранней весной при вскрытии рек, они активны в пасмурную погоду и исчезают с наступлением лета. Веснянки не способны к длительному полету и явно предпочитают скрываться в прибрежной растительности, экономя силы для встречи с половым партнером и откладки яиц. Во взрослом состоянии многие виды вообще не питаются и имеют редуцированный ротовой аппарат. У них есть вполне развитые глаза и глазки, обычно многочлениковые антенны, а на брюшке — церки.

Длинные перепончатые крылья веснянок, плоско складывающиеся на 10-сегментном брюшке, различаются по форме (рис. 208). Задние имеют широкую веерообразную анальную зону, передние — более узкие. Изредка крылья редуцируются совсем.

Несовершенство летных качеств веснянок связывают с равномерностью развития всех трех грудных сегментов, строение которых весьма близко к исходному плану (см. рис. 27). Широко расставлен-



Рис. 208. Веснянка:

1 — нимфа (по Romoser, 1981); 2 — имаго (по Gillot, 1980)

ные ноги придают движениям неуклюжесть. Личинки веснянок, обитающие в холодных, быстрых ручьях, — активные хищники.

Внешне личинки (нимфы) напоминают имаго, но отличаются от них тем, что лишены крыльев и половых придатков и имеют весьма своеобразные трахейные жабры. Развиваясь в течение 1—3 лет, они многократно линяют (до 30 раз) и, достигнув старших возрастов, охотятся за коловратками, олигохетами и личинками водных насекомых. Амфибиотический образ жизни для веснянок вторичный. Южноамериканские *Megandipera* развиваются вне воды — во влажном мху, покрывающем скалы и камни. Иногда у взрослых форм сохраняются рудиментарные трахейные жабры, но они не функционируют.

Откладываемые яйца обычно заключены в слизистые пакеты. Погруженные в воду, они быстро отделяются друг от друга и тонут. У вылупляющихся из них личинок первоначально отсутствуют жабры и дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Известные еще с пермского периода, веснянки, возможно, сформировались в более раннем геологическом периоде — карбоне одновременно с тараканами и термитами. Сейчас существует около 2000 видов веснянок, распределяемых по трем подотрядам: *Archiperalgia*, обитающие в Южной Америке и в Австралии, а также *Filipalpia* (нитещупиковые) и *Setipalpia* (щетинкощупиковые). Первые — растительноядные (во взрослом состоянии питаются), вторые — хищники (у имаго челюсти редуцированы).

В фауне средней полосы России обычно встречаются *Nemoura cinerea* Retz. и *N. variegata* Mort., а также представители родов *Capnia* и *Perla*.

Практическое значение веснянок ограничено. Обитая в быстрых горных потоках, они служат пищей для рыб. В качестве объекта изучения они представляют интерес как одно из наиболее примитивных крылатых насекомых.

ЭМБИИ (EMBIODEA, ИЛИ EMBIOPTERA)

Мелкие и средних размеров (4—20 мм) эмбии (рис. 209) несколько напоминают веснянок архаичностью облика, но отличаются от них более тонким цилиндрическим телом, лишенной глазков уплощенной прогнатической головой, развитыми мандибулами, двучлениковыми церками, а также образом жизни. Они обитают в тесных паутинных трубках, сплетаемых под отставшей корой, под камнями, среди разлагающихся остатков растений, в почве и сыпучем песке. Двигаются эмбии как прямо, так и задом наперед, замирая в минуту опасности. Их прядильные железы расположены на грушевидно вздутых первых члениках передних лапок, обычно не принимающих участия в движении.

Самки эмбий лишены крыльев; сохраняя сходство с нимфами, они отличаются от самцов менее развитыми глазами, симметричностью церок и несколько большей агрессивностью. Мягкие крылья самцов с развитыми радиальными жилками становятся более упругими при нагнетании в них гемолимфы. Полет эмбий непродолжителен и несовершенен. Нередко самки поедают самцов после спаривания. Сами самцы не питаются: их сильные мандибулы предназначены лишь для удерживания полового партнера, но не для защиты от него.

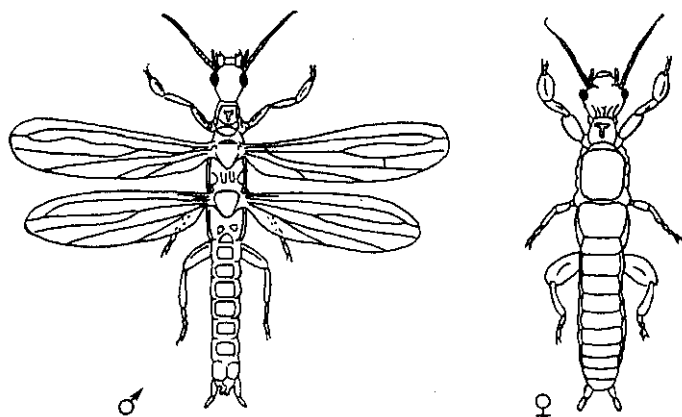


Рис. 209. Эмбии (по Romoser, 1981)

Эмбии нередко живут семьями, лишенными признаков колониальности и дифференциации на касты. Они обитают в теплых странах и не отличаются большим разнообразием. Известно не более 200 видов эмбий, внешне очень похожих друг на друга и различающихся по размерам и незначительно по строению. Отложенные яйца и вылупившихся нимф эмбии охраняют.

В б. СССР отмечено только два вида: средиземноморская (*Haploembia solieri* Ramb.) и туркестанская (*Embia tartara* Sauss.) эмбии. Практического значения они не имеют. Полагают, что в тропических лесах обитают многие, еще неизвестные виды эмбий.

ГРИЛЛОБЛАТТИДЫ (GRYLLOBLATTODEA, ИЛИ GRYLLOBLATTARIA, ИЛИ NOTOPTERA)

Бескрылые средних размеров (20—30 мм) гриллоблаттиды обитают в пещерах и под камнями, у границ ледников в горах Тихоокеанского побережья Северной Америки, Японии, а в нашей стране — в Приморском крае. Их облик (рис. 210, А) характерен тем, что сочетает в себе признаки разных отрядов. Напоминая и сверчков, и тараканов (что отражено в их названии), гриллоблаттиды активны в ночное время, немногочисленны и весьма примитивны. Некоторые черты их строения, например редукция глаз, отсутствие крыльев и глазков, по-видимому, свидетельствуют о регрессе. Другие черты — развитый яйцеклад, длинные церки — придают им сходство с вымершими тараканами. Живут гриллоблаттиды при низких температурах. Жизненный цикл завершается за 5—7 лет.

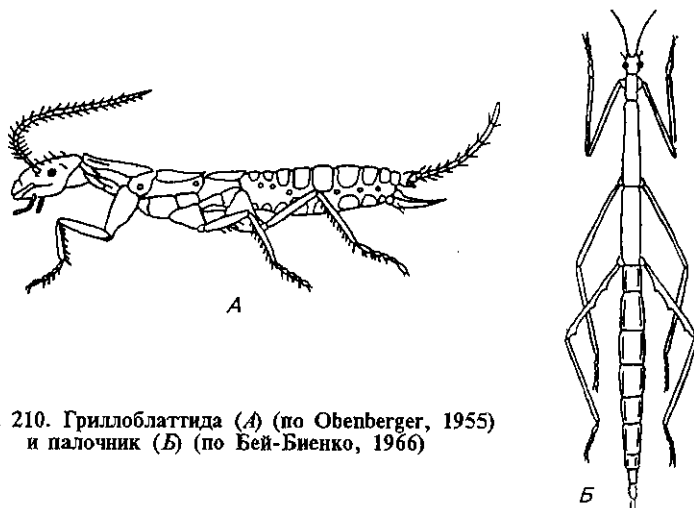


Рис. 210. Гриллоблаттида (А) (по Obenberger, 1955)
и палочник (Б) (по Бей-Биенко, 1966)

Единого мнения о систематическом положении и филогении этих насекомых до сих пор нет. Известно не более 17 видов (в России — два вида: *Grylloblattina djakonovi* V.-Bein. и *Galloisiana* sp.).

Гриллоблаттиды особенно интересны для систематиков. Уже нет сомнений в их принадлежности к группе Polyneoptera. Многие энтомологи считают их «живыми ископаемыми» — представителями вымершего в палеозое отряда Protorthoptera, другие сближают гриллоблаттид с предками ухверток.

ПАЛОЧНИКИ, ИЛИ ПРИВИДЕНЬЕВЫЕ (PHASMODEA, ИЛИ PHASMIDA, ИЛИ PHASMATODEA, ИЛИ PHASMATOPTERA)

Малоподвижных очень тонких и длинных (до 35 см) палочников легко спутать с высохшей веточкой или стеблем даже на близком расстоянии (рис. 210, Б). Некоторые виды (Phylliidae) имеют листовидную форму тела. Способность застывать на долгое время (катаlepsия) еще более усиливает криптический эффект, маскируя этих сравнительно беззащитных насекомых от их врагов. Яйца палочников, беспорядочно разбрасываемые самками, имеют разительное сходство с семенами растений и сохраняют жизнеспособность многие годы.

Очевидно, эволюция этих своеобразных насекомых была тесно связана с обитанием на растениях и фитофагией. При этом многие виды, не довольствуясь обычными формами мимикрии, приобрели способность в считанные часы изменять окраску тела и, ведя ночной образ жизни, оставаться полностью неподвижными в дневное время. Однако при нападении хищников некоторые палочники активно защищаются. Прицельно выбрызгивая секреты ядовитых желез, расположенных близ тазиков передних ног, они ограничивают агрессивность энгомофагов.

Палочники близки к прямокрылым, но отличаются от них прогнатической головой, слабым развитием переднегруди, коротким, не выступающим за пределы брюшка яйщекладом и отсутствием развитых органов звукового общения. Многие виды размножаются партеногенетически и обладают выраженной способностью к автотомии и регенерации утраченных придатков. Вылупляющиеся из яиц нимфы после шести линек преобразуются в самок. Будущие самцы линяют 4—5 раз.

Почти все описанные к настоящему времени виды (около 2500) — обитатели тропиков. В страны с умеренным климатом проникло лишь несколько десятков бескрылых форм. В б. СССР отмечено только семь видов, распространенных в Средней Азии, на Кавказе и в Уссурийском крае. Завезенного из Индии *Carausius morosus* Br. постоянно культивируют во многих энтомологических лабораториях как своеобразный и неприхотливый объект многих экспериментальных исследований.

ПРЯМОКРЫЛЫЕ (ORTHOPTERA, ИЛИ SALTATORIA)

Типичные прямокрылые — крупные (до 80 мм) насекомые с сильными бедрами задних ног, мощными жвалами и двумя парами крыльев (рис. 211, А). Передние крылья, плотные и узкие, покрывают перепончатые задние, расправляющиеся веером при полете. Обладают хорошо развитыми органами зрения и антеннами, прямокрылые обитают в кустарниках и траве; они совершают неожиданные прыжки и короткие перелеты, охотятся за другими насекомыми, обгрызают растения. Призывая друг друга, прямокрылые громко стрекочут. Весьма разнообразны эти насекомые в тропиках, они часто встречаются в степях и полупустынях.

К предполагаемым предкам прямокрылых наиболее близки кузнечики (Tettigonioidea), которые вместе со сверчками (Grylloidea) объединяются в подотряд длинноусых (Dolichocera, или Ensifera). Первые активны в дневное время, вторые — ночью, но и те и другие снабжены длинными яйцекладами и антеннами. Триперстовые (Tridactyloidea) и саранчовые (Acridoidea), образуя подотряд короткоусых (Brachycera, или Caelifera), отличаются укороченными антеннами и яйцекладом. Кроме того, представители первого подотряда производят звуки, потирая передние крылья друг о друга, а воспринимают звуки органами слуха, находящимися на голених передних ног; представители второго подотряда имеют органы слуха на первом сегменте брюшка и стрекочут, поводя зазубренными бедрами по кромке крыльев.

По разнообразию жизненных форм и числу видов (их более 20 000) прямокрылые соперничают с наиболее совершенными насекомыми, но при этом сохраняют план строения примитивных форм и неполное превращение. Среди них встречаются мелкие (до 3 мм) и лишённые крыльев виды, слепые обитатели пещер и почвенных пор, немногие

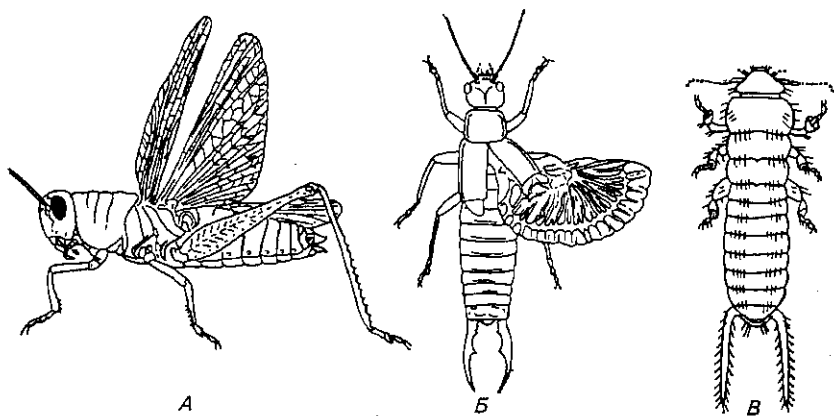


Рис. 211. Прямокрылое (А) (по Romoser, 1981), уховертка (Б) и гемимерида (В) (по Бей-Биенко, 1966)

пресноводные виды, формы с прогнатической или опистогнатической головой, сапрофаги и фитофаги, но нет ни одного паразита или переносчика болезней. Все они живут свободно и в основном открыто. Многие отличаются прожорливостью. Саранча до сих пор воспринимается как фатальный символ бедствий, опустошения и голода.

Личинки саранчовых обычно вылупляются из яиц в конце весны. Пройдя 4—7 линек, они за 3—4 месяца достигают половой зрелости, и в это же время среди них происходит дифференциация на стадные и одиночные фазы. Стадные фазы образуют «кулиги» в тысячи особей на 1 м² и продвигаются на расстояние до 30 км в день. Окрыляясь, они поднимаются в воздух громадными стаями и перелетают за сотни километров (иногда до 1200 км) от мест выплода. Время от времени они приземляются и пожирают все, что поддается их челюстям, главным образом для пополнения запасов расходуемой при полете влаги. Одиночные фазы не образуют столь крупных скоплений и мигрируют в поисках корма на недалекие расстояния. Кузнечики и сверчки также не предпринимают дальних миграций.

УХОВЕРТКИ, ИЛИ КОЖИСТОКРЫЛЫЕ (DERMAPTERA)

Уховертки — небольшие или средних размеров (до 40 мм) насекомые с гибким уплощенным телом, прогнатической головой и клещевидными церками—форцепсами на конце брюшка (рис. 211, Б). Последние служат для защиты и нападения, а также для удержания полового партнера в момент спаривания.

Являясь во всех отношениях ортоптероидами, близкими к палеозойским тараканам или к гриллоблаттидам, уховертки вместе с тем отличаются политрофическими овариолами яичников, парным копулятивным органом самцов и способностью складывать широкие задние крылья, подворачивая их дважды под укороченные кожистые надкрылья. Впрочем, они редко пользуются крыльями, скрываясь от преследователя в почвенных ходах и в наземных укрытиях. Застигнутые врасплох, уховертки угрожающе выставляют форцепсы, а некоторые выбрызгивают секреты ядовитых желез, расположенных на втором и третьем сегментах брюшка.

Неразборчивые в выборе пищи и активные по ночам уховертки прячутся днем под камнями, в гнилых пнях, под опавшими прелыми листьями или в подземных гнездах, где охраняют отложенные яйца и вылупляющихся из них нимф. Нередко можно встретить многочисленные скопления особей, объединяемых лишь стремлением к влажным и теплым укрытиям. Они особенно многочисленны и разнообразны в странах с теплым и влажным климатом, в широколиственных лесах с мощной подстилкой. Известно не менее 1300 видов уховерток (в б. СССР — около 30). Многие из них полиморфны, и почти все обладают явственным половым диморфизмом, проявляющимся в степени развитости форцепсов и крыльев. Некоторые виды лишены

крыльев, не имеют развитых глаз, а отсутствие глазков является общим признаком отряда.

В процессе постэмбрионального развития уховертки линяют 4—6 раз, причем наиболее примитивные из них, обламывая членистые церки перед последней линькой, приобретают характерные форцепсы только во взрослом состоянии.

Практическое значение уховерток невелико. Обычные в нашей стране виды: огородная (*Forficula tomis* Kol.) и обыкновенная (*F. auricularia* L.) уховертки изредка вредят на огородах и в парниках, а представители рода *Arixenia* сожительствуют с индийскими летучими мышами, по-видимому, как их эктопаразиты.

Десять видов рода *Hemimerus*, ранее выделяемых в самостоятельный отряд — *Hemimerida*, обитают в гнездах африканских крыс и, возможно, паразитируют на них. Во всяком случае, они часто забираются в шерсть своих хозяев. Если эта точка зрения подтвердится, то можно будет пополнить списки паразитов немногими видами ортоптероидных насекомых. Гемимеровых — сравнительно мелких (до 14 мм) живородящих насекомых, лишенных крыльев и глаз (рис. 211, В), — теперь объединяют с уховертками на правах подотряда. Они имеют одноклениковые церки и сравнительно короткие антенны. За пределами тропической Африки гемимеровые неизвестны.

ЗОРАПТЕРЫ (ZORAPTERA)

Открытые в начале нашего века, мелкие (до 3 мм) и невзрачные зораптеры обычно лишены крыльев, глаз и глазков. Однако в образуемых ими скоплениях изредка появляются темноокрашенные крылатые формы с развитыми органами зрения (рис. 212). Причины этого диморфизма неясны: и те и другие участвуют в размножении, не имея никаких признаков кастовой дифференциации.

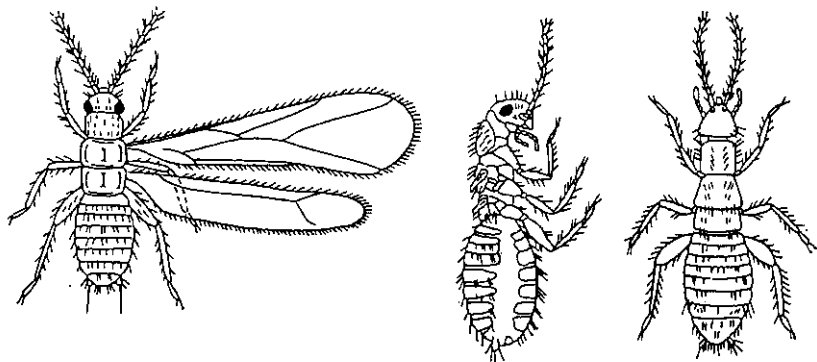


Рис. 212. Зораптеры (по Romoser, 1981)

Напоминая сеноедов редуцированным жилкованием крыльев, расположением швов на гипогнатической голове, строением челюстей и сокращенным числом мальпигиевых сосудов, зораптеры сближаются с примитивными прямокрылыми наличием церок и 11 сегментов в брюшном отделе. По способности сбрасывать крылья, обламывая их у основания, они сходны с термитами.

Зораптеры влаголюбивы, избегают света, но не выносят холода. Они заселяют гниющие остатки растений, трухлявую древесину, где, видимо, питаются спорами и мицелием грибов, а также заброшенные ходы термитов. Описано только 22 вида этих исключительно редких насекомых.

Существует мнение, что зораптеры близки к вымершим ортоптероидным насекомым, от которых произошли сеноеды и все связанные с ними отряды группы Paraneoptera. В фауне РФ зораптеры до сих пор не обнаружены.

СЕНОЕДЫ (COPEOGNATHA, ИЛИ PSOCOPTERA, ИЛИ CORRODENTIA)

Сеноеды — мелкие (обычно до 5 мм) проворные насекомые со вздутым наличником гипогнатической головы, с длинными нитевидными антеннами и тонкими ногами (рис. 213). Их крылья, складывающиеся кровлеобразно, имеют характерное жилкование, но полет сеноедов несовершенен и слаб. В темновойных лесах средней полосы их легко обнаружить ползающими по поросшей лишайниками коре старых деревьев или пойманными в сети пауков.

По расположению швов на головной капсуле и строению крыльев, по числу мальпигиевых сосудов и преобразованным в миниатюрный дробильный аппарат втяжным лациниям сеноеды близки к примитивным Paraneoptera, но вместе с тем напоминают ортоптероидов строением яйцеграда и развитыми жвалами. Полагают, что от них произошли пухоеды и вши, иногда объединяемые вместе с ними в надотряд Psocopteroidea. Известно около 1700 видов сеноедов, в б. СССР их не более 60.

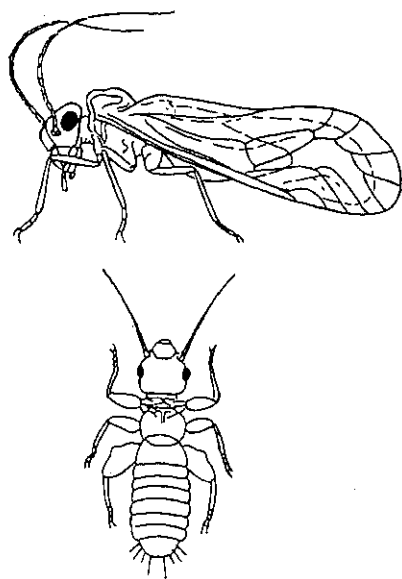


Рис. 213. Сеноеды (по Гилярову, 1969)

Сеноеды теплолюбивы, но избегают яркого света. Они особенно разнообразны в лесах тропиков, где некоторые виды достигают в размахе крыльев 25 мм. Для многих из них характерен половой диморфизм: самки нередко вообще лишены крыльев и глазков, а их сложные глаза редуцированы до нескольких фасеток. Столь же велики различия между особями у полиморфных видов. Некоторые из них имеют прогнатическую голову и утолщенные бедра задних прыгательных ног. Таковы, например, книжная (*Liposcelis divinatorius* Mull.) и пыльная (*Trogium pulsatorium* L.) вши, повреждающие книги и музейные экспонаты. Поедая плесень, лишайники, растительную труху, они лишь изредка переходят на живые растения и вредят им, перенося возбудителей болезней. Размножающиеся в стогах сена *Lachesilla pedicularia* L. причастны к заражению овец специфически гельминтами.

Сеноеды обычно размножаются половым путем; партеногенез и живорождение отмечаются редко. Спариванию половых партнеров, как правило, предшествуют ритуальные танцы и слабые тикающие звуки, производимые ударами головной капсулы о сухие субстраты или трением тазиков задних ног. Сформированные в политрофических овариолах яйца сеноеды покрывают при откладке тончайшей паутиной. Секреция этой паутины происходит в прядильном аппарате, образованном видоизмененными гипофаринксом и нижней губой. Вылупляющиеся из яиц личинки остаются некоторое время вместе в сплетенных паутинных гнездах; через 5—6 линек достигается половая зрелость.

Практическое значение сеноедов невелико, однако они представляют интерес для энтомологов как формы, близкие к общим предкам *Rapaneorteга* и сохранившие при этом некоторое сходство с ортоптероидами.

ПУХОЕДЫ (COPEOGNATHA, ИЛИ MALLORHAGA)

Пухоеды — мелкие (до 11 мм) бескрылые насекомые (рис. 214, А) с уплощенным телом, крепкими короткими ногами и относительно крупной головой. Паразитируя на птицах, они повреждают их перья и эпидермис, изредка заглатывая выступающую из расчесов кровь. Лишь немногие виды (власоеды) перешли на млекопитающих. Близкие по происхождению к сеноедам, представители пухоедов отличаются от них паноистическими овариолами яичника, более глубокой редуцией глаз, укороченными антеннами, строением челюстей и нередко слившимися друг с другом грудными сегментами. Сохранив крепкие мандибулы, они имеют значительно преобразованные нижние челюсти и нижнюю губу.

Проводя всю свою жизнь на хозяевах, пухоеды характеризуются редкой специфичностью в выборе видов-прокормителей и приуро-

ченностью к отдельным участкам их тела. Наиболее специализированные из них обитают в ротовой полости крупных птиц, например пеликанов, являясь, по-видимому, эндопаразитами. Причиняемый пухоедами вред обычно ограничивается раздражениями кожи, особенно сильными у ослабленных особей и птенцов, не способных самостоятельно избавиться от паразитов, купаясь в пыли. Ослабляя хозяев, они еще более содействуют развитию вторичных инфекций и различных заболеваний, но при гибели хозяина обычно погибают вместе с ним. Однако некоторые особи способны переселяться на других хозяев либо при контактах между ними, либо посредством форезии на кровососущих мухах. Отдельные виды пухоедов служат промежуточными хозяевами гельминтов и содействуют их расселению.

Известно не менее 2600 видов пухоедов, распределенных по трем подотрядам. Наиболее примитивные *Amblycera* отличаются головчатыми антеннами, вкладывающимися в бороздки на прогнатической голове, и явной расчлененностью всех сегментов груди. Представители подотряда *Ischnocera* имеют свободные нитевидные антенны на гипогнатической голове, а их нижние челюсти почти полностью редуцированы. В подотряд *Rhyncophthirina* входят только два вида — специфические паразиты бородавочников и слонов в Индии и в Африке, — характеризующиеся клювовидно-вытянутой головой, на конце которой расположены миниатюрные жвалы. Все иные компоненты их ротового аппарата редуцированы. По общему облику они напоминают вшей, а иногда их включают в этот отряд в качестве отдельного семейства слоновых вшей. Пухоеды особенно интересны тем, что это промежуточная группа между примитивными сеноедами и высокоспециализированными вшами. Нередко их объединяют со вшами в отряд *Pseudorhynchota* (*Phthiraptera*).

В б. СССР зарегистрировано не менее 200 видов пухоедов, из которых самые обычные — куриный менопон (*Menopon gallinae* L.), виды рода *Trinoton*, заселяющие водоплавающих птиц, и рода *Trichodectes*, например бычий пухоед (*T. bovis* L.).

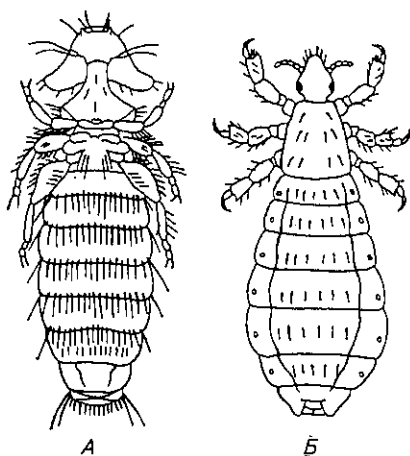


Рис. 214. Пухоед (А) (по Romoser, 1981) и вошь (Б) (по Павловскому, 1947)

ВШИ (ANOPLURA, ИЛИ SIPHUNCULATA)

Вши — мелкие (до 6 мм) и медлительные паразиты млекопитающих с цепкими конечностями, плоским бледноокрашенным телом и своеобразным колюще-сосущим ротовым аппаратом (рис. 214, Б).

Это специализированные кровососы; они испытали глубокую редукцию глаз, утратили внешнюю сегментацию грудного отдела и приобрели вместо грызущих челюстей три тонких стилета. Спрятанные в короткий хоботок, образованный верхней губой, эти стилеты гомологичны гипофаринксу, нижней губе и, по-видимому, максиллам. Перед началом кровососания вши выворачивают хоботок, цепляясь за кожу хозяина расположенными на нем зубчиками. Обеспечив таким образом прочную фиксацию на покровах, они вводят под кожу стилеты и нагнетают в образовавшуюся ранку слюну. Обладая свойствами антикоагулянта, слюна разжижает кровь и содействует ее засасыванию через стилеты, соединенные с мощным глоточным насосом.

Близкие во многих отношениях к пухоедам вши также отличаются специфичностью в выборе хозяев, с которыми обычно не расстаются до конца своей жизни. Яйца, сформированные в паноистических или политрофических овариолах, самка вши откладывает после оплодотворения и прикрепляет секретом придаточных желез к волосам или к шерсти хозяев в виде так называемых гнид. Постоянство температуры тела заселенных вшами млекопитающих обеспечивает непрерывность размножения и быстрое развитие последовательных поколений. Вылупляющиеся из яиц личинки линяют 3 раза и через 20—25 дней достигают половой зрелости. Их расселение возможно лишь при контактах с завшивленной особью или через одежду (у человека).

Значение вшей как паразитов не исчерпывается ослаблением организма хозяина при кровососании. Многие из них переносят возбудителей опасных заболеваний животных и человека. При постоянном соблюдении санитарно-гигиенических норм зараженный вшами человек сравнительно легко избавляется от этих паразитов. Вши гибнут при температуре 44 °С и выше.

Описано не менее 300 видов вшей (в б. СССР — не более 40), включая специфических паразитов человека. Человеческая вошь (*Pediculus humanus* L.) представлена двумя формами, способными к взаимным превращениям и скрещиванию: головной (*P. h. capitis* Deg.) и платяной (*P. h. humanus* L.). Лобковая вошь (*Phthirus pubis* L.), или площица, не участвует в распространении болезней, тогда как *P. humanus* — важнейший переносчик сыпного тифа и других риккетсиозов.

РАВНОКРЫЛЫЕ (НОМОПТЕРА)

Разнообразие облика и форм превращения равнокрылых можно противопоставить однообразию способов питания и эволюционных тенденций, направленных на совершенствование фитофагии и связей с кормовыми растениями. По существу, лишь наличие колющих сти-

летов, отходящих от неподвижной, слитой с туловищем головы, и относительно гомономных перепончатых крыльев объединяет всех представителей отряда.

Углубление связей с растениями выражается в ограниченной подвижности питающихся форм и редуции в соответствии с этим органов активного существования. Это приводит к выработке средств пассивной защиты и склонности к партеногенезу, что обуславливает возникновение полиморфизма (полового и сезонного) и дифференциации жизненных циклов.

Преобразования малоподвижных редуцированных нимф в крылатых особей, необходимые для отыскания полового партнера и расселения, связаны с глубоким метаморфозом и формированием фаз развития, на которых осуществляются эти преобразования. Таким образом, возникают предпосылки для появления полного превращения.

Все равнокрылые — обитатели суши и фитофаги — наиболее активны в дневное время суток. Причиняемый ими вред многообразен: высасывая соки растений, они ослабляют их и загрязняют листву сахаристыми выделениями (падью), на которых развиваются сажистые грибы (чернь), препятствующие фотосинтезу. Образуя галлы или подпиливая яйцекладом молодые побеги, некоторые равнокрылые вызывают деформацию растений и переносят многие вирусные болезни. Однако среди равнокрылых нет ни хищников, ни паразитов животных.

Известно около 40 000 видов равнокрылых, распределяемых по шести подотрядам: Coleorrhyncha (Peloidinea), обитающие в южном полушарии и внешне похожие на клопов-кружевниц; цикадовые (Cicadinea, или Auchenorrhyncha); листоблошки (Psyllinea); белокрылки (Aleurodinea); тли (Aphidinea) и кокциды, или червецы и щитовки (Coccinea). Ранее листоблошки, белокрылки, тли и кокциды были объединены в один подотряд (Sternorrhyncha).

Цикадовые. Имея относительно крупную опистогнатическую голову с развитыми глазами и глазками, цикадовые отличаются короткими трехчлениковыми антеннами, кровлеобразно складывающимися и обычно прозрачными крыльями, мощными тазиками задних прыгательных ног и трехчлениковыми лапками (рис. 215, В). Они существовали еще в карбоне, сейчас представляют собой вполне однородную группу, включающую в себя около 30 000 видов.

Особенно привлекательны крупные певчие цикады (Cicadidae), громкое стрекотание которых придает особый колорит тропикам и субтропикам. На юге нашей страны встречается несколько десятков их видов. Откладывая яйца в побеги кустарников и деревьев, цикады подпиливают их своим яйцекладом, а вылупившиеся из яиц личинки сразу устремляются в почву. Здесь они проводят 2—4 года, проходя пять линек, но североамериканские *Magicicada septendecim* L. развиваются в течение 17 и даже 25 лет. Несмотря на столь длительные сроки развития, они удивительно синхронно окрыляются: на протяжении десятков и сотен километров зрелые нимфы цикад одновременно

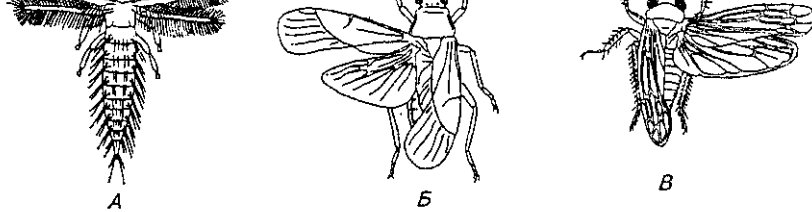


Рис. 215. Трипе (А), клоп (Б) (по Romoser, 1981) и цикада (В) (по Gillot, 1980)

выходят из почвы, ориентируясь на показания собственных, по-видимому, совершенных биологических часов.

В средней полосе нашей страны распространены в травостое и на кустарниках постоянно прыгающие цикадки (Cicadellidae), пенницы (Aphrophoridae) и представители многих других семейств, группируемых в два надсемейства: Fulgoroidea и Cicadoidea. Весьма интересны немногочисленные здесь, но разнообразные в тропиках горбатки (Membracidae). Их переднеспинка имеет крупные кутикулярные выросты причудливой формы. Пенницы развиваются на травянистых растениях, выделяя вокруг себя пенистые «кукушкины слюнки». К Cicadellidae относятся и вредные хлебные цикадки рода *Psammotettix*, и розанная цикадка (*Typhlocyba rosae* L.), и часто встречаемая многоядная *Cicadella viridis* L. Из надсемейства Fulgoroidea отметим темную цикадку (*Calligypona striatella* Fall.), переносящую вирус закукливания злаков, и представителей рода *Hyalesthes*, переносящих вирус столбура пасленовых.

Листоблошки. Мелкие (1,5—5 мм) листоблошки отличаются от цикад длинными десятичлениковыми антеннами и двучлениковыми лапками, крыльями без поперечных жилок, утолщенными бедрами прыгательных ног, своеобразными яйцами, откладываемыми на листья и снабженными коротким стебельком, а в особенности превращением.

У листоблошек личинки I возраста имеют зачатки крыльев, но отличаются от имаго плоским телом со слабо дифференцированными отделами и слитыми с лапкой голеньями. В ходе развития они становятся еще более плоскими и менее подвижными.

Взрослые особи весьма активны и при малейшем испуге прыгают с листьев. Размножаясь в огромных количествах, они причиняют заметный вред плодовым насаждениям и затрудняют работу в садах, мириадами осыпая с листьев и ветвей. Они загрязняют листву падью и переносят вирусные заболевания.

Известно не менее 1500 видов листоблошек. Весьма распространены яблонная (*Psylla mali* Schm.) и грушевая (*Psylla pyri* Frst.) медяницы.

Белокрылки. Эти крошечные насекомые, напоминающие мелких молей, имеют разделенные или почковидные глаза, два простых глазка на темени, покрытые белым восковым налетом, две пары крыльев с редуцированным до 1—2 жилок жилкованием, двучлениковые лапки, 3—7-члениковые антенны и короткий стебелек между грудью и брюшком. Белокрылки приносят громадный вред в теплицах и оранжереях; часто можно наблюдать их массовое размножение на комнатных цветах.

Развитие белокрылок очень характерно. Размножаясь обоеполым путем (изредка факультативно партеногенетически), они имеют весьма подвижную личинку I возраста, которая не питается, но разыскивает подходящий для прикрепления и питания субстрат. Личинки трех последующих возрастов неподвижны: внедряя глубоко в ткани растения свои хоботки, они лишь постепенно увеличиваются в размерах и, достигая IV возраста, преобразуются в питающуюся куколку. Облеченная восковым пупарием, тонкая структура которого используется для диагностики этих слабо изученных равнокрылых, она претерпевает гистолитический метаморфоз и превращается в крылатое имаго.

В мировой фауне известно не менее 200 видов белокрылок, из которых особенно вредоносны тепличная (*Trialeurodes vaporariorum* Westw.) и завезенная в нашу страну из тропиков цитрусовая белокрылка (*Dialeurodes citri* R. How.).

Тли. Распространенные повсеместно тли преобладают в Северном полушарии, в странах умеренного климата. Они отличаются мелкими размерами (0,5—6 мм), 3—6-члениковыми антеннами с острым шпилем на вершинах, наличием на крыльях (если они развиты) птеростигмы, сложными фасеточными глазами, у заднего края которых обособляется трехфасеточный бугорок, соковыми трубочками по бокам пятого сегмента брюшка, конец которого часто вытянут в виде хвостика.

Описано около 3500 видов тлей, но каждый год обнаруживают десятки новых видов. Для многих тлей характерно чередование способов размножения (гетерогония) и поколений: обоеполого (амфигонного) и девственных (партеногенетических). У тлей резко выражен полиморфизм. Нередко этому сопутствует сезонная смена растений-хозяев (гетереция) у двудомных мигрирующих (гетерецийных) видов.

У однодомных (автоцийных) видов из оплодотворенных зимующих яиц с наступлением весны выплывают самки — основательницы колоний, которые продуцируют ряд партеногенетических поколений бескрылых и крылатых девственниц. Крылатые, выполняя роль расселительниц, содействуют распространению популяции на соседние растения данного вида и основывают новые колонии, где идет партеногенетическое размножение. С наступлением осени их потомки продуцируют особей-полоносок (гинопары): крылатых самцов и обычно бескрылых самок. После спаривания самки откладывают оплодотворенные яйца, которые остаются зимовать и после зимовки дают начало новым самкам-основательницам.

У двудомных видов тлей развитие происходит со сменой хозяев. При этом на первичном хозяине, обычно древесном растении, развивается амфигонное поколение и зимует оплодотворенное яйцо. Весной из него вылупляется самка-основательница, которая здесь же дает начало колонии и развитию 2—3 партеногенетических поколений; в последнем из них формируются крылатые девственницы-мигранты. Перелетая на вторичного хозяина, обычно на травянистое растение, эти мигранты дают начало нескольким поколениям переселенцев, но осенью формирующиеся здесь крылатые полоноски возвращаются на первичного хозяина. Таким образом, цикл замыкается, но нередко на первичном хозяине полоноски отрождают только самок, а самки формируются на вторичном хозяине. Затем они перелетают к самкам и оплодотворяют их.

Обычно тли существуют колониями — громадными скоплениями особей, покрывающими ветви и листья растений сплошным слоем. Столь высокая плотность поселения наряду с неизбежными при этом изменениями физиологического состояния гибнущих растений служит сигналом к формированию мигрантов, расселяющихся на новые, еще не заселенные растения.

По-видимому, переход с одних растений на другие обусловлен не стремлением к расширению спектра питания, как полагали ранее, а постепенным ухудшением условий существования на истощаемом первичном хозяине. По ходу эволюционных преобразований тли переселяются с хвойных деревьев на лиственные, далее — на кустарники, а с кустарников и деревьев — на травянистые растения. При этом у некоторых видов, попавших в другие условия, упрощается жизненный цикл, например, за счет выпадения амфигонного поколения. Переходя к постоянному партеногенезу такого рода, аналоциклые (то есть с неполным циклом) виды встречаются в тропиках и субтропиках, а также в теплицах и оранжереях.

У виноградной филлоксеры (*Viteus vitifolii* Fitch.) (греч. phyllon — лист, xeros — иссушаю), уничтожившей в конце прошлого века виноградники Франции, вместо смены растений-хозяев происходят периодические миграции с листьев виноградной лозы на ее корни. Формирующиеся здесь девственницы, выходя на поверхность, откладывают на лозе яйца, из которых развивается обоеполое поколение. После спаривания самки откладывают зимующие оплодотворенные яйца, из которых с наступлением весны выходят девственные самки, дающие начало летним поколениям, образующим галлы на листьях. Однако некоторые из них сразу уходят в почву, на корни лозы. Такой полный цикл развития наблюдается на родине вредителя, в Северной Америке. Завезенная в Европу филлоксера утратила поколения, развивающиеся на листве, и представлена исключительно корнеобитающими формами.

Полагают, что в тропики тли проникли вторично, под влиянием оледенения. Косвенным доводом в пользу этого мнения служит то, что там они представлены исключительно формами с неполным цик-

лом, относящимся к немногим семействам. Во всяком случае, центром видového и биологического разнообразия подотряда следует признать зону умеренного климата.

Среди однодомных видов тлей в нашей стране встречаются капустная (*Brevicoryne brassicae* L.) и зеленая яблонная тли (*Aphis pomi* Deg.), а среди двудомных — бобовая (свекловичная) тля (*Aphis fabae* Scop.), развивающаяся сначала на бересклете, калине и чубушнике, а затем на конских бобах, свекле и других растениях.

Многие муравьи используют тлей как источник сахаристых выделений. Переноса их с одного растения на другое, муравьи содействуют расселению тлей и охраняют их от паразитов и хищников. В ограничении численности тлей важное значение имеют божьи коровки, сетчатокрылые (златоглазки), личинки мух-журчалок, некоторые клопы и многие паразитические перепончатокрылые. В частности, нередкие в Подмоскowie массовые размножения злаковой тли (*Schizaphis graminum* Rond.) обычно сопровождаются нашествиями на заселенные тлей поля семиточечных божьих коровок (*Coccinella septempunctata* L.), способных существенно ограничить наносимый вредителем ущерб урожаю.

Кокциды. Подотряд кокцид, или червцов и щитовок, объединяет наиболее специализированных равнокрылых, половой диморфизм у которых ясно выражено в течение всего онтогенеза. Самцы в стадии имаго обычно имеют одну пару крыльев с редуцированным жилкованием, многочлениковые антенны и неразвитый ротовой аппарат.

Самки бескрылы и, как правило, неподвижны, что придает им сходство с мелкими вздутиями и наростами на коре пораженных растений. Несементированные, без обособленных отделов тела, они нередко утрачивают двустороннюю симметрию и органы, связанные с активным существованием. Для них характерна гипертрофия колющих стилетов, погружаемых глубоко в ткани растений, а также яичников, заполняющих всю полость тела. Снаружи самки облечены щитками и покрыты выделениями кожных желез, часто застывающими в виде очень прочного панциря. Эти средства пассивной защиты отличают подотряд, определение видов которого проводят исключительно по самкам.

Известно около 40 000 видов кокцид, главным образом тропических. Щитовками именуют представителей семейства Diaspididae, ложнощитовками и подушечницами — семейства Coccidae и червецами — всех остальных, в частности представителей семейств Pseudococcidae и Kerrosoccidae.

Размножение кокцид обоеполюе или партеногенетическое. Сформированные яйца самки обычно откладывают под щиток своего тела.

Нередко встречается живорождение, и новорожденная или вышедшая из яйца крошечная личинка-бродяжка имеет развитые антенны, глаза и ноги. До начала питания она свободно перемещается по растению в поисках места прикрепления, а иногда порывы ветра сносят ее на другие растения. Длинные восковые нити, выделяющиеся по краю

тела, облегчают парение бродяжек в воздухе. Таким образом, бродяжка — это специфическая фаза расселения кокцид.

С началом питания личинки ограничивают подвижность и испытывают регрессивные изменения, более выраженные в женском ряду. Линия 2—3 раза, они преобразуются в самок. При развитии самок наблюдается 4—5 линек, и в двух последних возрастах личинки приобретают зачатки крыльев. Подвергаясь гистолитическому метаморфозу, они преобразуются в крылатых самок, основное назначение которых — поиск и осеменение малоподвижных самок.

Таким образом, так же, как и у белокрылок, формируются свойства полного превращения на основе крайнего упрощения питающихся вегетативных фаз.

Заселяя древесные, кустарниковые и травянистые растения, кокциды нередко отличаются крайне узкой пищевой специализацией. Например, все виды семейства Кеттососцидае обитают на дубах, а семейства Аклеридиде — на злаках. Однако среди кокцид встречаются и широкие полифаги. Причиняющая большой вред цитрусовым культурам калифорнийская щитовка (*Diaspidiotus perniciosus* Comst.) способна питаться на 200 видах растений, а приморский мучнистый червец — на 300 видах. Особенно вредоносны интродуцированные виды для субтропических и оранжерейных растений. Не менее 300 видов кокцид относятся к опасным вредителям сельскохозяйственных культур.

Известны и полезные формы кокцид, используемые человеком с давних времен. Наибольшую ценность представляют червецы вида *Laccifer lacca* Kerr. — продуценты шеллака и араратская кошениль — *Porphyrophora hameli* L. Последний, эндемичный для Армении вид взят под охрану как производитель ценнейшего красителя кармина, не выцветающего столетиями.

КЛОПЫ, ИЛИ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (НЕТЕРОПТЕРА, ИЛИ НЕМИПТЕРА)

Среди насекомых с неполным превращением (Hemimetabola) клопы (рис. 215, б) лидируют по обилию видов (более 40 000), разнообразию освоенных сред и источников пищи. Многие из них — фитофаги, заселившие все типы растительных ассоциаций, другие — паразиты и хищники или сапрофаги.

Клопы обычно обитают на растениях и в пресных водах, нередко в почве, гнездах птиц, норах грызунов, жилище человека и в пещерах. Они встречаются и в сыпучем песке, и в горячих источниках геотермальных вод (*Mesovelia* sp.), и за тысячи миль от берега в океане (водомерки — Halobatidae). Среди них есть гиганты, достигающие 10 см в длину (Belastomatidae), и еле видимые невооруженным глазом насекомые.

Все клопы в противоположность близким к ним равнокрылым отличаются стабильностью организации, хода развития и превращения.

Почти все представители отряда ведут свободный образ жизни, размножаются обоеполюм путем и откладывают яйца. Лишь специализированные паразиты летучих мышей, напоминающие по внешнему виду некоторых паразитических двукрылых, являющиеся живородящими. Нередко клопы оберегают свои яйца, либо помещая их на спинку самцов (*Belostomatidae* и *Coreidae*), либо прикрывая своим телом в укромных убежищах. Разнообразные по форме, цвету и хориону, яйца обычно снабжены крышечкой, откидывающейся при выходе нимф. Последние, испытав 4—5 линек, достигают состояния имаго без существенных перестроек организации.

Клопы особенно разнообразны в тропиках и субтропиках, так как предпочитают теплый и сухой климат. В странах умеренного климата они представлены наибольшим числом видов в зоне степей и в полупустынях, и лишь пресноводные формы проникают далеко на север по руслу рек. В б. СССР описано не менее 2000 видов клопов, относящихся к 40 семействам.

Принимаемое большинством авторов деление отряда на два подотряда — скрытоусых (*Cryptocerata*) и свободноусых (*Gymnocerata*) — до некоторой степени соответствует прежнему делению на пресноводных (*Hydrocorisae*) и сухопутных (*Geocorisae*) форм. Первые, со скрытыми в углублениях головной капсулы укороченными антеннами, время от времени всплывают на поверхность воды, обновляя запасы кислорода, а постоянно обитающие на дне *Aphelocheiridae* потребляют кислород, растворенный в воде. Вторые, со свободными 4—5-члениковыми антеннами, особенно разнообразны. Относящиеся к ним водомерки, сохраняя все свойства наземных обитателей, приспособились к существованию на поверхностной пленке вод, скользя по ней, как на лыжах.

Практическое значение полужесткокрылых велико и многообразно. Наиболее опасные вредители сельскохозяйственных культур относятся к семействам слепняков (*Miridae*) и щитников (*Pentatomidae*). К первым принадлежат свекловичный (*Polymerus cognatus* Fieb.) и люцерновый (*Adelphocoris lineolatus* Goeze) клопы, ко вторым — вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), повреждающая хлебные злаки, и крестоцветные клопы рода *Eurydema*. Грушевая кружевница (*Stephanitis pyri* F.) из семейства Tingitidae сильно повреждает плодовые культуры, а сосновый подкорник (*Aradus cinnatomeus* Panz.) из семейства Aradidae — лесные породы. Многие клопы распространяют вирусные болезни растений, а хищные пресноводные виды нередко вредят прудовому рыбоводству, высасывая икру и мальков ценных промысловых рыб.

Среди паразитов распространен постельный клоп (*Cimex lectularius* L.), который, однако, не причастен к переносу возбудителей заболеваний животных и человека в обычных условиях. В эксперименте он способен сохранять возбудителей туляремии и некоторых других инфекций. Кровососущие клопы семейства Reduviidae известны как специфические переносчики возбудителей болезни Чагаса.

Положительное значение представителей отряда ограничивается использованием некоторых из них в практике биологического метода защиты растений. Например, хищные клопы *Perillus* и *Podisus* ограничивают численность колорадского жука, но все еще не прижились на территории нашей страны. Другие виды известны как естественные регуляторы численности вредителей в биоценозах, однако их значение еще не полностью изучено. Многие из них могут оказаться перспективными для использования в агроценозах. Некоторых водных клопов заготавливают для корма птиц, а крупных белостом после соответствующей кулинарной обработки используют в пищу в странах Юго-Восточной Азии.

ТРИПСЫ, ИЛИ БАХРОМЧАТОКРЫЛЫЕ, ИЛИ ПУЗЫРЕНОГИЕ (THYSANOPTERA, ИЛИ PHYSAPODA)

Трипсы — очень мелкие (1—2 мм) насекомые с гибким телом, опистогнатической головой и узкими бахромчатыми крыльями (рис. 215, А). Чаще всего их можно заметить в соцветиях астровых (сложноцветных) и на других растениях, где они потребляют пыльцу или хищничают, высасывая яйца и личинок мелких насекомых. Нередко происходит массовое размножение трипсов на комнатных растениях, в оранжереях и теплицах, что приносит немалый вред. Вместе с тем некоторые из них регулируют численность еще более опасных вредителей.

Известно не менее 5000 видов этих насекомых (в б. СССР около 250). Колюще-сосущий ротовой аппарат трипсов асимметричен: правая мандибула редуцирована, а обе максиллы и левая мандибула преобразованы в тонкие стилеты. Органы чувств развиты нормально. Последний членик лапок трипсов оканчивается пузырьком — аролиумом, что послужило основанием для одного из названий отряда (*Physapoda* — пузыреногие).

Как и многие примитивные *Paraneoptera*, трипсы имеют слитные сегменты средне- и заднегруди, редуцированное жилкование крыльев и характеризуются своеобразным превращением. Появляющаяся из яйца нимфа имеет общее сходство со взрослым насекомым, но отличается от него неразвитостью крыльев, половых органов и малыми размерами тела. Однако после определенного периода питания она линяет на своеобразную предкуколку с развитыми зачатками крыльев и далее, на куколку, которая у некоторых трипсов линяет дважды. В это же время происходит гистолитический метаморфоз, содействующий замене нимфальных органов органами имаго, и после сбрасывания куколочной шкурки выходит половозрелый организм.

Особенность эмбрионального развития трипсов состоит в том, что яйцо оказывается слишком тесным для развивающегося в нем организма. Сбрасываемый в начале эмбриогенеза хорион функционально замещается более просторным кутикулярным чехлом. При этом

объем яйца возрастает в 1,5 раза, и все последующие процессы формирования осуществляются вне хориона.

Среди трипсов отмечен полиморфизм, проявляющийся в степени развития крыльев. Самцы, как правило, мельче самок и темнее окрашены. У некоторых видов самцы вообще неизвестны. В течение года возможно развитие многих (до 12—15) обоеполых или партеногенетических поколений.

В пределах отряда выделяют два подотряда: яйцекладных (*Terebrantia*) и трубкохвостых (*Tubulifera*) трипсов, причем первые обычно фитофаги, вторые — хищники.

Наряду с тем что трипсы являются вредителями сельскохозяйственных культур, способными передавать им и некоторые болезни, многие виды трипсов полезны как истребители других вредных насекомых. Некоторые виды — опылители ценных кормовых трав.

ЖУКИ, ИЛИ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (COLEOPTERA)

Жесткокрылые, или жуки, имеют особенно жесткие покровы обычно компактного и крепкого тела, длина которого варьирует от 0,3 (*Trichopterygidae*) до 160 мм (*Dynastes hercules* L.).

Несмотря на колоссальное обилие видов (их описано более 250 000), разнообразие размеров, жизненных форм и освоенных сред обитания, почти все жесткокрылые сохраняют однотипный внешний облик (рис. 216, А), план строения и однотипное развитие. Большинство жуков имеют грызущий ротовой аппарат, преобразованные в плотные элитры (надкрылья) передние крылья, покрывающие в покое перепончатые задние, и отличаются типичным полным превращением с гистолитическим метаморфозом, изредка усложненным до гиперметаморфоза.

По характеру пищевой специализации среди жуков преобладают фитофаги и хищники, нередко сапрофаги, копрофаги и некрофаги,

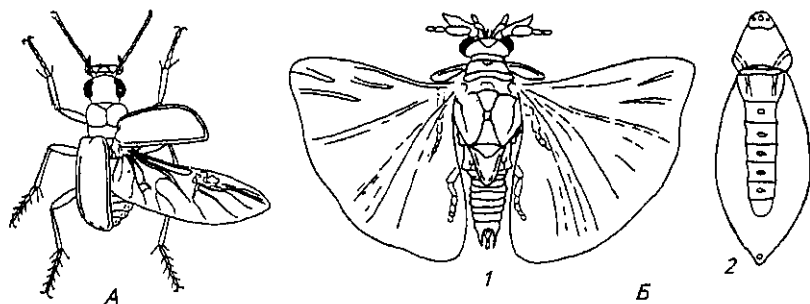


Рис. 216. Жук (А) и вееркрылые (Б) (по Romoser, 1981):

1 — самец; 2 — самка

иногда взрослые особи вообще не питаются. Паразиты представлены лишь немногими видами отдельных семейств и семейством Rhipihoridae — веероусых жуков. Например, жужелицы рода *Lebia* паразитируют на личинках жуков-листоедов, стафилины рода *Aleochara* — на куколках мух, а некоторые нарывники, проникая в пчелиные семьи или в кубышки саранчовых, уничтожают их личинок и яйца.

Жуки нередко сожительствуют с муравьями, осами, пчелами, термитами и пауками, не принося им сколько-нибудь существенного вреда. Следует, однако, отметить, что в состав данного отряда иногда вводят веерокрылых — своеобразных и высокоспециализированных паразитов. Не отрицая их близости к жесткокрылым, в частности к представителям семейства Rhipidiinae, мы все же воздержимся от этого объединения, сохраняя за ними статус самостоятельного отряда — Strepsiptera.

Подавляющее большинство жуков размножаются обоеполым путем. Партеногенез отмечен только у некоторых долгоносиков, листоедов, примитивных Micromalthidae и немногих других.

Неохотно пользуясь крыльями даже в минуту опасности, многие жуки отыскивают полового партнера, ориентируясь на избираемые им кормовые растения и субстраты, на феромоны (короеды, шелкоуны и др.) или на издаваемые партнером звуки (точильщики, усачи и др.) и видоспецифичные световые сигналы (светляки и др.). После спаривания, длящегося у некоторых видов несколько суток, самки откладывают яйца и нередко (например, жуки-щитоноски) охраняют их. Некоторые виды листоедов и немногих других семейств живородящи, и лишь Micromalthidae сочетают живорождение с педогенезом и с партеногенезом.

Формирующиеся личинки жуков весьма разнообразны (см. рис. 171). У жужелиц это хищные карабодные формы, у долгоносиков, короедов и нарывников (начиная со II возраста) они иногда вообще лишены ног. Между этими крайними вариантами существует множество переходных. Однако личинок, полностью безголовых или лишенных внешней сегментации и обособленной головы, не отмечено.

В настоящее время наиболее часто придерживаются системы, включающей четыре подотряда жесткокрылых: Archostemata, Mухophaga, Aderphaga и Polyphaga.

Наиболее примитивны Archostemata — весьма редкие и немногочисленные, сохранившие явственное жилкование на сравнительно мягких элитрах (Cupedidae), и педогенетические Micromalthidae. Несколько семейств, объединяемых в подотряд Mухophaga, до сих пор не имеют четкого и однозначного положения в системе отряда.

Aderphaga, или плотоядные жуки, весьма распространены и многочисленны. Отличаясь политрофическими овариолами яичника, сильно развитыми тазиками задних ног и образом жизни активных наземных или пресноводных хищников, они, видимо, близки по происхождению к Archostemata. Среди них отметим семейства жужелиц,

скакунов, плавунчиков, плавунцов и вертячек, часто наблюдаемых в средней полосе.

Разноядные жуки, или Polyphaga, включают не менее 140 семейств, все представители которых имеют телотрофические овариолы и сравнительно небольшие задние тазики. Среди них особенно примечательны семейства листоедов и долгоносиков, пластинчатоусых (хрущи и навозники), короедов, шелконов, чернотелок, а также водолюбов, проводящих большую часть жизни в водоемах.

Почти все культурные растения повреждаются почвообитающими личинками хрущей, шелконов (проволочники), чернотелок (ложнопроволочники), златок и пыльцеедов. Листву используют в пищу листоеды, долгоносики, трубокверты, некоторые хрущи, а стволы и ветви — короеды, точильщики, златки и усачи. Среди долгоносиков, пыльцеедов, зерновок и шипоносок есть специализированные вредители генеративных органов растений, нередко сочетающие повреждение с опылением. Многие кожееды, точильщики, плоскотелки и притворяшки, размножаясь в жилых помещениях и зернохранилищах, причиняют существенный вред запасам, сырью и различным продуктам. Некоторые листоеды, нарывники и мягкотелки ядовиты и могут стать причиной серьезных отравлений сельскохозяйственных животных, попадая в их кишечник с кормом.

Однако многие жужелицы, стафилины, божьи коровки, карапузики, нарывники и представители других семейств уничтожают вредителей сельскохозяйственных культур, а некоторые из них уже с давних пор используются в практике биометода.

Жуки-мертвоеды, навозники и многие другие исполняют роль санитаров живой природы, причем весьма эффективно. Например, интродукция в Австралию южноафриканских жуков-навозников, способных перерабатывать помет овец, освободила пастбища этого континента от слоя навоза, препятствующего возобновлению и использованию травостоя.

В б. СССР жесткокрылые распространены повсеместно; их насчитывается не менее 20 000 видов.

ВЕЕРОКРЫЛЫЕ (STREPSIPTERA)

Веерокрылые (рис. 216, Б), представленные немногими семействами и примерно 300 видами, паразитируют на перепончатокрылых, цикадах, прямокрылых, богомолах, клопах, двукрылых и щетиновостках. Мелкие (1,5—4 мм) самцы, весьма подвижные, с хорошо развитыми антеннами и глазами, широкими задними и редуцированными до жужалец передними крыльями, не питаются и активно разыскивают самок, обитающих в теле хозяев. Прокалывая копулятивным органом покровы, самец вводит сперму в полость тела червеобразной самки, лишенной придатков и развитых органов чувств. Лишь в семействе Mengeidae, объединяющем наиболее примитивных веерокры-

рыхлых, самки сохраняют способность к свободному существованию и в отличие от самок других семейств развиваются по типу полного превращения.

Выходящие из оплодотворенных яиц личинки, похожие на триуnguлина, отыскивают новых хозяев, нередко поджидая их на растениях. Растворяя специальными ферментами кутикулярные покровы хозяина, личинка проникает в полость его тела, линяет, питается и либо преобразуется в куколку, из которой со временем выходит свободноживущий крылатый самец, либо, теряя органы активного существования, постепенно становится червеобразной самкой. Последняя, оставаясь в теле хозяина на всю жизнь, выставляет наружу лишь конец тела и рассеивает формирующиеся яйца в тех местах, которые обычно посещают насекомые-хозяева. Поражение веерокрыльми, как правило, не снижает активности и сроков жизни хозяина, но приводит к необратимой кастрации и развитию признаков противоположного пола.

Сходство веерокрылых с жуками, вполне явное и определенное, по-видимому, свидетельствует о близком родстве этих двух отрядов. Однако существует мнение, что веерокрылые близки к перепончатокрылым.

Так или иначе, но веерокрылые представляют собой группировку насекомых, объединяемых не только признаками строения и развития, но и общностью эволюционных тенденций. Практическое значение веерокрылых, вероятно, невелико.

СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (NEUROPTERA, ИЛИ PLANIPENNIA)

Сетчатокрылые — мелких и средних размеров, редко — крупные (до 50 мм) насекомые с грызущим ротовым аппаратом, двумя парами однообразных сетчатых крыльев, с обильно ветвящимися жилками (рис. 217) и хорошо развитыми органами чувств. Ведут образ жизни активных хищников. Лишь личинки немногих семейств относятся к

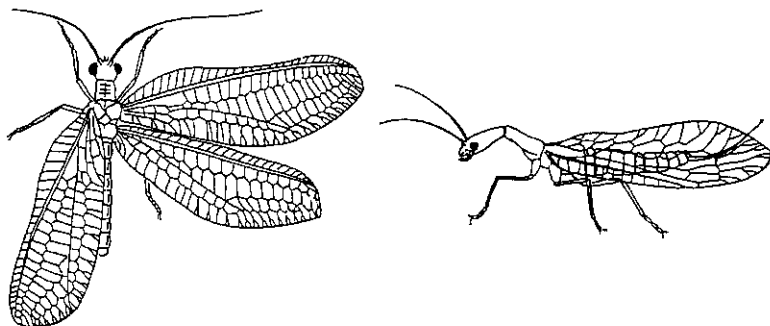


Рис. 217. Сетчатокрылое (слева) и верблюдка (справа) (по Шванвичу, 1949)

сапрофагам, а имаго нередко пополняют свой рацион пыльцой цветущих растений и нектаром.

Личинки комподеоидные. Сетчатокрылые отличаются неглубоким гистолитическим метаморфозом. Куколка их способна к ограниченным движениям и реакциям на внешние раздражители. Обычно куколки покоятся в шелковистых коконах, сплетаемых личинками из секрета преобразованных мальпигиевых сосудов.

Серповидные крепкие челюсти личинок имеют каналы, по которым они вводят в тело жертв пищеварительные ферменты, затем личинки всасывают полупереваренное содержимое их тел. Личинки представителей семейств *Osmylidae* и *Sisyridae* хищничают в водах.

Лишь немногие сетчатокрылые, например аскалафы, способны к быстрому и маневренному полету; большинство летают неохотно и плохо, предпочитая ползать по растениям, пожирая тлей, листоволшек и других мелких беспозвоночных.

Описано около 5000 видов *Neuroptera*, распространенных и в тропиках, и в странах с умеренным климатом. Особый интерес представляют четыре из 20 семейств: златоглазки (*Chrysopidae*), гемеробии (*Hemerobiidae*), мантиспы (*Mantispidae*) и муравьиные львы (*Mymeleontidae*). Представителей первого из них, в частности виды рода *Chrysopa*, используют в практике биометода для борьбы с тлями. *Symphorobius amicus* Nav. из семейства *Hemerobiidae* применяли в Средней Азии для борьбы с червецами. Мантиспы характерны тем, что их передние хватательные ноги разительно напоминают ноги богомолов, а личинки, проникая в коконы пауков и уничтожая яйца, претерпевают гиперметаморфоз. Муравьиные львы, несколько похожие на стрекоз во взрослом состоянии, особенно примечательны своими личинками. Эти хищники, орудуя плоской головой, как лопатой, выкапывают в сыпучем песке неглубокие воронки и сбивают подошедших к их краю муравьев, бросая в них песчинки.

ВЕРБЛЮДКИ (PHNIDIOPTERA)

Верблюдки—средних размеров насекомые, примечательные плоской прогнатической головой, вознесенной над сравнительно толстым телом, длинной переднегрудью и хорошо развитым яйцекладом. Они активные хищники. Верблюдки редко пользуются узкими с явственной птеростигмой крыльями (см. рис. 217), но весьма проворно преследуют мелких насекомых на разных субстратах.

Распространенные в хвойных лесах, верблюдки избегают жары и сухости, поэтому в Средней Азии и на юге Европы они встречаются только в горных районах. Представленные сотней современных видов, верблюдки были особенно разнообразны и многочисленны в прежние геологические периоды: большинство современных родов этого реликтового отряда известны с палеогена.

Появляясь в начале лета, самки верблюдок после спаривания с самцами откладывают яйца под кору деревьев или в поверхностные слои почвы. После нескольких линек личинка 1—2-го года преобразуется в куколку, которая спустя две недели после склеротизации покровов обретает активность и быстро двигается по трещинкам коры и в подстилке.

Весьма активные и прожорливые, верблюдки истребляют тлей и гусениц бабочек, личинок мух и короедов, поедают яйца многих вредителей леса, но, не достигая высокой численности, видимо, имеют ограниченное значение в природе. Их хищные личинки охотятся на мелких насекомых, в частности на личинок короедов в их собственных ходах. При разработке методов массового разведения этих насекомых их можно было бы использовать в биологической защите растений.

В фауне нашей страны наиболее часто встречаются *Raphidia ophiopsis* L. и *R. flavipes* Stein.

ВИСЛОКРЫЛКИ, ИЛИ БОЛЬШЕКРЫЛЫЕ (MEGALOPTERA)

Вислокрылки — крупные (до 120 мм) и средних размеров насекомые; обычно встречаются по берегам рек и озер, где происходит развитие их личинок. Мягкие покровы и крылья, свисающие по бокам

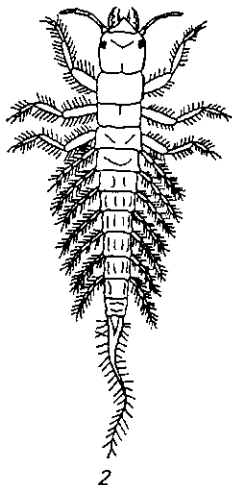


Рис. 218. Вислокрылка:

1 — имаго; 2 — нимфа

тела, однообразные по жилкованию (рис. 218), наряду с медленными движениями и слабым непродолжительным полетом придают их облику некоторую флегматичность и беззащитность. Видимо, лишь высокая плодовитость, обеспечивая воспроизводство популяций, содействовала сохранению до наших дней этих примитивных насекомых. Откладывая группами многие сотни и тысячи яиц близ водоемов на водные и прибрежные растения и камни, самки облегчают личинкам достижение воды, где последние активно хищничают.

По бокам брюшка вислокрылок расположено 7—8 пар личиночных жабр, которые расчленены на сегменты, как членистые ножки. Линия до 10 раз и более, незначительно преобразовываясь от возраста к возрасту, личинки выползают на берег и окукливаются во влажном мху, в береговых выбросах или под камнями.

Куколки вислокрылок свободные, не испытывают глубокого гистолитического метаморфоза, свойственного более совершенным *Holometabola*. Во взрослом состоянии вислокрылки довольствуются разной пищей, доступной их сравнительно слабым челюстям, или вообще не питаются.

Описано не более 50 видов этих архаичных насекомых, практическое значение которых состоит только в том, что их личинок поедают ценные промысловые рыбы. В средней полосе обычно встречаются *Sialis lutaria* L. и немногие другие виды.

СКОРПИОНОВЫЕ МУХИ (МЕСОРТЕРА)

Скорпионовые мухи — насекомые средних размеров с гипогнатической, вытянутой в «клюв» головой, на конце которой помещаются миниатюрные грызущие челюсти, с двумя парами характерных сетчатых крыльев и со своеобразным копулятивным аппаратом у самцов многих видов (рис. 219, А). У скорпионовых мух имеется вздутие на конце весьма подвижного брюшка, несколько напоминающее ядовитую железу скорпионов, но они совершенно безвредны. Самки обладают развитым яйцекладом.

Скорпионовые мухи представляют интерес прежде всего в двух аспектах. Во-первых, они известны с палеозоя и по внешнему облику близки к предкам крылатых насекомых. Во-вторых, они воплощают в себе некоторые признаки родоначальников таких совершенных насекомых, как двукрылые и чешуекрылые.

Имеются сведения, что некоторые виды скорпионовых мух хищничают, но для отряда в целом характерна сапро- и некрофагия; изредка взрослые особи питаются нектаром. Погружая клювовидную голову в разлагающиеся субстраты, например в тело мертвых насекомых, они разрывают их мягкие ткани челюстями и, видимо, способны к внекишечному перевариванию пищи.

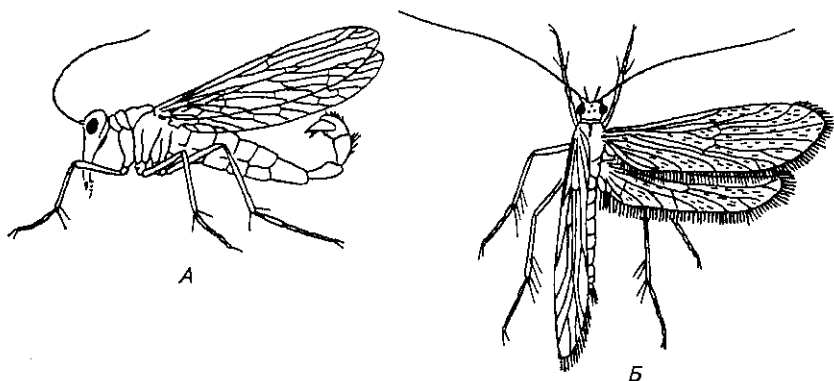


Рис. 219. Скорпионовая муха (А) (по Бей-Биенко, 1966) и ручейник (Б)

Полет скорпионовых мух несовершенен, но они часто перелетают с места на место и нередко встречаются по опушкам лесов. Описано около 300 видов этих насекомых.

Скорпионовые мухи влаголюбивы и тенелюбивы, избегают ярко-го света. Распространены повсеместно, но нехарактерны для пустынных и полупустынных ландшафтов, так как не располагают совершенными средствами терморегуляции и поддержания водного баланса. Откладывая яйца в мох, в почву и во влажную подстилку, они сохранили исконные, свойственные самым примитивным насекомым требования к условиям существования. Многие виды устойчивы к понижениям температуры и встречаются вплоть до поздней осени или в зимние оттепели на талом снегу (ледничники).

Развиваясь по типу полного превращения, скорпионовые мухи после ряда линек преобразуются в куколок, весьма активно реагирующих на внешние воздействия. Их метаморфоз неглубок, и мышцы, видимо, не подвергаются распаду.

Практическое значение скорпионовых мух ограничено, но интерес к ним вполне оправдан. Именно эти насекомые составляют ядро мекоптероидного (панорпоидного) комплекса, объединяющего ручейников и чешуекрылых с двукрыльями, от которых, в свою очередь, произошли блохи. По существу, они стоят у истоков эволюционных тенденций, которые воплотились в организации и развитии самых совершенных насекомых.

Среди немногочисленных представителей фауны нашей страны самые обычные виды — *Panorpa communis* L. и *P. germanica* L.

РУЧЕЙНИКИ, ИЛИ ВОЛОСИСТОКРЫЛЫЕ (TRICHOPTERA)

Ручейники — амфибиотические насекомые средних, реже крупных (до 70 мм) размеров, несколько напоминающие примитивных бабочек (рис. 219, Б), к которым они близки филогенетически. Их личинки, обитая на дне водоемов, либо хищничают, либо потребляют детрит и водную флору. Лишь немногие специализированные формы могут активно плавать в толще воды.

Взрослые особи отличаются волосистыми крыльями и способностью складывать более широкие задние крылья веером. Ротовые органы ручейников очень разнообразны и у некоторых из них могут выполнять функции хоботка для всасывания капелек росы и нектара. Многие ручейники вообще не питаются в стадии имаго и гибнут вскоре после откладки яиц. Они неплохо летают, избирая тенистые и влажные биотопы.

После спаривания самки откладывают сотни яиц группами непосредственно в воду в виде слизистых шариков и комков. Вскоре из яиц вылупляются молодые личинки, развивающие характерные жабры на брюшных сегментах. Однако у некоторых видов брюшные жабры отсутствуют.

Для защиты мягкого, слабосклеротизированного тела личинки ручейников обычно строят специальные домики — чехлики, используя в качестве строительного материала либо мелкие раковины и частицы песка, либо пластинки определенной формы, вырезаемые из листьев, либо стебельки растений и прочие субстраты. Для строительной деятельности личинки выбирают строго специфичный субстрат, связывая частицы секретом шелкоотделительных желез, расположенных, как и у гусениц бабочек, на нижней губе. Предлагая вынутым из домиков личинкам окрашенные пластинки целлулоида, можно наблюдать процессы построения ювелирно точных копий естественных чехликов и отбор используемых для этого материалов.

Личинки некоторых видов ручейников имеют облегченного типа домики, которые не препятствуют плаванию, другие вообще не строят домиков, активно преследуют свои жертвы и характеризуются обликом и повадками свободноплавающих хищников. Взрослые особи не хищничают.

Практическое значение ручейников невелико. Некоторые виды в личиночной фазе вредят рисовым плантациям. Ручейники служат высококачественным кормом для рыб, чем обеспечивают воспроизводство даже самых прихотливых промысловых видов.

Описано не менее 3000 видов (в б. СССР — около 300) этих насекомых, систематика которых основывается главным образом на признаках строения личинок. Изучение ручейников представляет интерес прежде всего потому, что они связывают примитивнейших представителей мекоптероидного комплекса с самыми специализированными и совершенными чешуекрылыми.

Среди представителей фауны нашей страны обычно можно наблюдать виды: *Phryganea grandis* L., *Limnophilus vittatus* F. и *Hydropsyche instabilis* Curt.

ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ, ИЛИ БАБОЧКИ (LEPIDOPTERA)

Чешуекрылые, или бабочки, уступают по числу видов (150 000) только жукам. Представители отряда весьма разнообразны по размерам и облику. Наиболее примитивные, так называемые зубатые моли, еще сохранили челюсти грызущего типа и во многих отношениях близки к ручейникам. Другие представители чешуекрылых, эволюционируя в разных направлениях, приобрели наиболее характерные признаки отряда: сосущий хоботок, редуцированный лишь у немногих; мощные, покрытые чешуйками крылья, достигающие у некоторых форм до 280 мм в размахе (рис. 220, А). Их личинки — гусеницы — имеют развитые брюшные ноги и шелкоотделительные железы.

Размножение бабочек обоеполое, но нередок факультативный партеногенез. В поисках полового партнера особенно активны самцы, имеющие, как правило, хорошо развитые антенны. Самки привлекают самцов специфическими феромонами. Изредка самки лишены

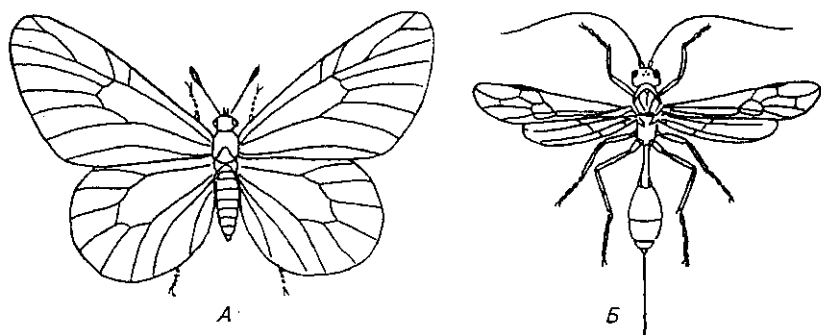


Рис. 220. Бабочка (А) и перепончатокрылое (Б)

крыльев, а иногда и ног. После спаривания некоторые из них откладывают яйца, другие требуют дополнительного питания; иногда встречается живорождение.

В порхающем полете бабочки одним ударом сцепленных крыльев переносят себя сразу на несколько метров. Бабочки-бразники соперничают по совершенству и скорости лёта со стрекозами и высшими двукрыльми.

У относительно примитивных представителей отряда имаго способны грызть твердую пищу мандибулами, у более совершенных они воспринимают лишь жидкости. К особой группе следует отнести афагов, у которых имаго вообще не питаются. В фазе гусеницы подавляющее большинство видов фитофаги, но среди них известны и сапрофаги, и хищники, и даже паразиты. Гусеницы при метаморфозе меняют не только кишечник и другие органы, но и спектр пищеварительных ферментов и основные пути метаболизма.

Многие бабочки очень красивы. Они весьма подробно изучены. В энтомологических коллекциях именно чешуекрылые, как правило, представлены наиболее полно. Однако их систематика претерпела значительные преобразования и до сих пор не стабилизировалась полностью.

Долгое время бабочек делили на две группы: мелких (*Microlepidoptera*) и крупных (*Macrolepidoptera*). Сейчас целесообразно выделить три подотряда.

Подотряд челюстные (*Laciniata*) с единственным семейством зубатых молей (*Micropterigidae*). Эти мелкие насекомые питаются во взрослом состоянии цветочной пылью, разгрызая ее сильными челюстями, а личинки нередко хищничают или питаются мхами.

Подотряд равнокрылые (*Jugata*) включает несколько семейств примитивных чешуекрылых, из которых наиболее велико по числу видов семейство тонкопрядов (*Hepialidae*).

Подотряд разнокрылые (*Frenata*) особенно разнообразен и многочислен. В него входят и моли разных семейств, и обычные нимфали-

ды (Nymphalidae), и белянки (Pieridae), и экзотические парусники (Papilionidae), и стремительные бражники (Sphingidae), и трудолюбивые шелкопряды (Bombycidae), и коконопряды (Lasiocampidae). Именно здесь сосредоточены и важнейшие опылители растений, и многие вредоносные формы.

Практическое значение чешуекрылых весьма велико. Около 60 видов отряда зарегистрированы как важнейшие вредители сельскохозяйственных культур. Особенно вредоносны разные виды совок (Noctuidae), белянки (Pieridae), огневки (Pyralidae), стеклянницы (Sesiidae), медведицы (Arctiidae). В лесах и плодовых садах опасны листовертки (Tortricidae), коконопряды (Lasiocampidae), пяденицы (Geometridae), волнянки (Lymantriidae) и др. Известны также чешуекрылые — вредители запасов зерна и продуктов его переработки и переносчики возбудителей болезней.

ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ (HYMENOPTERA)

Переопнчатокрылые не имеют родственных связей с каким-либо другим отрядом крылатых насекомых, характеризуются грызущим или грызуще-лижущим ротовым аппаратом, двумя парами переопнчатых крыльев и развитым яйцекладом (рис. 220, Б). По числу видов (90 000) они уступают лишь жукам и бабочкам, намного превосходят их по уровню организации и формам поведения. Наряду с двукрылыми они могут считаться самыми совершенными насекомыми и, видимо, отделились как самостоятельная группа на самых ранних этапах эволюции.

В пределах отряда обычно выделяют относительно примитивных сидячебрюхих (Symphyta) и более развитых стебельчатобрюхих (Apsrita), отличающихся наличием стебелька между грудным отделом и брюшком. Принимаемое ранее разделение стебельчатобрюхих на паразитических (Parasitica) и жалящих (Aculeata) сейчас признано искусственным.

Несмотря на разноречивость мнений о филогении переопнчатокрылых и их положении в системе класса, бесспорно то, что основные этапы их становления были теснейшим образом связаны с покрытосеменными растениями. Их роль как опылителей цветков особенно возросла при появлении в процессе эволюции пчелиных (Apoidea). Столь же определено мнение о том, что эволюция переопнчатокрылых происходила в тропиках, где и сейчас они особенно разнообразны.

Почти все представители отряда размножаются обоеполым путем в сочетании с аррентокным партеногенезом, когда из неоплодотворенных яиц развиваются только самцы. Другие формы партеногенеза встречаются несравненно реже, и лишь у некоторых рогахвостов и пилильщиков наблюдаются телитокция и дейтеротокция. Свойственный переопнчатокрылым гаплодишпоидный механизм регуляции

пола потомков, по-видимому, служит предпосылкой формирования семей и общественного образа жизни. Однако для некоторых паразитических перепончатокрылых характерен педогенез, иногда сочетающийся с полиэмбрионией.

В отношении постэмбриональных преобразований все представители отряда характеризуются гистолитическим метаморфозом в фазе куколки, и лишь у некоторых наездников наблюдается гиперметаморфоз. Личинки сидячебрюхих — ложногусеницы — с развитыми грудными ногами и шестью парами брюшных ложноножек — обычно фитофаги, питающиеся либо открыто, либо в плодах и галлах (некоторые Tenthredinidae), либо в стеблях злаков (Cephalidae) и древесине (Siricidae). Лишь представители семейства Orussidae паразитируют на насекомых и других членистоногих. Взрослые сидячебрюхие потребляют пыльцу и нектар или вообще не питаются.

Характерные для стебельчатобрюхих червеобразные, лишенные глаз и ног личинки паразитируют на насекомых, или образуют галлы (орехотворки — Cynipoidea), или пожирают свежееубитые и парализованные самкой жертвы. Пчелы и муравьи обычно выкармливают своих личинок предварительно заготовленной пищей. Свойственный им общественный образ жизни характеризуется дифференциацией рабочих особей в зависимости от исполняемых ими функций.

Практическое значение перепончатокрылых в целом положительное, так как многие из них — специфические опылители и естественные регуляторы численности вредных насекомых. Многие виды с успехом используют в практике биологической защиты сельскохозяйственных культур и разводят в промышленных масштабах на биофабриках. Очевидно значение медоносных пчел как производителей ценнейших пищевых (мед), лекарственных (пчелиное молочко, прополис, пчелиный яд) и технических (воск) продуктов.

Вредность представителей отряда проявляется прежде всего в том, что многие виды пилильщиков и рогахвостов повреждают растения, а некоторые муравьи — строительные материалы и продукты питания. Заметный вред пчеловодству наносят осы-филянты и шершни. Некоторые жалящие перепончатокрылые временами наносят человеку весьма болезненные укулы, чреватые аллергическими реакциями. Перепончатокрылых, в частности пчел и муравьев, используют в разноплановых экспериментах.

БЛОХИ (APHANIPTERA, ИЛИ SIPHONAPTERA)

Блохи — мелкие паразиты млекопитающих и птиц. Имеют сплющенное с боков туловище, твердые покровы с многочисленными шипами и щетинками, характерный колюще-сосущий хоботок и прыгательные ноги (рис. 221, А). Близкие по происхождению к двукрылым, они полностью лишены крыльев; личинки у них червеобразные, безногие. Питаются различными органическими остатками,

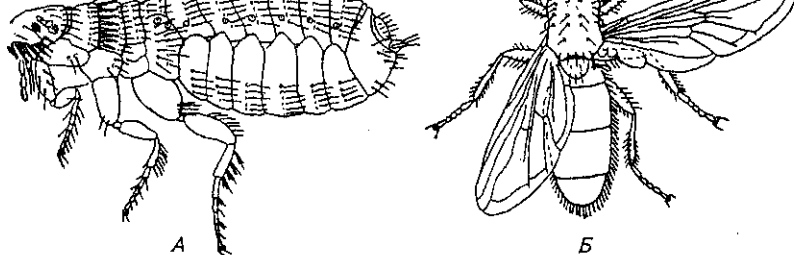


Рис. 221. Блоха (А) (по Высоцкой, 1964) и муха (Б)

личинки испытывают ряд линек, сплетают кокон и преобразуются в куколку свободного типа. Для выхода имаго из куколки требуется специальная стимуляция. Например, сотрясение пола в пустовавшем ранее помещении способствует отрождению имаго из куколок, находящихся в щелях.

Известно около 1000 видов (в б. СССР — около 250) этих насекомых, которые особенно опасны как переносчики и хранители возбудителей чумы и туляремии. Приспособленные к обитанию и передвижению в шерсти животных, взрослые блохи откладывают свои яйца, не покидая хозяина. Яйца западают в трещины и щели полов, скатываются в скопления мусора, поэтому для борьбы с блохами требуется особенно тщательное соблюдение санитарно-гигиенических норм.

Многие виды блох приурочены к определенному кругу хозяев, однако некоторые (*Xenopsylla cheopis* L.) менее требовательны в их выборе, переходя, например, с грызунов на человека. При этом они и переносят возбудителей чумы из ее природных очагов, за которыми ведутся постоянные наблюдения. Некоторые относительно крупные виды блох, например саянская блоха-алакерт (*Vermipsylla alacurt* Schimk.), паразитируя на копытных, сильно истощают животных.

ДВУКРЫЛЫЕ (DIPTERA)

Двукрылые — исключительно разнообразные по жизненным формам насекомые, мелких или средних размеров. Близкие по происхождению к скорпионовым мухам, они достигли совершенства организации, хода развития и приспособлений к конкретным условиям существования. Обладая одной парой перепончатых крыльев и редуцированной до жужжалец второй парой, они характеризуются

преобразованными в колющий или лижущий хоботок ротовыми органами (рис. 221, Б). Двукрылые испытывают глубокий гистолитический метаморфоз; личинки их лишены ног, а часто и обособленной головы.

Описано не менее 80 000 видов двукрылых, обычно группируемых в два подотряда: длинноусых (*Nematocera*) и короткоусых (*Brachycera*). Первых нередко именуют комарами, вторых — мухами, но это противопоставление не общепринятое.

Двукрылые распространены повсеместно и особенно разнообразны в лесной зоне, где освоили все доступные им биотопы. Наряду с фитофагами и сапрофагами среди них нередки паразиты и хищники, некрофаги и копрофаги. Многие виды — амфибионты, другие — неизменные спутники человека.

Среди личинок двукрылых известны обитатели горячих источников, пересыхающих и солоноватых водоемов, пчелиных сотов, муравейников, термитников, почвенных ходов и пещер, нор и гнезд животных и покрытых ледниками высокогорий. Столь широкий спектр мест обитания и связанных с ними источников пищи свойствен главным образом личинкам, тогда как взрослые особи предпочитают питаться соком растений и нектаром, разлагающимися веществами, кровью позвоночных животных или хищничают. Изредка имаго вообще не питаются, как, например, у оводов, некоторых галлиц и комаров-толкунчиков.

Разнообразны также способы размножения и развития двукрылых. Кроме типичного обоеполого размножения, связанного со своеобразными способами привлечения партнера и откладкой оплодотворенных яиц, встречаются разные формы партеногенеза, педогенез и живорождение. Последнее примечательно тем, что некоторые виды мух откладывают уже сформированных куколок (куклородные мухи), из которых вскоре выходят имаго следующего поколения, а также имеют специальные органы (псевдоплацента и др.) для выкармливания личинок в собственном теле.

При откладке яиц или личинок и куколок самки обычно заранее избирают подходящие для них субстраты, в чем проявляется особая забота о потомстве, иногда граничащая с самопожертвованием. Например, самка мухи *Lucilia bufonivora* Mg. ползает перед лягушкой до тех пор, пока та ее не проглотит. Позднее в теле хищника вылупляются многочисленные паразитические личинки.

Из двукрылых наиболее опасны для человека кровососущие комары (*Culicidae*) — переносчики возбудителей малярии, японского энцефалита, хориоменингита, туляремии и других заболеваний. Многие мошки (*Simuliidae*) и мокрецы (*Ceratopogonidae*) содействуют распространению гельминтозов, а москиты — лейшманиозов и москитной лихорадки. Мухи цеце (*Clossina palpalis* L.) известны как переносчики сонной болезни. Многие мелкие двукрылые массами докучают человеку и животным (так называемый гнус). Высшие двукрылые — также разносчики кишечных инфекций, гельминтозов, сибирской

язвы и туляремии, а некоторые и сами вызывают тяжелые тканевые миазы и язвы. Различные оводы (*Hypodermatidae*, *Gastrophilidae* и *Oestridae*) и вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica* Mg.) откладывают на кожу или слизистые животных своих личинок, которые, вбуравливаясь, проникают в полость тела, вызывая тяжелейшие поражения и ослабляя животных.

Среди двукрылых — вредителей сельскохозяйственных культур — упомянем шведскую (*Oscinella frit* L.), гессенскую (*Mayetiola destructor* Say.), морковную (*Psila rosae* P.), луковую (*Delia antiqua* L.) мухи и злаковых мух (*Chloropidae*).

Велико значение двукрылых как санитаров, весьма активных паразитов и хищников (*Tachinidae*, *Syrphidae*), используемых в практике биометода защиты растений, и многочисленных опылителей (*Syrphidae*, *Bombiliidae*, *Nemestrinidae*). Таким образом, значение двукрылых в природе и хозяйственной деятельности человека неоднозначно.

Двукрылых можно считать самыми совершенными насекомыми, и лишь некоторые перепончатокрылые, обретая способность к общественному образу жизни, превосходят их по совершенству поведения.

Завершая обзор отрядов насекомых, обратимся к еще нескольким группам беспозвоночных животных, а именно к нематодам, хелицеро-вым (паукообразным) и моллюскам, отдельные классы и отряды которых включают опасных вредителей сельскохозяйственных культур.

ДРУГИЕ ГРУППЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, ВРЕДЯЩИХ РАСТЕНИЯМ

НЕМАТОДЫ

В пределах типа круглых червей представители класса нематод освоили, вероятно, все среды обитания, но практическое значение среди них имеют паразиты растений, животных и человека. Свободноживущие формы (морские, пресноводные и почвенные) отличаются микроскопическими размерами и включают пантофагов, хищников, сапрофагов и др. Столь же мелкие фитопаразиты связаны главным образом с высшими растениями. Зоопаразиты бывают и мелкими, и особенно крупными (до 1 м).

Нематоды отличаются от более примитивных плоских червей наличием сквозного кишечника, червеобразным и круглым в сечении телом, облеченным жесткой кутикулой (рис. 222). Секретирующая ее гиподерма объединяется с подстилающими тяжами мышц в кожно-мышкульный мешок, ограничивающий первичную полость тела, заполненную жидкостью. Наряду с поддержанием внутреннего давления и упругости тела эта жидкость выполняет транспортные и запасующую функции. Ротовое отверстие расположено на переднем конце, а анальное — на вентральной стороне тела. Пищеварительная система

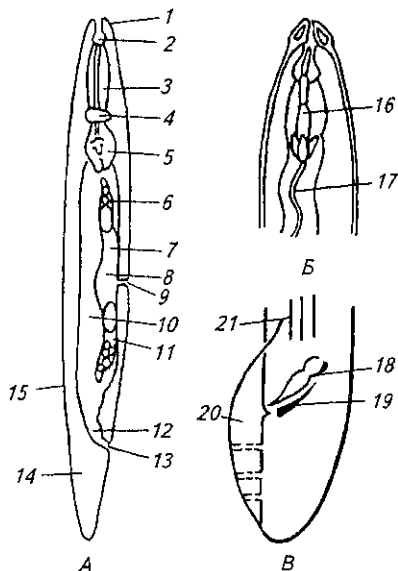


Рис. 222. Строение нематоды:

А — головной конец; *Б* — хвостовой отдел самца; *В* — хвостовой отдел теленхиды; 1 — головные папиллы; 2 — стома; 3 — передняя часть передней кишки; 4 — нервное кольцо; 5 — задняя часть передней кишки; 6 — передний яичник; 7 — передний яйцевод; 8 — матка; 9 — вульва; 10 — средняя кишка; 11 — задняя половая трубка; 12 — задняя кишка; 13 — анус; 14 — первичная полость тела; 15 — кожно-мускульный мешок; 16 — стилет; 17 — передняя кишка; 18 — спикулы; 19 — рулек; 20 — бурса; 21 — боковое поле

образована передней, средней и задней кишкой и пищеводными железами. Нервная система оформлена в 10—12 продольных стволов, связанных с окологлоточным кольцом. Органы чувств включают хеморецепторы, осязательные бугорки и щетинки в головной части тела, реже — примитивные фоторецепторы и одноклеточные хвостовые железы — фазмиды. У самцов половое и анальное отверстия открываются в клоаку. Половая система самок с трубчатыми гонадами без желточников, заканчивается вульвой. Личинки нематод, как и взрослые особи, лишены ресничек и при переходе от стадии к стадии совершают линьки. Всего у нематод 5 стадий и 4 линьки.

В классе нематод два подкласса (Афазмидиевые и Фазмидиевые) с тремя десятками отрядов. Число описанных видов достигает 20 тыс.

ХЕЛИЦЕРОВЫЕ

Примитивные водные хелицеровые выводятся из трилобитов в двух направлениях. Одно из них завершилось формированием мечехвостов, представленных в современной фауне лишь несколькими видами в прибрежных водах тропиков; второе, более перспективное — вымершими в силуре эвриптеридами (ракоскорпионами), вполне сравнимыми с современными, представленными почти исключительно наземными формами, арахнидами (паукообразными). Свое название (в переводе — клещеусые) они получили по наличию хелицер — преобразованных в клешни придатков первого сегмента туловища, гомологичных вторым антеннам ракообразных. К характерным признакам этих членистоногих относятся редукция сложных глаз и придатков акрона (первых антенн), вполне развитых у трилобитов, разделение тела на просому (головогрудь) из 7 и олистосому

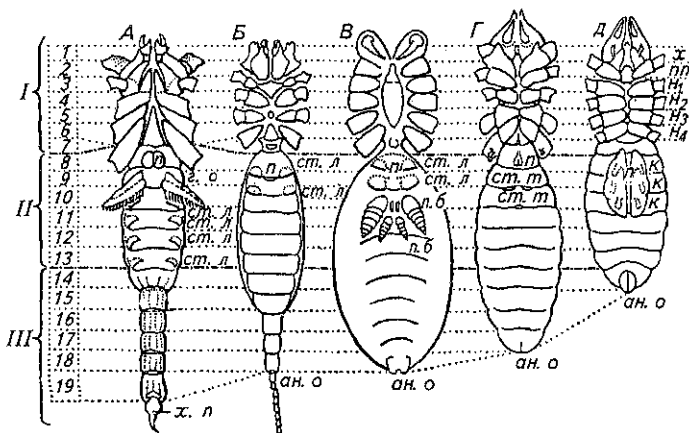


Рис. 223. Строение хелицеровых (вид с брюшной стороны):

А — скорпиона; Б — телфона; В — паука; Г — сольпуги; Д — примитивного акариформного клеща; I — просома; II — мезосома; III — метасома; 1—19 — сегменты тела; х. п. — хвостовой придаток; ст. л. — стигмы легких; ст. т. — стигмы трахей; п. — половое отверстие; г. о. — гребневидные органы; л. б. — паутинные бородавки; к. — коксальные органы; ан. о. — анальное отверстие; х. — хелицеры; пп. — педипальпы; н₁—н₄ — ноги

(брюшко) из 12—17 сегментов. У скорпионов, почти неотличимых от эвриптерид (исключая редукцию жабр и существование на суше), опистосома разделена на равные по числу сегментов мезосома и более узкую метасому, заканчивающуюся ядовитым шипом (рис. 223). Кроме того, для хелицеровых характерны преобразование второй пары конечностей в педипальпы (ногочупальца), наличие легких и (или) трахей, печени и внекишечного пищеварения.

Современные арахниды весьма многочисленны (более 35 000 видов) и разнообразны. Их система включает 13 отрядов, из которых наибольший интерес для нас представляют собственно пауки (Aranei) и два отряда клещей — акариформных (Acariformes) и паразитиформных (Parasitiformes).

Система хелицеровых (класс Chelicerata) (по А.А.Захваткину)

Надотряд Xiphosura:
отряд Limulida — мечехвосты

Надотряд Holactinochitinosi:
отряд Scorpiones — скорпионы
отряд Telyphones

Надотряд Actinochaeta:

отряд Solifugae

отряд Schizopeltida (Tartarides)

отряд Palpigradi

отряд Acariformes — акариформные клещи

отряд Pseudoscorpionoidea — ложноскорпионы

Надотряд Actinoderma:

отряд Amblypygi

отряд Aranei — пауки

отряд Ricinulei

отряд Parasitiformes — паразитиформные клещи

отряд Opiliones — сенокосцы

отряд Opilioacarina — клещи-сенокосцы

Пауки — весьма прожорливые хищники. Среди их жертв преобладают насекомые, которых они ловят либо посредством тенет из паутины, либо подкрадываясь и настигая их в стремительном прыжке. Ядовитый секрет, вводимый при укусе хелицерами, ограничивает сопротивление даже крупной добычи.

Паукам принадлежит первенство по числу описанных видов (более 20 000) среди арахнид, и в природе буквально не найдется уголка, где бы их не было. Между тем, несмотря на разнообразие размеров, форм и окраски, пауки сравнительно однообразны по своей организации и повадкам, чего нельзя сказать в отношении их гнезд и убежищ, способов использования паутины для плетения не только ловчих сетей, но и яйцевых коконов, зимовочных мешков, приспособлений для организации спаривания и расселения. Иными словами, их связь с внешним миром опосредована паутиной, используемой по-разному для разных нужд и в разных ситуациях.

Вполне понятно, что паукам принадлежит заметная роль в ограничении численности насекомых, но их использование как энтомофагов в практике защиты растений весьма ограничено. Видимо, это связано с некоторыми предубеждениями и трудностями их культивирования в лабораторных и производственных условиях. Вместе с тем пауки представляют интерес и как продуценты непревзойденного по своим качествам сырья — паутины. Впрочем, они еще мало изучены в этом отношении.

В отличие от пауков клещи не представляют собой естественной таксономической группы. Это собирательное название для представителей трех отрядов, два из которых будут рассмотрены ниже. Общими для них являются мелкие размеры, шестиногая личинка, восьминогие взрослые особи и эволюционная тенденция к измельчанию с утратой расчленения тела. В разных отрядах клещей сходны не примитивные, а высшие формы, специализированные в одинаковом направлении. Имеет место конвергенция, облегчаемая одиночеством. В пределах же естественных отрядов клещевидных хелицеровых, наоборот,

происходит схождение признаков к примитивным формам, сохранившим ряд черт общего прототипа каждого отряда. Примечательно, что самые примитивные из них сохраняют сегментацию, и если акариформные клещи сближаются с Solifugae и Palpigradi, то паразитиформные — с Ricinulei и Oribioncs. Что же касается шестиногости их личинок, то признак этот является искусственным: у первых это состояние исходно, и после линьки вышедшей из яйца личинки она приобретает новый сегмент тела и пару ног. У паразитиформных клещей формируется восьминогая личинка, но она утрачивает четвертую пару ног перед выходом из яйца, восстанавливая их после линьки.

Основой для понимания эволюции клещей является их миниатюризация. Они буквально пролезли во все щели и освоили разнообразнейшие биотопы. При этом они достигли огромного разнообразия строения и привлекли особое внимание исследователей — акарологов как весьма опасные паразиты, переносчики болезней и вредители сельскохозяйственных культур.

Отряд Acariformes объединяет около 12 000 видов, распределяемых по 300 семействам и двум подотрядам — Sarcoptiformes и Trombidiformes. В основном это очень мелкие формы (0,2—0,3 мм) с телом, разделенным на две тагмы: переднюю — протеросому, включающую сегменты двух первых пар ног, и заднюю — гистеросому (рис. 224). Кроме того, их отличает расположение стигм (если они есть) в передней части тела.

Среди акариформных клещей многие являются вредителями растений (галловые, паутинные, тарзонемиды, бриобииды и др.), продуктов сельскохозяйственного производства (тироглифоидные амбарные), однако есть и хищники (кунаксиды, анистиды и др.), и паразиты (перьевые, волосяные, чесоточные, краснотелки).

Отряд Parasitiformes включает более 4000 видов и 70 семейств. Характерно овальное, сильно склеротизованное тело из 15 сегментов, прикрытое сверху целым или разделенным на 2—3 части щитом (рис. 225).

Ротовой аппарат образован головной лопастью, слившейся с основаниями педипальп в головку (capitulum) и втянутыми внутрь нее хелицерами. Вместе с верхней губой и прилегающими придатками он образует колюще-сосущий орган. Пара стигм открывается в средней части тела. Ряд видов, питаясь кровью наземных позвоночных, переносит возбудителей энцефалита, возвратного тифа,

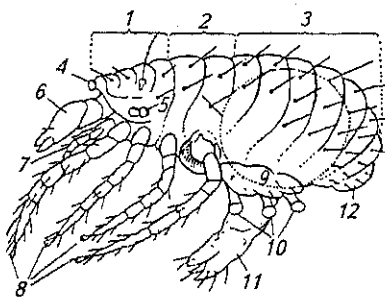


Рис. 224. Строение примитивного акариформного клеща (вид сбоку):

1 — протеросома (1—4-й сегменты); 2 — сегменты ног третьей и четвертой пар; 3 — брюшко (7—13-й сегменты); 4 — медиальный глаз; 5 — боковые глаза; 6 — хелицеры; 7 — педипальпы; 8 — ноги; 9 — половые крышки; 10 — коксальные органы; 11 — половой конус; 12 — анальные клапаны

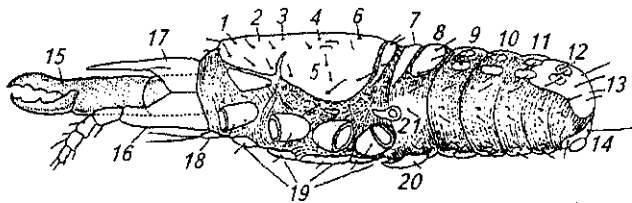


Рис. 225. Прimitивный паразитoформный клещ:

1—6 — слившиеся сегменты головогруды; 7 — предполовой сегмент; 8 — половой сегмент; 9—13 — остальные сегменты брюшка; 14 — анальный щиток с анальными клапанами (слившиеся 14-й, 15-й и анальный сегменты); 15 — хелицеры; 16 — педипальпы; 17 — тектум; 18 — осязательный придаток; 19 — стерниты головогруды; 20 — половой клапан; 21 — стигмы трахей

чумы, туляремии, бруцеллеза. Многие хищничают или же питаются мицелием грибов, органическими остатками, некоторые паразитируют на растениях. В этом отношении особое внимание привлекают гамазовые и иксодовые клещи, а также уроподы. Крупные (до 7 мм) ядовитые голотиры, обитающие в тропиках, опасны для склевывающих их птиц.

МОЛЛЮСКИ

Примитивные представители типа моллюсков, близкие по плану строения к олигомерным кольчатым червям и, видимо, связанные с ними общими тенденциями эволюционных преобразований, послужили основанием современного разнообразия этих, весьма своеобразных беспозвоночных животных. В настоящее время в пределах типа выделяют 7 классов: брюхоногие, моноплакофоры, панцирные, желобчатобрюхие, двустворчатые, лопатонogie и головоногие, а общее число описанных видов превосходит 100 000. В б. СССР они особенно разнообразны в дальневосточных морях, а наземные — в Крыму, на Кавказе, в Карпатах и в Средней Азии. Большинство моллюсков обитают в морях и океанах, обычно в прибрежной зоне; многие обитают на суше, в солончатых и пресных водах. Наземные улитки населяют различные биотопы и ландшафты от тундры до тропиков и от низин до высокогорий.

Моллюски характеризуются двусторонней симметрией тела и отсутствием сегментации, однако у брюхоногих развилась асимметрия, а у панцирных, желобчатобрюхих и моноплакофор сохранилась сегментация. Тело моллюсков образовано головой, туловищем и ногой. На голове расположено ротовое отверстие, а у многих также щупальца и пара глаз; у двустворчатых головы нет. Туловище образует складку — мантию, которая у большинства форм выделяет раковину. У брюхоногих раковина спирально закручена, но у голых слизней она недоразвита или отсутствует. Передний отдел кишечника включает

ротовую полость (иногда с челюстями) глотку с теркой (радулой) и слюнными железами, а также пищевод. Основные процессы пищеварения происходят в печени. Размножаются моллюски только половым путем, но наряду с обоеполыми нередки гермафродиты. У головоногих и большинства брюхоногих оплодотворение внутреннее, у остальных — наружное (в воде). Среди моллюсков есть и полезные, и вредные для человека виды. К первым относятся съедобные устрицы, гребешки, кальмары и др., а также добываемые для получения перламутра, жемчуга или раковин (речные перловицы, жемчужницы, каури и др.). Ко вторым — корабельный червь, повреждающий деревянные сооружения в воде, промежуточные хозяева паразитических червей и вредители растений, в основном слизни (пашенный, сетчатый, окаймленный). Слизни влаголюбивы и появляются в массе во влажные годы и сезоны, в особенности на глинистых и суглинистых почвах, низких, сырых участках, вблизи водоемов. К вредителям растений относятся также относительно крупная виноградная улитка и многие другие представители типа.

ЛИТЕРАТУРА

●

- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. — М., 1980.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. — М., 1970.
- Варли Дж. К. и др. Экология популяций насекомых. — М., 1978.
- Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. — М., 1976.
- Дажо Р. Основы экологии. — М., 1975.
- Захваткин Ю. А. Эмбриология насекомых. — М., 1975.
- Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии. — М., 1986.
- Мазохин-Поршняков Г. А. и др. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. — М., 1977.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. — М., 1985.
- Словарь-справочник энтомолога /С. П. Белошапкин, Н. Г. Гончарова, В. В. Гриценко и др.; сост. Ю. А. Захваткин, В. В. Исачев.— М., 1992.
- Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. — Л., 1976, 1977.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. — М., 1996.
- Шарп Д. Насекомые. — СПб., 1910.
- Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. — М., 1949.
- Яхонтов В. В. Экология насекомых. — М., 1964.
- Gillot C. Entomology. — New York — London, 1980.
- Obenberger J. Entomologie. — Praha, I — 1952, II — 1955, III — 1957, IV — 1958, V — 1964.
- Romoser W. S. The Science of Entomology. — New York, 1981.
- Snodgrass R. E. Principles of Insect Morphology. — New York — London, 1935.
- Strong D. R., J. H. Lawton, R. Southwood. Insects on Plants. — London, 1935.
- The Insects. Selected and Introduced by T. Eisner and E. O. Wilson. — San Francisco, 1977.
- Wigglesworth V. B. Principles of Insect Physiology. — New York — London, 1953.
- Weber H. Gnindriss der Insectenkunde. — Stuttgart, 1976.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ

В указателе полужирным выделены номера страниц, на которых расположены рисунки с данными терминами.

- Абиотические факторы **214**
Автогенное развитие яичников 156
Автолиз 201
Автоматическое регулирование численности 277, 278, 280
Автомиктический партеногенез 163
Автохтоны 245, 246
Агглютины 81
Агрегационные феромоны 167
Агротехнический метод защиты растений 287
Аденотрофическое живорождение 196
Адипоциты 91, 92
Адипокинетический гормон 94
Ахросома **151**
Акрон 16, 17, 24
Аксиллярные пластинки **42**
Аксон 115, 116
Активационный гормон (АГ) **145—147, 205**
Активная вентиляция трахей 99—100
Активный транспорт 51, 58, 89
Актин 111
Акустическая коммуникация 127, 131
Аллотрофические железы 63, 66
Аллохтоны 245, 246
Аменсализм 232
Амилаза 80
Аминомасляная кислота 114
Амнион 180, 184
Амплификация генов 155
Амфибионты 228
Амфимиксис 163
Анализаторы 123
Анальная жилка **40, 41**
Анальное отверстие **21, 64**
Анаморфоз 197
Анаплейрит **38, 39**
Андрогенный гормон 145, 146
Андроконии **66, 67**
Анимально-вегетативный градиент **172**
Анимальный полюс яйца **172**
Анизотропные диски (А-диски) **110, 111**
Антенны **26, 27**
Антигонадотропин 146, 157
Антидиуретический гормон 109
Антикоагулянты 81
Антракохинон 68
Антропогенные факторы 214
Апикальная розетка (клетка) **150**
Апокринный тип секреции 85, 86
Аполлизис 57, 59
Апомиктический партеногенез 163
Апосематическая окраска 67, 72
Аппозиционные глаза **137**
Арабиноза 79
Ареал 245
Аррентокция 163
Артроподин 56
Архидиктион 41
Асинхронные мышцы 112
Атриум 97
Атроциты 92
Аттрактанты 79
Ауксины 81
Афины 67
Ацетилхолин 90, 96, 114
Ацетилхолинэстераза 114
Базальная мембрана 55
Бегательные ноги 44, **45**
Бедро 43, 44
Бейтсовская мимикрия 72, 73
Безусловные рефлексы 142
Биливердин 69
Биоклимограмма 221, **222**
Биологический метод защиты растений 289
Биоломинесценция 96
Биотические факторы 214, **230**
Биполярные нейроны 117
Бластодерма 174, 180
Бластокинезы **181, 182**
Бластомеры 173
Бластула 173
Бомбикол 135

Булавовидная антенна 26, 27
Бурсикон 56, 61, 147
Быстрый аксон 115

Вальвы 54
Вегетативная нервная система 120, 121
Вегетативный полюс яйца 172
Вентрикулярный ганглий 121
Вентральная диафрагма 76
Ветрочувствительные волоски 124
Вертлуг 43, 44
Веретеновидные антенны 26, 27
Верхние челюсти 28, 29
Верхняя губа 28, 29
Вибрационная теория обоняния 134
Виброрецепторы 128
Вилочка 30
Визуальные стимулы 77
Висцеральная мезодерма 93, 188, 190
Висцеральная нервная система 121, 122
Висцеральный анализатор 123
Вителлогенез 155
Вителлогенины 91, 94, 157
Вителлофаги 175, 193
Вителлярий 153, 154
Вкусовой анализатор 123
Внутривидовая конкуренция 231
Внутрипопуляционная иерархия 231
Внутренняя жевательная пластинка 28, 29
V-образный шов 37, 38
ω-нейрон 133
Волосковидные пластинки 125
Волочильня 81, 82
Временная суммация возбуждения 121, 122
Временной рисунок песен 128
Временные паразиты 236
Восковой слой эпикутикулы 56
Вторичная медиальная мезодерма 189
Вторичная сегментация 21
Вторичная бороздка 184
Вторичная полимеризация зачатков оварииол 155
Вторичные периодические факторы 215
Вторичные рецепторы 123
Вторичные сперматогонии 151
Выживаемость 252

Гамма-изомер ГХЦГ 95
Ганглий 16, 118, 119, 120
Гаплодиплоидный механизм регуляции пола 165
Гастрულიция 173
Гаустеллум 34

Гемоглобин 90, 99
Гемолимфа 90, 91
Гемопоэтические органы 91
Гемоцельное живорождение 156
Гемоциты 91, 92
Генетико-автоматические процессы 249
Генитальные придатки 51—54
Генитальный гребень 191
Геобионты 228
Геоксены 228
Геофилы 228
Гептахлор 95
Гептахлорэпоксид 95
Гербология 4
Гермарий 150, 153, 154
Гермафродитизм 163
Гетерогаметность 162
Гетерогония 208
Гиалуронидаза 81
Гигантские аксоны 117
Гигрорецепторы 131
Гигрофилы 220
Гидробионты 220, 221
Гидропиле 170
Гидроэдафические факторы 214
Гипергликемический гормон 94, 146
Гиперизид 134
Гиперметаморфоз 204
Гиперпаразитизм 239
Гипогнатический тип головы 25, 26
Гиподерма 55
Гиподермальная окраска 67
Гиподермальные железы 63—67
Гипоксия 98
Гипостомальный шов 22, 23
Гипотеза скользящих нитей 111
Гипоцеребральный ганглий 121
Гистогенез 202
Гистолиз 201
Гистолитический метаморфоз 201
Глазчатые пятна 70
Гликолиз 103
Глутаминовая кислота 114
Глюкозиды горчичного масла 78
Глюкопротеидовый комплекс 55, 56
Гнатоцефалон 17
Голень 43, 44
Головогрудь 18
Голокринный тип секреции 85, 86
Гомеостаз 89, 214
Гомогаметность 162
Гонады 150, 153
Гоналофизы 52, 53
Гонотрофическая гармония 156
Гонотрофические циклы 156
Гормон «статус кво» (ЮГ) 146, 147, 204, 205

- Гормоны головного мозга 145, 147, 205
 Гравитационный анализатор 123
 Гранулоциты 91, 93
 Гребенчатые антенны 26, 27
 Грибовидные (стебельчатые) тела 119, 120
 Грибовидный орган 152
 Грифель 50, 52
 Грызуще-лижущий ротовой аппарат 30
 Грызуший ротовой аппарат 27—29
 Гусеница 51
- Датчики времени 132
 Двигательный анализатор 123
 ДДТ 95
 Дейтеротокция 163
 Дейтоцеребрум 119
 Демиссин 78
 Дендриты 116
 Детектор движущегося пятна 138
 Детерминированное развитие 178, 179
 Детерренты 79
 Детоксикация 95
 Джонстонов орган 126, 129
 Диазинон 95
 Диастазис 90
 Диапауза 224, 227
 Диастола 90
 Дивертикулы 82
 Дигидроксифенилаланин 60
 Дилдрин 95
 Диптеризация 41
 Дискальные полосы 70
 Дистантная хеморецепция 132
 Диуретический гормон 109, 145
 Дифференциальная смертность 163
 Дихлорэтановые производные ДДТ 95
 Дихлорэтиленовые производные ДДТ 95
 Длинный зародыш 183
 Дорсальная диафрагма 76
 Дорсальные глазки 22, 23, 141
 ДОФА 60, 61
 Дофамин 60, 61
 Дрейф генов 249
 Дробление тотальное 173
 — поверхностное 173
 Дыхальцевые жабры 100, 101
 Дыхательный коэффициент 102
- Емкость среды 253
- Жгут 26
 Железы 63
- аллотрофические 63, 65
 — восковые 63, 64
 — лаковые 63
 — отпугивающие 63, 64
 — пахучие 63, 66
 — шелкоотделительные 63, 65, 66
 — ядовитые 63
 Желтое тело 92, 158
 Желточная оболочка 157, 171
 Желточные тяжи 154, 155
 Жизненные циклы 207
 Жилкование крыла 40, 41
 Жужжальца 41
- Зависящие от плотности факторы 214, 215
 Заднегрудь 37, 38
 Заднезатылок 22, 24
 Заднезатылочный шов 22, 24
 Задний зачаток средней кишки 192
 Задняя кишка 82, 87
 Закон лимитирующих факторов 213
 Закон минимума 213
 Закон толерантности 213
 Замкнутый рабдом 136
 Замыкательный аппарат дыхалец 97
 Зародыш длинный 183
 — короткий 183
 Зародышевая полоска 174, 180
 Зародышевые листки 173
 Зародышевый пузырек 155
 Затылок 22, 23
 Затылочный шов 22, 23
 Зацепка 51, 307
 Зашёки 22, 23
 Звездчатые клетки (трахеобласты) 99
 Земперовы клетки 136
 Зигота 162
 Зоб 82
 Зона нарастания 186, 187
 — размножения и роста 150, 151
 Зональный тип перитрофической мембраны 84
 Зрительный анализатор 123
- Изоморфизмы 298
 Изотропные диски (I-диски) 110, 111
 Имагинальные диски 202
 Инвертаза 80
 Индустриальный меланизм 72, 73
 Иницианты 79
 Инозит 80
 Инсектициды фосфорорганические 59
 — хлороорганические 59
 Интегрированная защита растений 289
 Интерференция 62, 232
 Интима 97, 98

- Ирисовые клетки 136
Иррадиация возбуждения 122
- Карабоидные личинки 200, 201**
Каратиноиды 68
Карбамиды 96
Карбогидразы 81
Карбофос 95
Кардиальный клапан 82, 83, 84
Кардиальные тела 145
Кардиобласты 190, 191
Кармин 334
Карнитин 80
Каталаза 64
Катастрофические факторы 276
Каудальная система 121
Кельтан 95
К-виды 254
Клептопаразитизм 169, 239
Клинотаксис 143
Коагулоциты 91, 92
Кожистые крылья 41, 42
Коксоподиты 52
Коленчатые антенны 26, 27
Коллофор 51, 307
Колоколовидные сенсилы 124, 125
Коллюше-сосущий ротовой аппарат 32, 33, 34
Кольцевая железа 146
Комбинативные системы 294
Комиссуры 118
Комменсализм 241
Комподоидные личинки 200, 201
Конкуренция 231, 232
Коннективы 118
Консументы 257
Контактная хеморецепция 132
Космополиты 246
Костализация крыла 41
Костальная жилка 40
Копательные ноги 44, 45
Копрофаги 76, 229
Корнеагенные клетки 136
Короткий зародыш 183
Криптонемфрия 107, 108
Крипты 85, 86
Кристаллический конус 136, 137
Крыловой глазок (птеростигма) 40
Крыловые чешуйки 62
Ксерофилы 221
Ксилофаги 87, 265
К-стратиоты 254
Кубитальная жилка 40, 41
Кубышка 53, 170
Куколка 201
— ложная 201, 202
— покрытая 201, 202
— свободная 201, 202
- Кутикула 55
Кутикулиновый слой 56
Кутикулярные жабры 100, 101
Кутикулярная окраска 67
- Лабеллумы 34, 35
Лабеллярный рефлекс 133
Лабильные железы 80
Лапка 43, 44
Латеральное торможение 138
Лизоцим 91
Линочный гормон (эклизон, ЛГ) 61, 146, 147, 204, 205
Лиюцитоз 202
Липазы 80
L-нейрон 133
Лобные швы 22, 23
Ложногусеницы 51, 201
Ложноножки 51
Ложнопроволочники 200, 201
Лунные ритмы 216
Люцифераза 96
Люциферин 96
- Максимальная рождаемость 252
Мальпигиевы сосуды 106, 107, 108
Массовый эффект 230
Маточное молочко 81
Медиаторы 114
Медленный аксон 115
Медиальная жилка 40, 41
Медиальная пластинка 42
Медиальные полосы 70
Медиальный сектор 40, 41
Медовые бочки 49, 50
Межцеребральная часть 119
Мезобиливердин 68
Мезодерма 184, 185, 188
Мезокутикула 56, 57
Мезосома 19
Мезофилы 220
Меланизация 60
Меланины 68
Меланофоры 71
Мембранная гипотеза 148
Мембранная клетка 61, 62
Мембранный потенциал 113, 114
Менотаксис 143
Меронистические овариолы 154, 155
Мерокринная секреция 85, 86
Местообитание 245
Метамерия 16, 17, 18, 21
Метародопсин 136
Метасома 19
Механорецепторы 124
Микроклимат 223
Микропиллярные отверстия 157, 168
Микротипические яйца 170

Миксоцель 76, 190
Мимикрия 71, 72, 73
Миозин 111
Миофибриллы 110
Миниатюрные импульсы 138
Мирмекофилы 66, 241
Мицетоциты 93
Многолетний жизненный цикл 207
Многоножки 18, 303
Модифицирующие факторы 214, 215
Моновольтинные виды 207
Монофаги 77
Монофакториальные концепции 275
Морские пауки 18
Моторные нейроны 116
Мультиполярные нейроны 116
Мультифазная гастрюляция 184
Мускоидный хоботок 34, 35, 36
Мутуализм 240
Мышечный желудок 82, 83
Мышцы асинхронные 112, 115
— непрямого действия 39, 40
— плотноупакованные 112
— синхронные 112, 115
— трубчатые 112
— фибриллярные 112, 115
Надглоточник 28
Надглоточный ганглий 118
Наличник 23
Наружная жевательная лопастилка 28, 29
Натриевый насос 113
Нахлебничество 241
Независимые от плотности факторы 214
Нейрилема 117
Нейробласты 191
Нейрогемальные органы 145, 146
Нейроглиальные клетки 117, 146
Нейрогормон D 146
Нейрон 113, 115
Нейроны-детекторы 138
Нейроны-генералисты 135
Нейроны-специалисты 135
Нейроны тревоги 138
Нейропиль 118
Нейросекреторные клетки 145, 205
Нейросуперпозиционные глаза 137
Некрофаги 76, 229
Неотенин (ЮГ) 148
Непарный нерв 145, 146
Нелериодические факторы 215
Неправильные антенны 26, 27
Нервная бороздка 192
Нервно-мышечный комплекс 115
Нервные валики 192

Неспецифические системы возбуждения и торможения 122
Нижнегубные щупики 28, 29
Нижнечелюстные щупики 28, 29
Нижние челюсти 28, 29
Нижний зародышевый листок 184, 185
Нижняя губа 28, 29
Никотиновая кислота 80
Нитевидные антенны 26, 27
Нормальное соотношение полов 166
Нотум 37
Облигатный паразитизм 236
Обкладочная клетка 126
Обонятельный анализатор 123
Общая теория систем 298
Овариолы 152, 154
— мероистические 154
— паноистические 154
— политрофические 154
— телотрофические 154
Овуляция 158
Одиночная фаза 206
Окислительное фосфорилирование 103, 104
Оксигемоглобин 99
Олигомеризация 19
Олигофаги 76, 78
Ольфакторные стимулы 77
Ольфакторный тракт 120
Омматидии 136, 137
Оогенез 153, 154, 155
Оогонии 153, 154
Оостатический гормон 147
Оотека 170
Ооциты 154, 155
Опистогнатический тип головы 25, 26
Опистосома 19
Оптические доли 119
Орган Берлезе 168
Органогенез 173, 188
Осевой филамент 151
Основательница колонии 208, 209
Основной членик антенн 26
Остиа 89
Открытый рабдом 136
Оцеллярный центр 119
Пантофаги 77
Паразиты 76, 235
Парамеры 54
Паранотальная теория 43
Паранотум 43
Парануклеарное тело 177
Параподии 16
Парапсоидальные швы 37, 38
Партеногенез 163

- автомиктический 163
- апомиктический 163
- избирательный 163, 164
- популяционный 164
- спонтанный 163
- циклический 164
- Пассивная вентиляция трахей 99, 100
- Пассивный перенос 58
- Педогенез 164, 210
- Пектиназа 81
- Пентозный цикл 103
- Первичная бороздка 184, 185
- Первичная медиальная мезодерма 185, 189
- Первичная сегментация 21
- Первичные оогонии 153, 154
- Первичные периодические факторы 215
- Первичные половые клетки 191
- Первичные рецепторы 123
- Первичные сперматогонии 151
- Переднегрудь 37, 38
- Передний зачаток средней кишки 192
- Передняя кишка 82
- Перезаражение 239
- Перепопчатые крылья 41, 42
- Перибластула 175
- Перивисцеральные нефроциты 93
- Перикардиальный синус 76
- Перинеуральный синус 76
- Перинеирум 117
- Перилплазма 171, 178
- Перисимпатические образования 146
- Перистые антенны 26, 27
- Перитрофическая мембрана 84
- Перифаллическая группа 54
- Периферическая нервная система 121
- Пероксид водорода 64
- Пигментная окраска 67
- Пилифер 130
- Пилovidные антенны 26, 27
- Пилорический клапан 82, 87
- Пиридоксин 80
- Пиrolан 96
- Пишевод 82
- Пищевой резервуар 82, 83
- Плавательные ноги 44, 45
- Плазмоциты 91, 92
- Планидия 204
- Пластинчатые антенны 26, 27
- Пластрон 100, 101, 171
- Плейральный апофиз 39, 40
- Плейральный столбик 38, 39, 40
- Плейральный шов 38, 39
- Плейрит 37, 38, 39
- Плечевая жилка 40
- Подбородок 28, 29
- Подглоточник 28, 29
- Подглоточный ганглий 118
- Подколенный орган 126, 129
- Подощиты 91, 92
- Подподбородок 28, 29
- Подошва 51
- Подщеки 28, 29
- Поливольтинные виды 207
- Полиморфизм 206
 - кастовый 206
 - половой 206
 - сезонный 206
 - фазовый 206
 - экологический 206
- Полиспермия 168
- Полигенные хромосомы 146
- Полифаги 77
- Полифакториальные концепции 275
- Полифеноловый слой 56
- Полиэмбриония 177, 178
- Половые феромоны 134, 135, 162, 167
- Половые хромосомы 162
- Полярные (редукционные) тела 158, 159, 171, 172
- Популяционные волны 249
- Популяция 245
- Порово-трубчатая система 134
- Поровые каналы 55
- Пороги вредоносности 289
- Последствия эффект 122
- Постгенитальные сегменты 21, 50
- Постментум 28, 29
- Постнотум 37
- Потенцированный синергизм 59
- Правило Дайара 196
- Правило Пржибрама 197
- Превителлогенез 155
- Прегенитальные сегменты 21, 50
- Предлапка 45
- Прементум 28, 29
- Прескутум 37, 38
- Префолликулярные клетки 153, 154
- Придаточные железы 149, 150, 152
- Придаточные язычки 28, 29
- Прилежащие тела 121, 145
- Принцип зональной смены стаций 246, 147
- Принцип конкурентного исключения 232
- Принцип стаиальной верности 246, 247
- Прицепные ноги 44, 45
- Провентрикулус 83
- Проволочники 200, 201
- Прогнатический тип головы 25, 26
- Прогоитрин 78
- Проктодеум 184, 185

- Прокутикула 55, 56, 57
 Пролейкоциты 91, 92
 Промежуточный отдел 129
 Пронуклеус 163, 189
 Пропеллирующий полет 43
 Проподеум 47, 48
 Проприоцепторы 125
 Просома 19
 Пространственная суммация возбуждения 121, 122
 Протеазы 80
 Протокоорм 174
 Проторакальная железа 146, 147, 205
 Прототип рисунка 70
 Протоцеребральный мост 119
 Протоцеребрум 119
 Протоцефалон 19, 20
 Протофибриллы актина 111, 114
 Протофибриллы миозина 111, 114
 Прыгательная вилка 50, 307
 Прыгательные ноги 44, 45
 Пряжильные ноги 65
 Пряжильный пресс 81, 82
 Прямая кишка 82
 Псевдотрахеи 35
 Псевдоплацента 196
 Птерины 68
 Птеридины 68
 Пульсы 128
 Пуларий 201, 202
 Пуффинг 148

 Рабдом 136, 137
 Рабдомер 136
 Рабдориум 85, 86, 107
 Радиальная жилка 40, 41
 Радиальный сектор 40, 41
 Радиомедиальная жилка 40, 41
 Ракообразные 18
 r-виды 254
 Реализуемая (экологическая) рождаемость 252
 Реверсивная гипотеза 148
 Реверсия 146, 149, 224
 Регулирующие факторы 214, 215
 Регулятивное развитие 178, 179
 Резилин 56
 Ректальная ампула 88
 Ректальные железы 88
 Репелленты 79
 Репрессорная гипотеза 148
 Ретикулярные пигментные клетки 136, 137
 Ретиномоторная реакция 137
 Ретикулярные клетки 136, 137
 Ретроцеребральный комплекс 121, 145
 Рефлекторные дуги 116

 Рецепторный потенциал 123
 Рецепторы 116, 123
 — растяжения 126, 127
 Рибофлавин 80
 Роговица (хрусталик) 136, 137
 Роговые крылья 41, 42
 Роденаза 78
 Родопсин 135, 136
 Рождаемость 251
 Рострум 34
 r-стратиоты 254

 Саливарий 28, 29, 80
 Самка-полоноска 208, 209
 Самка-расселительница 208, 209
 Сапрофаги 76, 229
 Сарколема 110
 Саркомер 110
 Саркоплазма 110
 Сахарный нейрон 133
 Севин 96
 Сезонные ритмы 216
 Семенники 149, 150
 Семенные пузырьки 150
 Семенные фолликулы 150
 Семенные цисты 150
 Семязвергательный канал 150
 Семяприемник (сперматека) 158
 Семяпроводы 149, 150
 Семяпротоки 150
 Сенсиллы 124
 Сенсорные нейроны 116
 Серии импульсов 128
 Серицин 82
 Сероза 180, 181
 Симбиоз 240
 Симпатическая нервная система 120, 121
 Синаптическая щель (синапс) 114
 Синаптические пузырьки 114
 Синганглии 118, 119
 Синергисты 169
 Синигрин 78
 Синкарион 174
 Синойкия 241
 Синцефалон 17
 Система 74
 Ситостерин 79
 Склеротизация 60
 Склеротины 56
 Сколопидии 125
 Сколопс 124
 Скutelлум 37, 38
 Скутум 37, 38
 Слой Шмидта 56, 57
 Слуховой анализатор 123
 Слуховой гребень 129
 Смертность 251

- S-нейрон 133
 Собираательные ноги 44, 45
 Сожительство 241
 Соланин 78
 Солевой нейрон 133
 Соматическая мезодерма 189, 190
 Сомиты 76
 Сопротивление среды 253
 Сосущий ротовой аппарат 31, 32
 Сотрудничество 241
 Сперматиды 150
 Сперматогенез 149, 150
 Сперматогонии 151
 Сперматозоиды 151
 Сперматофоры 109, 151
 Сперматоциты I и II порядка 150
 Специфическая рождаемость 251
 Специфическая смертность 252
 Спинальный сосуд 76, 89
 Спонтанный партеногенез 163
 Среднегрудь 37, 38
 Средняя кишка 82, 84
 Стабильные факторы 276
 Стадии (возрасты) 197
 Стадная фаза 206
 Стволик 26
 Стебельчатые (грибовидные) тела 119, 120
 Стеммы 136, 140, 141
 Стенотермные виды 218
 Стенотопные виды 213, 245
 Стереотип поведения 142, 167
 Стереохимическая теория обоняния 134
 Стернит 37, 38, 39
 Стерноплейрит 38, 39
 Стигмы 24, 49, 97
 Стилоконические сенсиллы 132, 133
 Стимулянты 78
 Стоматогастрическая нервная система 120, 121, 145
 Стомодеем 184, 185
 Стридуляция 127
 Структурная окраска 67
 Субгенальный шов 22, 23
 Субгиподермальная окраска 67
 Субимаго 197, 310
 Субкокса 38, 39
 Субкоккальная теория 38, 39, 44
 Субкостальная жилка 40
 Сумма эффективных температур 218
 Суммация возбуждения 121, 122
 Суперпаразитизм 239
 Суперпауза 227
 Суперпозиционные глаза 137
 Супрессанты 79
 Суточные ритмы 216
 Сферулоциты 91, 92
 Таблицы выживания 254
 Тагматизация 19
 Таксисы 143
 Таксон 294
 Таксономический анализ 297
 Тактильный анализатор 123
 Танец пчелы-разведчицы 142
 Тарзальный рефлекс 126
 Телитокция 163
 Телотаксис 143
 Тельсон 16, 17
 Температурный анализатор 123
 Температурный оптимум 216
 Темя 22, 23
 Тенидии 97, 98
 Тенториальные ямки 23, 24
 Тенторий 23, 24, 27
 Тепловые рецепторы 131
 Тергит 37, 38, 30
 Термигофилы 66, 241
 Термолабильные процессы 219
 Территориальное поведение 231
 Тетрапиррольные пигменты 67
 Тиамин 80
 Тимбальные органы 127
 Тимпанальная мембрана 129
 Тиофос 95
 Тирозин 61, 92
 Толстостенные (вкусовые) сенсиллы 133
 Тонические сенсиллы 124
 Тонкая кишка 82
 Тонкостенные (обонятельные) сенсиллы 133
 Тонифибриллы 110
 Травматическое осеменение 168
 Трансверсальная система (Т-система) 110, 111
 Трансформация ритма возбуждения 122
 Трахеи 96—98
 Трахеобласты 98, 99
 Трахеолы 97, 98
 Трахеолярный контроль газообмена 101, 102
 Трегаллаза 90
 Трегалоза 90, 94
 Трель 128
 Трехнейронные рефлекторные дуги 116
 Триунгулин 204, 264
 Тритоцеребрум 119
 Трихлорэтаноловые производные ДДТ 95
 Трихогенная клетка 61, 62
 Трихоидная сенсилла 124
 Троглобионты 195
 Тропизмы 143

- Тропотаксис 143
 Трофаллаксис 240
 Трофические яйца 232
 Трофоциты жирового тела 93
 Трофоциты овариол 154, 155
 Трохантин 38, 39
 Трохантинная пластинка 38, 39
 Туника 153, 154
- Убиквисты 245
 Уксуснокислые производные ДДТ 95
 Умбры 70
 Униполярные нейроны 116
 Y-образный шов 37, 38
 Уратные клетки 93
- Фагоцитоз** 201
Фаза депрессии 283
 — кризиса 283
 — кульминации 283
 — подъема 283
 — продромальная 283
 — спада 283
Фазовые сенсиллы 124
Фазотонические сенсиллы 125
Фазы массового размножения 283
Фактор заднего полюса 187, 188
 — переднего полюса 187, 188
Факторы элиминации хроматина 178
Факультативное яйцеживорождение 196
Факультативные паразиты 236
Факультативные факторы 276
Фаллическая группа придатков 54
Фаллобаза 52, 54
Фарнезол 148
Фенолы 56, 168
Ферментативная камера 88
Феромоны 63, 67, 134, 135
Физические средства резистентности 94
Филамент овариолы 152, 154
Фильтрационные камеры 88
Фитопатология 4
Фитофаги 76
Флавоноиды 68
Фоботаксис 143
Фолиевая кислота 80
Форезия 241
Форцепсы 22
Фосфамид 95
Фотоизомеризация 135
Фоторецепторы 124
Фрагмы 22
Фрикционные органы 127
Фронтальный ганглий 121, 192
Фурка 22, 39, 47
- Фуродан** 96
Фусомы 155
- Хватательные ноги** 44, 45
Хвостовой филамент 51, 310
Хелицеромеры 18, 352
Хеморецепторы 124, 132, 133
Химический метод защиты растений 288
Хинон 60, 61
Хитин 55, 56
Хитиназа 55
Хитозан 55
Хищничество 235
Хлордан 95
Ходильные ноги 44, 45
Холинэстераза (ацетилхолинэстераза) 96
Холодовые рецепторы 131
Хордотональные сенсиллы 125, 126
Хорион 156, 157, 158, 171
Хроматическая адаптация 71
Хроматическое тельце 155
Хромосомное определение пола 162
- Царица** 170
Целоконические сенсиллы 131
Целом 76, 77, 188, 190
Целомодукты 20
Цементный слой 56
Центр активации 175, 180, 188
Центральная нервная система 116
Центральное тело 119
Центр дифференциации 177, 180, 188
 — дробления 174
Церки 51, 310, 322
Цефализация 19
Цибарий 28, 29
Цикл Кребса 91, 94, 103, 104
Циклодиеновые соединения 95
Циклопоидные личинки 201
Циркадные ритмы 216
Цистобласты 154, 155
Цистоциты 154, 155
- Червеобразные клетки** 91, 92
Червеобразные личинки 200, 201
Четковидные антенны 26, 27
Численная реакция 230
Чистая величина репродукции (R_0) 254, 256
- Шпоры** 61
- Щеки** 22, 23
Щетинковидная антенна 26, 27
Щетинконосная антенна 26, 27
Щелчки 128

- Эвритермные виды 218
Эвритопные виды 245
Эдафон 229
Эдеагус 52, 54
Экдизис 57, 60
Экдизон (ЛГ) 61, 146, 147, 204, 205
Экзокутикула 55, 56, 57
Экзувий 60
Экологическая валентность 213
Экологическая ниша 233, 234
Экологическая сукцессия (замещение) 262
Эксплуатация 232
Экстерна 70
Эктодерма 184, 191
Эктопаразитизм 237
Элиминация хроматина 178
Эмбрионизация развития 195, 196
Эмподий 45
Эндемики 246
Эндокутикула 55, 56, 57
Эндопаразитизм 237
Эндрин 95
Эноцитойды 91, 92
Эноциты 56, 57, 60, 91, 92
Энтодерма 184, 192, 193
- Энтомология 4
Энуклеированные яйца 179
Эпикраниальный шов 22, 23
Эпикраниум 22, 23, 25
Эпимера 38, 39
Эпистерна 38, 39
Эпистомальный шов 22, 23
Эпифаринкс 27, 28
Эстеразы 95
Эффективная репродуктивная величина популяции 251
Эффект группы 230
Эффекторы 116
Эффект Цилера 58
- Ювабион 148
Ювенильный гормон (ЮГ) 146, 147, 204, 205
Ювеноиды 148
Югальная жилка 40, 41
- Язычки 29
Яичники 153
Яйцеклад 53
Яйцекладные пластинки 52, 53
Яйцекладные створки 52, 53

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ

- Acherontia atropos* L. 127
Achorutes armatus Tullb. 307
 — *muscorum* Tullb. 96, 307
Acronycta rumicis L. 225
Acyrtosiphon pisi Kalt. 210, 223
Adelphocoris lineolatus Goez. 335
Adoxophytes sp. 224
Aedes aegypti L. 93, 132
Aeschna umbrosa L. 216
Aglais urticae L. 218
Agriotes lineatus L. 229
 — *obscurus* L. 229
Agrotis segetum Schiff. 219, 246
Anacanthotermes ahngerianus Jacob. 185, 186
Anastatus disparis Fonsk. 165
Anax imperator Leach. 221
Andrena chylismia L. 235
 — *rozeni* Kby. 235
Anisoplia austriaca L. 132, 229
 — *segetum* Hbst. 246
Anopheles freeborni Zt. 149
 — *maculipennis* Mg. 156
 — *quadrifasciatus* Mg. 90
Antheraea pernyi G.—M. 109, 216
 — *polyphemus* L. 134
Anthonomus pomorum L. 170, 281
 — *rubi* Hbst. 170, 275, 281
Anurida maritima Hrbst. 307
Aonidiella auranti Scop. 169
Apamea sordida Bkh. 286
Apanteles glomeratus L. 239
Aphaereta pallipes St. 237
 Aphelinidae 165
Aphelinus spp. 166
 Aphididae 208
Aphis fabae Scop. 240, 333
 — *pomi* Deg. 219, 333
Aphidius chrysomphagus Zt. 234
 — *howillii* Hbst. 231
Aphytis lingnanensis Kyz. 234
 — *melinus* Br. 169, 234
 Apocrita 49
Aporia crataegi L. 140
 Arthropoda 14
 Articulata 14
Aradus cinnamomeus Panz. 335
Arixenia sp. 324
Asecodes albitarsus Walker 239
Atemeles sp. 240
Bacillus rossi L. 164
Bathyplectes curculionis Sm. 239
 Bilateria 14
Biston betularia L. 72
Blabera sp. 314
Blastophaga psenes L. 242
Blastophagus piniperda L. 246
Blatta orientalis L. 218, 314
Blattella germanica L. 88, 218, 314
 Bolitophilidae 96
 Bombyliidae 204
Bombyx mori L. 79, 135, 145, 163, 219
Brachinus sp. 64
Brachistes sp. 238
Bracon cephi L. 90
 — *juglandis* L. 237
Brevicorine brassicae L. 208, 333
Calandra (Sitophilus) oryzae L. 299
Calligypona striatella Fall. 330
Callima sp. 72, 74
Callyrhytis sp. 208
 Campodea 201, 308
Campoletis sp. 165
 Capnia 318
 Carabidae 201
Carabus violaceus L. 155
Carausius morosus Br. 72, 185, 321
Catalpa lanigera L. 221
Cerura vinula L. 64, 72
Chironomus sp. 178
 Chloropidae 351
Choristoneura firmiferana Hbn. 299
Chrysomela sp. 196
Chrysolina sp. 134
Chrysopa sp. 194, 341
Cicadella viridis L. 330
Cimex lectularius L. 335
Cloeon dipterum L. 311
Coccinella septempunctata L. 333
 Coccinellidae 68
Coenagrion resolutum Ken. 234
Coleindamyia auditrix L. 169
 Collembola 109, 307
 Coprinae 169
Cryptocercus relictus B.-Bien. 314
Ctenolepisma lineata F. 88
 Cyclops 201

- Dahlebo minus fuscipennis* Hbst. 166
 — sp. 165
 Danaidae 74
Delta antiqua L. 351
Dendroctonus 167
Dendrolimus superans sibiricus Tschtv. 283
Dermatobia hominis L. 169
Dialeurodes citri R. How. 331
Diaspidiotus pemiciosus Cornst. 166, 334
Dibrachys boucheanus Bouch. 239
 Diptura 201, 308
Doclostaurus maroccanus Thnb. 286
 Drilidae 96
Drosophila melanogaster Mg. 149, 218—220
 — *persimilis* Dobzh. 298, 299
 — *pseudoobscura* Fr. 298, 299
Dynastes hercules L. 337
- Ectobius lapponicus* L. 313
 Elateridae 96
Embia tartara Sauss. 320
Empusa pennicornis Pall. 315
Enallagma boreale Charp. 234
 Endopterygota 204
Eosentomon transitorum Berl. 307
Ephemera vulgata L. 311
Ephesia kuhniella Zell. 221, 237
Ephydra cinerea Flln. 90
Epiophlebia 188
Erromenus sp. 238
 Erythralis 140
 Eucaryota 14
Eurydema ornata L. 71
Eurygaster integriceps Put. 85, 86, 165,
 221, 287, 335
Euscelis 186, 187
Exenterus sp. 204, 238
 Exopterygota 204
- Forficula auricularia* L. 324
 — *tomis* Kol. 324
Formica cinerea Mayr. 240
 — *rufa* L. 218, 241
 — *rufibarbis* F. 240
 — *sanguinea* Latr. 240
Formicoxenus 241
Fulgora lauternaria Rib. 96
- Galloisiana* sp. 321
Gastrophilus intestinalis DeG. 246
Glossina palpalis L. 85, 350
Gonopteryx rhamni L. 140
Grapholitha molesta Busk. 225
Grylloblattina djakonovi B.-Bien. 321
- Haploembia solieri* Ramb. 320
Haplothrips tritici Kurd. 286
Hemimerus 324
 Hemimetabola 204
- Heteropeza pygmaea* L. 164, 210
Homoiosoma nebulella Hb. 244
Hyalestes 330
Hyalophora cecropia L. 99, 109, 115
Hydropsyche instabilis Curt. 345
Hylema antiqua Mg. 237
Hypera brunneipennis Cap. 239
 — *posticatae curculionis* Sm. 239
 — *postica* Schrank. 239
 Hypogastruridae 229
- Icerya purchasi* Mask. 77, 289
 Ichneumonidae 165
Ichnosterna sp. 290
 Insecta 14
Iris polystictica F.-W. 315
Isophya 131
Isotoma notabilis Hbst. 229
 — *oliacea* L. 229
- Laccifer lacca* Kerr. 167, 334
Lachesilla pedimearia L. 326
 Lampyridae 96
Lampyrus noctiluca L. 146
Lasius niger L. 240
Leptinotarsa decemlineata Say. 68, 219, 221
 — *juncta* Say. 235
Leptothorax nassonovi R. 286
Limnophilus vittatus F. 345
Liposcelis divinatorius Mull. 326
 Litomastix 177
Locusta migratoria L. 145, 299
Lomechusa 240
Loxostege sticticalis L. 220
Lucanus cervus L. 206, 246
Lucilia bufonivora Mg. 350
 — *serricata* Mg. 218, 220
Lycaena argus L. 240
 — *phylaens damio* Hb. 71
- Machilis* 180
Macroglossa predicta W. 242
Magicerca septendecim L. 207, 329
Mamestra brassicae L. 254
Mantis religiosa L. 126, 315
Mayetiola destructor Say. 287, 351
Magarhyssa atrata Scop. 233
 — *greeni* Br. 232
 — *macrurus* Br. 232
Melanoplus mexicanus L. 217
Melasoma populi L. 246
 — *tremulae* F. 246
Melolontha hippocostani F. 246
 — *melolontha* L. 231
 Meloidae 204
Menopon gallinae L. 327
Meromyza saltatrix L. 220
Mesoleius tenthrediniae Ten. 239
Mesovelia sp. 334

- Metazoa 14
Moraba virgo Zg. 164
Morpho 67, 69
Musca domestica L. 147, 219, 220, 236

Nasonia vitropennis L. 165, 231, 236
Nemoura cinerea Retz. 318
— *variegata* Morti. 318
Necrophorus sp. 135
Neodiprion sertifer Geoffr. 167
Nygnia phaerorhoea L. 217

Ocneria dispar L. 165, 217
Oecophylla 65, 66
Oedipoda coeruleascens L. 72
Oncopeltus fasciatus L. 72, 132
Orgyia dubia Tausch. 165
Oryzaephilus surinamensis L. 233
Oscinella frit L. 287, 351
Ostrinia nubilalis Hb. 169, 217

Palingenia stiblongicaudata Tscher. 311
Panorpa coronnmis L. 344
— *germanica* L. 344
Papilio dardanus L. 74, 75
— *trouilus* L. 140
 Paussidae 66, 240
Pactinophora gossypiella St. 224
Pediculus humanis L. 217
Perillus bioculatus Sauss. 68
Periplaneta americana L. 88, 103, 109,
 131, 146, 149
Periplaneta australasiae L. 88
Perla 318
Petrobius 180
Phaenicia serricata Zt. 231
 Phengolidae 96
Phormia regina Mg. 135
Phryganea grandis L. 345
Phthirus pubis L. 328
Phyllium 73, 74
Phyllotreta crucifera F. 235
— *striolata* Curt. 235
 Pieridae 78
Pieris brassicae L. 78, 140, 168
— *rapae* L. 239
— *turionellae* Zt. 239
Pimpla 165
Pissodes piceae Ill. 238
Platychemis 177—178
 Platyuridae 96
Plutella maculipennis Curt. 78, 219
Podura aquatica L. 307
Polyargus rufescens L. 240
Polymerus cognatus Fieb. 335
Polyphylla fullo L. 229
Popillia japonica L. 165
Porphyrophora hameli L. 334
Prestwichia 193

Pristiphora erichsoni Lep. 239
Protoparce sexta L. 78
 Psammodettix 330
 Pselaphidae 240
Psylla mail Schm. 330
— *pyri* Frst. 330
Pycnoscelus surinamensis L. 314
Pyrameis atalanta L. 133
 Pyrrhocoridae 68
Pyrrhocoris apterus L. 63, 148, 219

Raphidia flavipes Stein 342
— *ophiopsis* L. 342
Rhizopertha dominica F. 231
Rhodnius prolixus St. 45, 108, 109, 132, 147
Rodolia cardinalis Muls. 77, 289

 Satyridae 68
Scarabaeus sacer L. 231
Schistocerca gregaria Forsk. 68, 87, 91,
 109, 218
Schizaphis gramma Rond. 333
Sialis lutaria L. 343
Sitophilus granaria L. 219, 221
— *oryzae* L. 221, 231
Sphrodomantis 197
 Staphilinidae 240
Stephanitis pyri F. 335

 Telenomidae 166
Tenebrio molitor L. 80, 139, 224, 247
Termobia domestica L. 197
Termitoxenia 195
Tiphia popillivora Zt. 165
Tinea granella L. 229
Tineola biselliella L. 221
Tortrix viridana L. 279
Tremex columba Panz. 232
Trialeurodes vaporariorum Westw. 331
Triatoma 132
Tribolium castaneum L. 233
— *confusum* Duv. 231, 233, 252
Trichodectes bovis L. 327
Trogium pulsatorium L. 326
Typhlocyba rosae L. 330

Urania 69

Vermipsylla alacurt Schimk. 349
Viteus vitifolii Fitch. 332

Wachtliella 178
Wohlfartia magnifica Mg. 351

Xenopsylla cheopis L. 349
Xylocopa 170

Zabrus tenebrioides Goeze 287
 Zoa 14

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие</i>	3
ВВЕДЕНИЕ	4
Предмет и проблемы энтомологии.....	4
Значение и своеобразие насекомых.....	5
Развитие энтомологии в России.....	6
Основные разделы энтомологии.....	11
Положение насекомых в системе органического мира.....	14
МОРФОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ	20
План строения насекомых.....	20
Голова и ее придатки.....	22
Разнообразие ротовых аппаратов.....	30
Грудной отдел и его придатки.....	37
Видоизменения грудного отдела.....	46
Брюшко и его придатки.....	49
Покровы тела и их производные.....	54
Окраска тела.....	67
АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ	76
Метаболизм насекомых.....	76
Полость тела.....	76
Питание и переваривание пищи.....	76
Распределительные системы и метаболизм.....	89
Некоторые аспекты метаболизма жирового тела.....	94
Дыхание и газообмен.....	96
Выведение конечных продуктов метаболизма.....	105
Нервно-мышечная активность насекомых.....	109
Нервная деятельность насекомых.....	116
Нервная система.....	116
Рецепция и поведение насекомых.....	123
Эндокринная система.....	145
Морфофункциональные основы размножения насекомых.....	149
БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ	162
Биология размножения.....	162
Биология развития.....	170
ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ	211
Вводные замечания.....	211
Климатические факторы.....	215
Микроклимат и регуляция жизненных циклов.....	223
Гидроэдафические факторы.....	227
Биотические факторы.....	230
Свойства популяции насекомых.....	245
Насекомые в экосистеме.....	257
Жизненная схема видов и классификация биоценологических связей.....	260
Факторы динамики численности популяций.....	274
Насекомые в агроценозе.....	284
СИСТЕМАТИКА	294

Классификация и филогения	294
Многоножки	303
Обзор отрядов насекомых	306
Протуры, или бессяжковые (Protura)	306
Ногохвостки (Collembola, или Podura)	307
Двухвостки (Diplura)	308
Щетинохвостки (Thysanura)	309
Поденки (Ephemeroptera)	310
Стрекозы (Odonata, или Odonatoptera)	311
Таракановые (Blattodea, или Blattoptera)	313
Богомолы (Mantodea, или Manteoptera)	314
Термиты (Isoptera)	315
Веснянки (Plecoptera)	317
Эмбии (Embioidea, или Embioptera)	319
Гриллоблаттиды (Grylloblattodea, или Grylloblattaria, Notoptera)	320
Палочники, или привиденевые (Phasmodea, или Phasmida, или Phasmatodea, или Phasmatoptera)	321
Прямокрылые (Orthoptera, или Saltatoria)	322
Уховертки, или кожистокрылые (Dermaptera)	323
Зораптеры (Zoraptera)	324
Сеноеды (Coreognatha, или Psocoptera, или Corrodentia)	325
Пухоеды (Coreognatha, или Mallophaga)	326
Вши (Anoplura, или Siphunculata)	328
Равнокрылые (Homoptera)	328
Клопы, или полужестkokрылые (Heteroptera, или Hemiptera)	334
Трипсы, или бахромчатокрылые, или пузыреногие (Thysanoptera, или Physaroda)	336
Жуки, или жестkokрылые (Coleoptera)	337
Веерокрылые (Strepsiptera)	339
Сетчатокрылые (Neuroptera, или Planipennia)	340
Верблюдки (Raphidioptera)	341
Вислокрылки, или большекрылые (Megaloptera)	342
Скорпионозные мухи (Mecoptera)	343
Ручейники, или волосистокрылые (Trichoptera)	344
Чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera)	345
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	347
Блохи (Aphaniptera, или Siphonaptera)	348
Двукрылые (Diptera)	349
Другие группы беспозвоночных, вредящих растениям	351
Нематоды	351
Хелицероносцы	352
Моллюски	356
<i>Литература</i>	358
<i>Предметный указатель основных терминов</i>	359
<i>Указатель латинских названий насекомых</i>	368

Учебное издание

Захваткин Юрий Алексеевич

КУРС ОБЩЕЙ ЭНТОМОЛОГИИ

Учебник для вузов

Художественный редактор *В. А. Чуракова*
Технические редакторы *Л. М. Беллева, Н. Н. Зиновьева*
Корректор *Казакова М. Ф.*
Операторы-графики *Иванов М. М., Иванов С. В.*

Лицензия № 010159 от 06.03.97 г.
Сдано в набор 21.01.2001. Подписано в печать 23.03.2001.
Формат 60×88¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Гарнитура
Ньютон. Печать офсетная. Усл. печ. л. 23,03.
Уч.-изд. л. 25,97. Изд. № 072.
Тираж 3000 экз. Заказ 2738 «С» № 022.

Федеральное государственное ордена
Трудового Красного Знамени унитарное предприятие
«Издательство «Колос», 107996, ГСП-6, Москва, Б-78,
ул. Садовая-Спасская, 18.

Типография ОАО «Внешторгиздат»,
127576, Москва, Илимская, 7.

ISBN 5-10-003598-6



9 785100 035985