

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии

С.И. Денисова

ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

(покровы, питание, выделение, дыхание)

Курс лекций

В 2 ЧАСТЯХ

Часть 1

Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2014

УДК 595.7:591.1(075.8)

ББК 28.691.89я73

Д33

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 6 от 25.06.2014 г.

Автор: доцент кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук **С.И. Денисова**

Рецензент:

проректор по научной работе ВГУ имени П.М. Машерова,
доктор биологических наук, профессор *И.М. Прищепя*

Денисова, С.И.

Д33 Физиология насекомых (покровы, питание, выделение, дыхание) : курс лекций : в 2 ч. / С.И. Денисова. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2014. – Ч. 1. – 56 с.

В данном учебном издании рассматриваются строение и функции покровных тканей органов дыхания, пищеварения, выделения, кровеносной системы, жирового тела, нервной системы и органов чувств, гормональной системы, органов размножения и передвижения у насекомых.

Предназначено для студентов 4 курса биологического факультета.

УДК 595.7:591.1(075.8)

ББК 28.691.89я73

© Денисова С.И., 2014

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Тема 1. СТРОЕНИЕ, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОКРАСКА ПОКРОВОВ	6
Тема 2. ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ И ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ	12
Тема 3. ПИТАНИЕ И СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА	17
Тема 4. ПЕРЕВАРИВАНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ ПИЩИ НАСЕКОМЫМИ	24
Тема 5. ПОТРЕБНОСТИ НАСЕКОМОГО В ХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТАХ ПИЩИ	28
Тема 6. ВЫДЕЛЕНИЕ	34
Тема 7. ДЫХАНИЕ НАСЕКОМЫХ	42
Тема 8. РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ, ОБЩИЙ, ОСНОВНОЙ И ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ГАЗООБМЕН	46
ЛИТЕРАТУРА	56

ВВЕДЕНИЕ

1. Краткая история развития физиологии насекомых

В первой четверти 20 столетия были созданы необходимые предпосылки для объяснения назначения и принципов работы выявленных морфологических структур насекомых. Это работы академика Заварзина и академика Орбели. Они составили теоретический базис для научного сопоставления функциональной организации насекомых и высших позвоночных. К середине 30-х годов XX века физиологическое направление превратилось в полноправный раздел энтомологии, наряду с морфологией, анатомией, экологией и систематикой насекомых. Но особенно бурное и всестороннее развитие физиология насекомых получила в послевоенные годы, когда были осознаны ее важнейшие прикладные задачи, и наглядно выявилась связь с развитием фундаментальных направлений биологической науки. Большие успехи были достигнуты в изучении гормонов, органов чувств и нервной системы насекомых.

Для развития физиологии насекомых в 50–70-годы наиболее важное значение имели фундаментальные исследования по физиологии нервной системы – это Воскресенская и Мандельштам; нейрофизиологии полета – Свидерский; физиологии зрения – Мозохин-Поршняков, Грибакин, Францевич; физиологии слуха – Жантиев; хеморецепции – Елизаров. Некоторые биохимические аспекты физиологических процессов у насекомых изучал Филипович. Академик Гиляров (1970) сформулировал эволюционные представления о переходе членистоногих к наземному образу жизни, что дало новое освещение многим физиологическим особенностям этой самой обширной группы беспозвоночных. В 80-годах появились научные монографии и учебники выдающихся физиологов профессора Тыщенко и профессора Мозохина-Поршнякова. В связи с развалом СССР наступил застой в физиологических исследованиях насекомых. Учитывая, что Советский Союз занимал ведущее положение в создании и развитии физиологии насекомых, за рубежом нет значительных фундаментальных работ по физиологии насекомых такого уровня, как в Советском Союзе. В настоящее время интерес к глубокому изучению физиологических процессов у насекомых возрождается во всем мире и каждый учебник по энтомологии имеет физиологический раздел.

2. Предмет и задачи физиологии насекомых

Что изучает физиология насекомых? Физиология насекомых – это наука о принципах функциональной организации систем органов и тканей насекомых. *Предметом* физиологии насекомых является исследование назначения морфологических структур, их работы и функций в организме. Сочетание морфологических и физиологических исследований составляет необходимую предпосылку плодотворного развития современной энтомологии. Основная задача физиологической науки заключается в выявлении

механизмов, определяющих и объединяющих работу органов и тканевых систем. *Прикладными задачами* физиологии насекомых на современном этапе является:

1. Исследование механизмов действия инсектицидов;
2. Обоснование научных принципов шелководства и пчеловодства;
3. Изучение механизмов действия гормональных аналогов, обладающих строго избирательным действием по отношению к определенным вредителям.
4. Исследование питания насекомых для поиска антифидантов – веществ подавляющих пищевые реакции насекомых;
5. Выяснение химической природы и механизма действия половых феромонов для контроля численности полезных и вредных насекомых.

3. Связь с другими научными дисциплинами

При решении этих задач физиология насекомых вступает во взаимодействие с общей и сравнительной физиологией животных и человека. Насекомые используются в качестве объектов для решения некоторых сложных вопросов общей и сравнительной физиологии. Изучение насекомых представляет большой интерес для биологической кибернетики и бионики. С первых лет существования физиология насекомых координируется с прикладной энтомологией, с защитой растений, с биохимией, химией, физикой. С последними науками координация осуществляется при изучении покровов насекомых, процессов пищеварения, работы сенсорных систем.

4. Значение физиологических исследований в энтомологии

Физиологические исследования насекомых в первую очередь имеют огромное значение в повышении эффективности разнообразных средств борьбы с вредными насекомыми и клещами. Во-вторых, в создании новых, эффективных и экологически безопасных методов борьбы с вредными насекомыми и клещами. В-третьих, в создании искусственных питательных сред, методов разведения и промышленного культивирования насекомых, необходимых для решения задач биотехнологии, генетики, а также для массового получения энтомофагов, патогенных микроорганизмов, используемых в биологической борьбе с вредителями.

ТЕМА 1. СТРОЕНИЕ, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОКРАСКА ПОКРОВОВ

1. Строение покровов

Покровы насекомых состоят из двух разнородных образований:

- живых клеток эпидермиса;
- мертвой неклеточной кутикулы – продукта выделения клеток эпидермиса.

Базальная мембрана подстилает эпидермис снизу и отграничивает его от гемолимфы. Базальная мембрана неклеточная структура, это продукт выделения клеток крови насекомых – гемоцитов, т.е. она имеет мезодермальное происхождение, хотя и входит в состав эктодермальных покровов. Эпидермис состоит из непрерывного ряда столбчатых клеток с крупными ядрами, он иначе называется *гиподерма*. Сверху гиподерма покрыта кутикулой, снизу подстилается базальной мембраной. Клетки гиподермы одноядерны, имеют на поверхности многочисленные ворсинки и нередко преобразуются либо в кожные железы, либо в *эоциты* – это крупные полиплоидные специализированные секреторные клетки, либо в *сенсиллы* – специализированные клетки гиподермы, заканчивающиеся чувствительными волосками. Выделения кожных желез могут участвовать в растворении и формировании кутикулы, но нередко они не имеют отношения к функциям покровных тканей, а используются насекомыми в качестве производителей строительного материала, отпугивающих и привлекающих веществ.

Кутикула образует наружный скелет, покрывающий все тело. Она подразделяется на два основных слоя. Толстый внутренний – *прокутикула*, тонкий наружный – *эпикутикула*. Прокутикула отличается высоким содержанием воды (до 30–40%) и состоит из белков связанных с хитином. Эпикутикула лишена хитина. В световом микроскопе она выявляется как полупрозрачная поверхностная линия толщиной от одного до нескольких микрометров. Прокутикула проницаема для воды и выполняет в основном функцию механической защиты тканей и клеток. Эпикутикула непроницаема для воды и выполняет функцию защиты от высыхания. Степень развития эпикутикулы зависит от местообитания насекомого. Крылатые насекомые имеют сплошной слой эпикутикулы. Личинки насекомых ведущих открытый наземный образ жизни, также имеют сплошную эпикутикулу. Личинки, живущие в воде, в почве, в древесине и других влажных субстратах, где исключена возможность быстрой потери воды в результате испарения, как правило, лишены эпикутикулы. Например, у личинок комаров-долгоножек живущих в почве нет эпикутикулы, у личинок жуков-щелкунов она исчезает на значительной площади тела. У личинок стрекоз на спинной стороне сегментов эпикутикула сохраняется, что позволяет личинкам стрекоз обитать во временных и пересыхающих водоемах.

2. Кутикулярные слои

Про- и эпикутикула подразделяются на вторичные слои. Прокутикула делится на примыкающую к эпидермису мягкую эндокутикулу и более прочную экзокутикулу, расположенную над эндокутикулой. Эндокутикула состоит из полимерных молекул хитино-протеинового комплекса. Они образуют слои составленные из тончайших пластинок ламелл. Пластинчатая структура эндокутикулы обусловлена ритмической активностью клеток эпидермиса, которые выделяют кутикулярные ламеллы. В области экзокутикулы хитино-протеиновые молекулы стабилизируются хинонами и пропитываются пигментами. Эндокутикула эластична и прозрачна. Экзокутикула уступает по толщине эндокутикуле, особенно прочна и непрозрачна. Между экзо- и эндокутикулой иногда выделяют промежуточную зону слабо пигментированной, но стабилизированной и гомогенной мезокутикулы. Вся прокутикула снизу доверху пронизана многочисленными поровыми канальцами, которые начинаются от эпидермиса и обеспечивают связь с наружной поверхностью покровов. Внутри поровых канальцев проходят нитевидные отростки эпидермальных клеток. Например, у личинок мух каждая клетка связана с 50–70 канальцами, и их общее число достигает 15000 на 1мм² покровов.

Функция поровых канальцев – участие в синтезе и транспортировке веществ формирующих эпикутикулу.

Четыре вторичных слоя эпикутикулы:

1-й слой – самый внутренний протеиновый слой, примыкающий к экзокутикуле. Он продуцируется клетками гиподермы и эпидермальными энтоцитами (железистыми клетками). Верхняя часть протеинового слоя эпикутикулы состоит из задубленного хинонами липопротеина – кутикулина и называется кутикулиновая пластинка. Внутренняя часть протеинового слоя более плотная, гомогенная и более толстая, чем кутикулиновая пластинка. Протеиновый слой обладает высокой проницаемостью. В протеиновом слое наряду с белками содержатся полифенолы и дифенолы. Они принимают участие в затвердевании и окрашивании кутикулы. В светлых, неотвердевших покровах только что перелинявших насекомых фенольные соединения изливаются на поверхность кутикулиновой пластинки и образуют полужидкий полифеноловый 2-й слой. Но этот слой существует недолго и после линьки исчезает. Над белками и полифенолами располагается 3-й слой – восковой. Воска синтезируются в самой эпикутикуле из водорастворимых предшественников воска, которые выделяются эпидермальными клетками и достигают поверхности либо через поровые канальцы, либо диффузией через прокутикулу. Восковой слой играет роль барьера защищающего насекомое от потерь воды. 4-й слой цементный. Он покрывает сверху восковой слой и состоит из лакоподобных веществ, которые выделяются кожными железами и, через поровые канальцы, поступает наверх. Цементный слой обеспечивает механическую защиту легко повреждаемого, мягкого воскового слоя.

3. Эпидермис и формирование кутикулы

Одна из самых важных функций эпидермиса – секреторная функция.

Эпидермальные клетки выделяют ферменты, разрушающие старую кутикулу, всасывают продукты разрушения, синтезируют химические вещества новой кутикулы. Эпидермальные клетки определяют пространственную ориентацию шипов, щетинок, волосков, чешуек, ребрышек, морщинок, точек и борозд, создающих характерную микроскульптуру покровов насекомых.

Перед началом линьки эпидермальные клетки увеличиваются в размерах и приступают к митотическому делению. Начинается отслаивание кутикулы от эпидермиса и появляется свободное пространство между клетками и кутикулой. В это пространство выливается экзувиальная жидкость, которая выделяется кожными железами. В экзувиальной жидкости содержатся ферменты, растворяющие белки и хитин старой прокутикулы, но нет ферментов растворяющих липиды и липопротеины эпикутикулы. Во время линьки разрушается лишь прокутикула, а эпикутикула формирует экзувиальную шкурку, которая сбрасывается насекомыми. Ферменты, растворяющие прокутикулу, вначале неактивны и становятся активными после образования протеинового слоя новой эпикутикулы. Одновременно с выделением экзувиальной жидкости эпидермальные клетки начинают формирование новой кутикулы. Вначале продуцируется эпикутикула в виде тонкой пленки гладкой, или сильно складчатой. Затем образуется прокутикула, синтез белка и хитина осуществляется вокруг нитевидных выростов эпидермальных клеток. Новая кутикула отделена от старой тонкой экзувиальной мембраной. Она состоит из липопротеинов с высоким содержанием стероидов. Эта мембрана отличается высокой устойчивостью к действию экзувиальной жидкости. Она препятствует растворению новой кутикулы. Сбрасывание экзувия или экзувиальной шкурки происходит только тогда, когда процесс отложения новых слоев кутикулы в основном заканчивается. При этом старая кутикула трескается в строго определенных местах на голове и груди.

После сбрасывания экзувия молодая кутикула затвердевает и окрашивается под влиянием атмосферного кислорода. Секреторная функция эпидермиса проявляется и при заживлении ран на покровах. Вначале появляется ложная соединительная ткань. Она формируется клетками гемолимфы и жирового тела, и как подушка закупоривает рану. Затем по мере восстановления эпидермиса эта ткань исчезает и начинается формирование новой кутикулы, которое происходит также как при линьке.

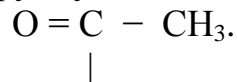
4. Химический состав кутикулы

Кутикула насекомых построена в основном из органических веществ, неорганических веществ в кутикуле меньше 1% ее сухой массы. Наиболее важные органические соединения – хитин, белки, липиды, фенолы.

Хитин – составляет от одной трети до половины всего сухого материала кутикулы; совместно с белками он формирует основную часть на-

ружного скелета членистоногих. Хитин – белый порошок, который в ультрафиолетовом цвете дает голубую флуоресценцию. Он нерастворим в воде, щелочах и органических растворителях, но растворяется в крепких минеральных кислотах. В концентрированных растворах солей превращается в коллоидную массу. При нагревании его с едким калием образуется *хитозан*, который легко растворяется даже в сильно разбавленных кислотах.

По химической природе хитин высокомолекулярный полисахарид, который напоминает гликоген или целлюлозу, но в отличие от этих соединений содержит аминогруппу NH – связанную с ацетильной группой



Полное химическое название хитина – поли-N-ацетил- α -глюкозамин.

В природных условиях разрушение хитина осуществляется почвенными бактериями, грибами, почвенными простейшими, наземными брюхоногими моллюсками и самими насекомыми. Все они выделяют фермент – *хитиназу*, поэтому в природе хитин не накапливается. В кутикуле членистоногих молекулярные цепочки хитина объединяются в строго организованные нитчатые или пластинчатые молекулы. Природа сил удерживающих такие длинные молекулы хитина в обособленных кристаллических мицеллах изучена недостаточно. Вероятно, в формировании крупных фибрилл из отдельных молекул хитина принимают участие водородные связи.

Белки – составляют от одной четверти до половины сухого материала кутикулы членистоногих. Кутикулярные белки делятся на две фракции:

1. растворимая в воде или артроподин;
2. нерастворимая в воде – комплекс белков, из которых выделяются основные – резилин и кутикулин.

Артроподин в соединении с хитином составляет наиболее характерный компонент прокутикулы.

Резилин сходен с каучуком, отличается только отсутствием текучести. Этот белок накапливается в наиболее эластичных участках покровов, например, в крыловых сочленениях. Он создает необходимую гибкость и растяжимость кутикулы при работе крыла.

Кутикулин входит в состав эпикутикулы (протеиновый слой – кутикулиновая пластика)

Липиды – сосредоточены главным образом в восковом слое эпикутикулы. В составе кутикулярных липидов обнаружены свободные жирные кислоты, эфиры жирных кислот, углеводороды, диоловые спирты, стерины. У разных насекомых восковой слой эпикутикулы формируется различными липидами. Дезаминированные и азотсодержащие фенолы, входящие в состав кутикулы синтезируются из тирозина и его производного дигидрооксифенилаланина.

5. Склеротизация кутикулы

Только что сформировавшаяся кутикула мягка и бесцветна. Ее за-

твердевание – склеротизация, тесно связано с окрашиванием – пигментацией. В результате склеротизации гибкая и податливая кутикула затвердевает и превращается в прочный каркас, одевающий тело насекомого. Прочность кутикуле насекомых придают белки связанные с хитином. Они превращаются в особо прочные, утратившие растяжимость и гибкость белки – склеротины. Склеротизация кутикулы – это процесс формирования склеротинов. Вещества, вызывающие затверждение кутикулы называются склеротизирующими агентами. В состав этих веществ обязательно входит бензольное кольцо. За счет таких колец формируются поперечные мостики между цепочками кутикулярных белков. Между молекулярными цепочками склеротина создаются поперечные связи. В результате создается сплошная, прочно *сшитая* кутикулярная структура. Кроме того, полимерные молекулы склеротизирующего агента заполняют пустоты между белками и мицеллами хитина и стабилизируют кутикулу в механическом отношении. Основные склеротизирующие агенты – это азотсодержащие хиноны, которые синтезируются эпидермальными клетками из тирозина под воздействием специального гормона – *бурсикона*. Бурсикон у тараканов, например, вырабатывается нейросекреторными клетками брюшных участков нервной системы. Установлено, что бурсикон начинает выделяться у таракана вскоре после сбрасывания экзувильной шкурки и через 1,5 часа содержание бурсикона в гемолимфе тараканов достигает максимума.

6. Окраска и пигменты покровов

Различают структурную и пигментную окраски насекомых.

Структурная окраска покровов связана с особенностями микроскопического строения кутикулы, которая создает эффекты интерференции, дифракции и рассеивания света. Структурная окраска обнаруживается не у всех насекомых, она более свойственна тропическим жукам и бабочкам.

Пигментная окраска создается красящими веществами – пигментами. Они могут откладываться в экзокутикуле – это кутикулярная окраска; могут существовать в виде гранул в клетках эпидермиса – эпидермальная окраска; если находятся в гемолимфе, жировом теле и кишечнике – это субэпидермальная окраска. По химической природе пигменты делятся на две группы:

- безазотистые пигменты – насекомые получают их из растительной пищи;
- азотсодержащие пигменты – синтезируются самими насекомыми.

К безазотистым пигментам относятся:

1. Каротиноиды. Они сходны с жирами. К каротиноидам относятся каротины – оранжево-желтые, ксантофиллы – красные. В организме насекомого каротиноиды могут вступать в соединения с белками и образовывать сложные красящие вещества – каротинальбумины – красного или голубого цвета в зависимости от природы белка.

2. Флавоноиды – насекомые получают их из растительной пищи. Окраска – коричнево-желтая. У бабочек-сатирид окраска крыльев определя-

ется флавоноидами. Например, желтый пигмент трицин присутствует в наиболее высокой концентрации в крыльях сатирид.

3. Антрахиноны – широко распространены у насекомых, особенно у равнокрылых. Синтезируются самими насекомыми. Пример антрахинона – карминовая кислота. Ярко-красного цвета, раньше добывалась из жирового тела кошенили и использовалась как натуральный краситель. Антрахиноны накапливаются в жировом теле и гемолимфе насекомых и имеет красную окраску.

К азотсодержащим пигментам относятся:

1. Птерины. Радикалы R_1 и R_2 в молекуле птерина могут быть представленными разными группировками атомов. От этого зависит окраска покровов. Так если один из радикалов замещается атомами кислорода, то образуются белый пигмент – лейкоптерин и желтый пигмент – ксантоптерин. Они выделены из крыльев бабочек-белянок. Если один из радикалов замещается группировками из трех атомов углерода, то образуются пигменты группы эритроптерина – красные и ярко желтые. Птерины могут быть пигментами покровов и фасеточных глаз. Покровные птерины либо соединяются с белками и образуют окрашенные гранулы в цитоплазме эпидермальных клеток, либо в свободной кристаллической форме откладываются в волосках, чешуйках, покрывающих тело и крылья насекомых. Птерины фасеточных глаз находятся в виде птериново-белковых гранул в пигментных клетках и выполняют там функцию светозащиты.

2. Оммохромы – это желтые, коричневые или красные пигменты – производные аминокислоты триптофана. Оммохромы могут существовать в двух формах – окисленной и восстановленной. При окислении пигмента темная окраска сменяется светлой. Оммохромы с белками образуют хромопротеиновые гранулы, которые встречаются в пигментных клетках фасеточных глаз и в эпидермальных клетках насекомых. В фасеточных глазах оммохромы выполняют функцию светозащиты, в эпидермальных клетках – функцию окраски покровов. Так основная окраска тела стрекоз, прямокрылых и гусениц обычно создается оммохромами клеток эпидермиса. Изменения содержания оммохромов в клетках эпидермиса объясняет изменение окраски тела насекомого. У бабочек нимфалид – оммохромы откладываются в чешуйках и обуславливают красную и желтую окраску крыльев.

3. Меланины – полимерные азотсодержащие пигменты, возникающие на основе тех фенольных соединений, которые участвуют в склеротизации кутикулы. Меланины могут вступать в связь с белками. Однако в отличие от птеринов и аммохромов они не образуют окрашенные гранулы в цитоплазме живых клеток, а пропитывают экзокутикулу, создавая темно-коричневую, коричневатую-красную или черную окраску покровов. Меланизация кутикулы протекает особенно интенсивно в наиболее толстых и склеротизированных ее участках. Полагают, что синтез меланинов служит средством избавления организма от ядовитых фенольных соединений, вырабатывающихся при кутикулярной склеротизации.

ТЕМА 2. ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ И ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ

1. Морфологические и физиологические изменения окраски

Морфологическое изменение окраски обусловлено синтезом, разрушением или изменением молекулярной структуры пигментов в определенные моменты жизненных циклов. Примеры: зеленые и коричневые варианты окраски в природных популяциях прямокрылых, богомоллов и цикадовых; у саранчовых смена зеленой окраски на коричневую обусловлена накоплением оmmoхромов в эпидермисе и меланина в экзокутикуле; гусеницы гарпии перед окукливанием становятся красными, вместо зеленых, что объясняется переходом окисленных оmmoхромов в восстановительную форму. Морфологические изменения окраски насекомых могут возникать под влиянием биотических и абиотических факторов.

Биотический фактор – повышенная плотность популяции вызывает потемнение покровов у прямокрылых и гусениц. Это явление называется «эффект группы». Одиночные особи саранчовых окрашены в зеленый цвет, стадные особи – оранжевый или светло-коричневый с контрастными черными пятнами.

Абиотические факторы.

1. Фотопериод – он определяет различную окраску тела сезонных форм. Например, у цикадок рода *Stirrelus* зимующая форма – серого цвета, летняя – разноцветная.

2. Спектральный состав света – он влияет на окраску куколок, зависит от количественных соотношений разных пигментов, синтез которых контролируется освещением гусениц перед окукливанием. Например, окраска куколок парусника полксены определяются фотопериодом и цветом фона, на котором находились гусеницы перед окукливанием. При коротком дне на любом фоне куколки коричневые, а при длинном дне – на световом фоне – зеленые, на темном – коричневые.

Влияние отраженного света на пигментацию покровов лежит в основе хроматической адаптации. Она позволяет насекомому выработать маскирующую окраску, в наибольшей степени отвечающую фону. Пример, африканские прямокрылые саванн в течение нескольких дней после пожара приобретают темную окраску. Хроматическая адаптация – это индивидуальное приспособление насекомых к окраске субстрата. (Индустриальный меланизм – почернение насекомых промышленных загрязненных районов. Это разные явления, их нельзя путать. В первом случае изменения окраски не наследуются, во втором – это результат естественного отбора – темная окраска наследуется).

Морфологические изменения окраски регулируются гормонами. Наиболее важный среди них – ювенильный гормон. Он обладает хромативным действием. Его выделение в гемолимфу саранчовых способствует измене-

нию коричневой окраски на зеленую. Если личинке африканской саранчи имплантировать дополнительные прилежащие тела, вырабатывающие ювенильный гормон, то из такой личинки получаются зеленые имаго, никогда не встречающиеся в природе. Процесс выделения хромактивного гормона контролируется воздействием экологических факторов на рецепторы и центральную нервную систему. Освещение и цвет субстрата, например, влияют на пигментацию покровов исключительно через фоторецепторы. Если у саранчовых закрасить черным лаком глаза, то способность к хроматической адаптации у них исчезает.

Итак, хроматическая адаптация насекомых осуществляется по рефлекторной цепи, в состав которой входят фоторецептор, нервный центр, прилежащие тела или другие источники хромактивных гормонов влияющих на накопление пигментов в покровах.

Физиологическое изменение окраски происходит в результате перемещения гранул пигментов в эпидермальных клетках или изменения объема специальных клеток (хроматофор) заполненных пигментами. Например, в эпидермальных клетках палочника *Carausius* sp. Есть гранулы 4-х пигментов: зеленые, желтые, оранжевые, коричневые. Зеленые и желтые гранулы равномерно распределены по всей цитоплазме. Оранжевые и коричневые гранулы перемещаются и занимают разное положение в клетке. Когда эти группы находятся у основания клеток – палочник светлеет, когда гранулы перемещаются к вершине клеток – палочник темнеет. Перемещение гранул зависит от температуры среды, механического воздействия, от влажности среды, от условий освещенности. Окраска палочника днем светлее, ночью темнее. Перемещение пигментных гранул в эпидермисе регулируется хромактивными гормонами. У палочника – основной источник хромактивного гормона – нейросекреторные клетки мозга. Если удалить тритоцеребральную долю мозга – палочник утрачивает способность к изменению окраски. Его тело приобретает однотонный серый цвет. Следовательно, и физиологические изменения окраски насекомых контролируются по рефлекторной цепи, в состав которой входят: рецептор, нервный центр, нейросекреторные клетки мозга, выделяющие хромактивные гормоны.

2. Проницаемость кутикулы

Проникновение веществ через кутикулу осуществляется в результате пассивного или активного транспорта молекул. Испарение воды через поверхность тела насекомого – это пример пассивного переноса вещества. Способность насекомых поглощать жидкую или парообразную влагу через поверхностную кутикулу – пример активного переноса воды.

При *пассивном транспорте* молекул, силы обеспечивающие прохождение вещества через систему кутикулярных слоев, локализованы во внешней среде и не связаны с биологической активностью клеток эпидермиса. Одна из основных действующих сил в данном случае обусловлена

градиентом концентрации проникающего вещества. Пусть мы имеем два раствора разной концентрации, но одного и того же состава, разделенных слоем кутикулы, который затрудняет диффузию. Тогда, в следствие градиента концентрации проникающих молекул они будут проходить через кутикулу в направлении более разбавленного раствора, пока не произойдет выравнивание концентраций. Следовательно, проницаемость кутикулы для данного вещества должна оцениваться как скорость его диффузии через кутикулу, т.е. в количестве вещества перенесенного за единицу времени через единицу площади кутикулы. Проницаемость разных мембран выражается числом кубических микрометров воды (мкм^3) проходящих через квадратный микромер клеточной или кутикулярной мембраны за 1 минуту под действием разности концентраций, создающих осмотическое давление в 1 атм. При таком способе выражения константы проницаемости покровов насекомых и клещей составляет около $0,1 \text{ мкм}^3$, а в области трахей – 6 мкм^3 . Если кутикула проницаема для растворителя, но не проницаема для растворенного вещества, то возникает явление *осмоса*. Растворитель переходит через кутикулу в направлении более концентрированного раствора, до тех пор, пока концентрации раствора по обе стороны кутикулы не станут равны. Диффузия и осмос – это способы пассивного транспорта вещества через кутикулу (но противоположные по направлению).

Активный транспорт молекул через кутикулу происходит в направлении противоположном концентрационному градиенту. Он требует затрат энергии, освобождаемой эпидермальными клетками в ходе дыхательного обмена. Такие факторы как недостаток кислорода, избыток углекислоты, воздействие дыхательных ядов не затрагивают пассивный транспорт молекул, но сильно затрудняют и замедляют активный транспорт.

3. Испарение воды через покровы

Испарение жидкости происходит только с поверхностного слоя ее, поэтому увеличение площади при одинаковом объеме влечет за собой повышение скорости испарения. У членистоногих из-за малых размеров отношение площади тела к его объему во много раз выше, чем у позвоночных. Поэтому при наземном образе жизни защита от высыхания превращается для членистоногих в жизненно важную необходимость. Для этого наземные насекомые приобрели водонепроницаемую кутикулу, которая сильно ограничивает транспирацию и позволяет им выжить в условиях дефицита влаги. Значение эпикутикулы для ограничения транспирации наглядно выявляется при сравнении членистоногих имеющих эпикутикулу и лишенных ее. У мокриц лишенных эпикутикулы скорость испарения равномерно растет с повышением температуры. У клещей и насекомых, имеющих эпикутикулу, в начале повышение температуры слабо влияет на водопроницаемость покровов, но когда достигается критическая температура, скорость испарения резко возрастает. Почему так происходит? Защиту наземных насекомых от испарения воды в основном создает восковой

слой эпикутикулы. Это утверждение получило экспериментальное обоснование. Оказалось, что критическая температура, при которой водопроницаемость покровов резко возрастает, совпадает с температурой плавления воскового слоя. Сцарапывание воскового слоя или растворение его в органических растворителях ведет к быстрой гибели насекомых от иссушения. Если насекомые с поврежденным восковым слоем содержатся во влажной среде, восковой слой успевает восстановиться и насекомые не погибают.

Нарушение защитных свойств воскового слоя объясняет так называемый «эффект Цахера» – гибель амбарных вредителей от опудривания зерна порошками неядовитых веществ. Оказывается, эти порошки способны поглощать воск. В результате воздействия порошка нарушается целостность воскового слоя – он превращается в «молекулярное сито», через которое легко испаряется вода и насекомое гибнет от иссушения через 10–15 мин. Скорость испарения воды зависит также от толщины кутикулы и ее склеротизации, но в гораздо меньшей степени, чем от воскового слоя. Как правило, толстая сильно склеротизированная кутикула, менее проницаема для воды, чем тонкая слабо склеротизированная. Полагают, что у пустынных чернотелок адаптация к дефициту влаги обеспечивается не только восковым слоем, но и сильно склеротизированной, толстой кутикулой.

4. Активный транспорт воды через покровы

Кутикулярные воска служат эффективным барьером для молекул воды, проникающих в направлении от прокутикулы к эпикутикуле. Но обратный транспорт этих молекул (от эпикутикулы к прокутикуле) осуществляется гораздо легче и быстрее. Именно благодаря функциональной асимметрии кутикулы становится возможным активное поглощение воды через покровы насекомых. У многих наземных членистоногих, имеющих развитую эпикутикулу, отмечается способность к поглощению паров воды из влажной атмосферы. Эта способность не исчезает после закупорки дыхалец. Очевидно, вода засасывается не через трахейную систему, а непосредственно через кутикулу. Так, если капельку воды поместить на поверхность кутикулы таракана, то уже через 10 минут она полностью проникает внутрь организма. Насасывание воды в данном случае не связано с действием осмотических сил, потому что капелька 1% раствора поглощается с такой же скоростью, как и капелька дистиллированной воды. Даже из насыщенного раствора соли вода всасывается тоже через 10 минут, оставляя на поверхности кутикулы кристаллы NaCl.

Согласно гипотезе Бимента (1954) феномен насасывания воды через покровы насекомых связан с некоторыми особенностями поведения липидных молекул эпикутикулы. Водопроницаемость покровов, покрытых снаружи воском, зависит от ориентации молекул поверхностного мономолекулярного слоя, который можно рассматривать как восковой монослой кутикулы. Если все молекулы воскового монослоя ориентированы так, что их гидрофобные группы CH_3 обращены наружу, а гидрофильные группы

ОН обращены к полости тела, то кутикула проявляет максимальную гидрофобность. Капелька воды, помещенная на такую поверхность, собирается в шарик, а контактный угол между данной поверхностью и водой составляет 130° . При обратной ориентации молекул воскового монослоя кутикула проявляет максимальную гидрофильность. Капелька воды растекается по кутикуле, а контактный угол равен 30° . Следовательно, по величине контактного угла мы можем судить об ориентации молекул воскового слоя.

Вернемся к опыту с тараканом. У таракана молекулы воскового монослоя ориентированы различно, поэтому контактный угол в начале 80° , а затем 30° , после того как все молекулы перевернулись своими гидрофильными концами наружу. Процесс перевертывания продолжается 3 минуты. Затем на протяжении 7 минут капля воды растекается по гидрофильной поверхности, а липоидные молекулы обволакивают каплю со всех сторон и вода проникает внутрь организма в окружении монослоя организованных липоидных молекул.

Подтверждением гипотезы Бимента служит опыт по нанесению капельки воды дважды на один и тот же участок кутикулы таракана, вторая капелька наносится сразу после всасывания первой. И вторая капля 3 минуты не всасывается – контактный угол 130° , еще через 3 минуты контактный угол – 80° , значит, началось переворачивание липоидных молекул, а затем через 3 минуты контактный угол составит – 30° – все липоидные молекулы перевернулись для захвата новой порции воды.

Для объяснения физической природы поглощения воды кутикулой против градиента концентрации необходимо допустить существование источника энергии, обеспечивающей повороты липоидных молекул. По мнению Бимента поставщиками энергии служат эпидермальные клетки, которые могут изменять степень гидратации белков кутикулы. По Бименту активный перенос молекул воды осуществляется белками прокутикулы. Белок первоначально поглощает определенное количество воды в соответствии со своей способностью к гидратации, а затем устанавливается равновесное состояние. Если к белку будет приложен внешний источник энергии, способный изменить его состояние, то степень гидратации белка может измениться. Внешний источник энергии может вызвать поглощение новых порций воды. Но как только прекращается внешнее энергетическое снабжение белка, восстанавливается его первоначальная степень гидратации и белковые молекулы отдают воду, которую успели поглотить. При гидратации белок прокутикулы насасывает воду с обеих сторон кутикулы (даже из влажного воздуха), но при дегидратации белок отдает воду главным образом внутрь организма. Почему? Потому что кутикула членистоногих имеет на своей поверхности систему клапанов. Они затрудняют движение воды изнутри – наружу. Такими клапанами могут быть организованные липоидные молекулы поверхностных слоев эпикутикулы. Цикл гидратации – дегидратации может многократно повторяться, если на белок

прокутикулы периодически воздействует источник энергии, вызывающий изменение свойств белка. Как уже говорилось ранее, поставщиками этой энергии служат живые клетки эпидермиса. Возможно, в процессе активного транспорта воды принимают участие поровые каналцы клеток, куда заходят длинные цитоплазматические отростки эпидермальных клеток. Интересно отметить, что способность к активному транспорту воды не обнаружена у тех крылатых насекомых, в кутикуле которых нет поровых каналцев. У первичнобескрылых насекомых тоже нет поровых каналцев. Они, по-видимому, поглощают воду не через покровы, а через анальное отверстие и заднюю кишку.

5. Проницаемость кутикулы и действие инсектицидов

Многие инсектициды являются контактными ядами. Эпикутикула ограничивает проникновение ядов через покровы. Но хлорорганические и другие контактные инсектициды могут растворяться в кутикулярных волосках. Растворенный в восках инсектицид легко проникает в организм насекомого через наиболее проницаемые участки покрова. Такими участками являются межсегментарные мембраны, основания щетинок и тонкие площадки эпикутикулы под нервными окончаниями. Кроме этого проникновению инсектицида в организм способствует способность хитина абсорбировать органические молекулы. Опыт показал, что хитин хорошо поглощает инсектицид из водной суспензии, так что суспензия быстро теряет токсичность. Таким образом, кутикула может не только затруднять, но и облегчать проникновение химических веществ через покровы. Итак, высокая проницаемость покровов насекомых для контактных инсектицидов может быть связана, во-первых, со способностью этих ядов растворяться в восках эпикутикулы, во-вторых, с их абсорбцией хитином прокутикулы.

ТЕМА 3. ПИТАНИЕ И СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

1. Пищевые режимы и пищевая специализация насекомых

Во всем животном царстве нет другой такой группы, которая отличалась бы столь же широким разнообразием пищевых режимов, как насекомые. Практически все возможные продукты растительного и животного происхождения используются ими в пищу. Выделяют три основных пищевых режима: зоофагия, фитофагия, сапрофагия.

Зоофаги – питаются живыми животными.

Фитофаги – питаются живыми растениями.

Сапрофаги – питаются мертвыми животными и растительными остатками.

Есть насекомые, которые питаются микроорганизмами (бактериофаги) и грибами (мицетофаги).

Насекомые зоофаги подразделяются на несколько трофических групп в соответствии с особенностями питания. Или иначе среди зоофагов выделяют более специализированные режимы питания. Хищничество – самый древний режим питания насекомых. Широко распространено среди насекомых различных таксономических рангов. Стрекозы-хищники, среди прямокрылых кузнечики-хищники. Хищники встречаются среди клопов-слепняков, жуков-мягкотелок и пестряков – это типично растительноядные группы, но и среди них есть хищники. Способы захвата и поглощения пищи у хищников очень разнообразны: это преследование добычи бегом – жужелицы; стремительный полет – стрекозы, ктыри; засада – богомолы, водяные скорпионы, своеобразные хищники-личинки муравьиного льва. Осы – парализаторы (сколии, дорожные осы, роющие осы). Они кормят своих личинок парализованными пауками и насекомыми, а сами питаются нектаром. Общественные складчатокрылые осы охотятся на летающих насекомых, убивают их, делают из них жвачку и кормят этой жвачкой личинок, а сами питаются нектаром и пыльцой, но обладают поведением специализированных хищников. У всех хищников грызущий ротовой аппарат, но встречается колюще-сосущий. Следующий режим питания в зоофагии – паразитизм: экто- и эндопаразитизм.

Насекомые-эктопаразиты встречаются как среди отрядов с неполным превращением, так и среди отрядов с полным превращением. Это вши, пухоеды, некоторые клопы среди первых. Двукрылые и блохи – среди вторых. Эктопаразиты с неполным превращением питаются волосом, пером или эпидермисом птиц и млекопитающих. На основе такого питания возникло питание кровью. *Гематофагия* – разновидность эктопаразитизма. Она характерна для вшей, блох, клопов, двукрылых. Среди двукрылых гематофагия особенно распространена в таких семействах, как мошки, настоящие комары, слепни, настоящие мухи, мухи-кровососки. У насекомых-гематофагов возникают специализированные хоботки, появляются биохимические адаптации – выделение в ранку со слюной антикоагулянтов и анестезирующих веществ. Часто возникает «гонотрофическая гармония» или «гонотрофический цикл» – когда созревание яиц зависит от степени насыщения кровью самки. Иногда происходит потеря крыльев, уплощение тела (блохи, мухи-кровососки). Некоторые гематофаги стали питаться кровью других насекомых. Пример – мокрецы.

Насекомые-эндопаразиты встречаются только у двукрылых. У них паразитируют личинки в теле млекопитающих. У паразитов млекопитающих (оводы, подкожные и желудочные носоглоточные) личинка перед окукливанием падает на землю и там окукливается. У мух-саркофагид сходный жизненный цикл. Для паразитов характерны колюще-сосущий, режущий, лижущий ротовые аппараты. Наездников и ос-немок выделяют в особую группу – *паразитоидов*. Это насекомые, занимающие промежуточное положение между хищниками и паразитами. Как хищники они до-

водят свою жертву до окончательной гибели, а как паразиты длительно развиваются в организме хозяина. Например, оса-немка муравью на личиночной стадии положила яйцо. Муравей заканчивает личиночную стадию, куколочную, превращается в имаго, бежит по своим делам и вдруг его покровы разрываются, из его тела вылетает оса-немка, а муравей гибнет. У паразитоидов все стадии жизненного цикла кроме имаго проходят в организме хозяина.

Следующий режим питания (второй) – *фитофагия*. Питание живыми растениями. Фитофагов в зависимости от питания различными органами растений подразделяют на следующие трофические группы:

- филлофаги – питаются листьями древесных и травянистых растений;
- карпофаги – питаются плодами и семенами голосеменных и цветковых растений;
- антофаги (антофилы) – питаются нектаром, пыльцой, частями цветка;
- ксилофаги – питаются древесиной, корой;
- ризофаги – питаются корнями.

Фитофагия – основной режим питания насекомых наряду с зоофагией.

Третий режим питания сапрофагия подразделяется на следующие трофические группы: некрофаги – питаются трупами, копрофаги – питаются экскрементами, детритофаги – питаются измельченным мертвым органическим веществом. Характерен этот режим питания для почвенных насекомых и насекомых, связанных с почвой на определенной стадии жизненного цикла. Он считается некоторыми учеными даже более древним способом питания, чем хищнический. Основной – грызущий ротовой аппарат. Почвенные насекомые древние и примитивные насекомые – протурры, диплуры, коллемболы, а также личинки двукрылых, жесткокрылых, сеноеды, кожееды. К одному из более древних режимов питания некоторые ученые относят поллинофагию – это питание палеозойских насекомых – спорами папоротников, плаунов, грибов, хвощей, хвойных. Это как промежуточный путь к питанию плодами и пыльцой цветковых к карпофагии и антофагии. Детальное изучение питания насекомых показывает, что многие из них питаются грибами, дрожжами, бактериями, а не детритом. Таких насекомых выделяют в трофические группы – мицетофаги, бактериофаги. К первым относятся личинки двукрылых из шляпочных грибов, некоторые моли живут в трутовиках, некоторые сеноеды питаются мицелием грибов. Разводят грибы в своих жилищах некоторые виды муравьев и термитов. Микроорганизмами питаются личинки дрозофил, личинки галлиц, этих микроорганизмов много в гниющих фруктах и гниющих пнях. Личинки комаров-звонцов питаются микроорганизмами ила.

Уникально и трудно поддается классификации питание насекомых воском, пчелиными сотами как вошинная огневка, шелком и шерстью, как некоторые моли. Личинки мухи *Psylopa petrolei* питаются углеводородами нефти. Но все эти способы питания можно отнести к сапрофагии, потому

что в пище есть питательная мертвая органика растительного или животного происхождения.

Отдельно надо остановиться на таком пищевом режиме как *афагия* – это отсутствие питания на стадии имаго. Имаго живет за счет резервных продуктов накопленных личинкой. Встречается у чешуекрылых, поденок, ручейников, оводов. Ротовой аппарат у них редуцирован. Но большинство насекомых имеет очень сложную смесь различных режимов питания на протяжении жизненного цикла. Например, муравьи питаются живыми и мертвыми насекомыми, грибами, семенами. Уховертки хищники и питаются семенами. Самки мух, слепней, комаров питаются нектаром и в определенный момент жизненного цикла переходят к питанию кровью. Имаго наездников, дровосеков, златок питаются нектаром, а личинки – паразитовиды и ксилофаги. Это можно обозначить как зоофитосапрофагия.

Пищевая специализация насекомых. Масштаб пищевого рациона принято условно подразделять на 3 категории: полифагию, олигофагию и монофагию.

Полифаги – употребляют в пищу самые разнообразные филогенетические удаленные виды растений или животных. Пример – непарный шелкопряд, поедает более 600 видов цветковых и хвойных растений.

Олигофаги – в пищу используются растения или животные одного семейства, или нескольких семейств, нескольких родов. Пример – белянки, большинство видов связаны с крестоцветными.

Монофаги – питание происходит за счет одного вида или нескольких близких видов растений или животных, относящихся к одному роду. Типичные монофаги – грушевая плодожорка, тутовый шелкопряд. У фитофагов пищевая специализация изучена лучше, чем у зоофагов.

Пищевая специализация у насекомых с разными режимами питания выражена неодинаково. У хищников – преобладает полифагия. Среди паразитов – олиго- и монофагия. Среди фитофагов широко представлены и полифаги, и олиго- и монофаги. Саранчовые – полифаги. Червецы и щитовки – монофаги, у гусениц бабочек преобладает олигофагия. Ризофаги – в большинстве полифаги. Антофаги и карпофаги – олиго- и монофаги. Есть насекомые, не проявившие пищевую специализацию – всеядные или пантофаги: синантропные тараканы, фараонов муравей. Пищевая специализация сапрофагов очень слабо изучена.

2. Строение и основные отделы пищеварительного тракта

У всех питающихся насекомых в составе пищеварительной системы можно выделить три отдела: передняя, средняя и задняя кишки. Стенки всех отделов состоят из эпителия, образованного одним слоем столбчатых, кубических или пластинчатых клеток. Снаружи вокруг эпителиальных клеток располагаются продольные и кольцевые мышечные волокна. Их сокращение обеспечивает продвижение пищи по кишечнику. При эмбриональном развитии передняя и задняя кишки образуются в виде выпячива-

ний эктодермы, поэтому их эпителиальные клетки несут кутикулярную выстилку. Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и лишена такой выстилки. В состав передней кишки насекомых, на примере таракана, входят: ротовая полость, глотка, пищевод, зоб и мышечный желудок – провентрикулус. С ротовыми органами и ротовой полостью связаны слюнные железы. Глотка и пищевод обеспечивают проглатывание пищи и поступление ее в зоб. У насекомых, питающихся жидкой пищей, имеется глоточный насос – мощные мышцы стенки глотки. Зоб служит местом хранения пищи и начального ее переваривания, которое осуществляется ферментами, проникающими сюда из средней кишки. У имаго двукрылых и чешуекрылых зоба нет, его функцию выполняет слепой вырост пищевода – пищевой резервуар.

Провентрикулус – снабжен сильными мышцами и выстлан изнутри кутикулой с роговидными отростками, зубцами, щетинками. Этот отдел служит для перетирания твердой пищи (жуки) и фильтрации жидкой (пчелы).

Средняя кишка – отделена от передней кардиальным клапаном – складкой, свисающей в полость кишечника. В простейшем случае средняя кишка не разделена на отделы. Однако у многих насекомых она удлиняется, изгибается или превращается в укороченный мешкообразный орган. Для средней кишки характерно образование длинных пилорических придатков или коротких пальцевидных выростов – крипт. Они служат для увеличения всасывающей поверхности средней кишки и какместилище микроорганизмов – симбионтов. У многих насекомых пища, поступающая в среднюю кишку, обволакивается тонкой и прозрачной пленкой – перитрофической мембраной. Она состоит из белка и хитина, связанного с белками. Перитрофическая оболочка образуется временно, только во время питания. В ее формировании участвуют все клетки средней кишки.

Перитрофическая мембрана защищает эпителий при движении твердой пищи, так как у насекомых нет слизистых желез в кишечнике. Она обладает строгой избирательной проницаемостью. Показано, что она легко пропускает воду, минеральные соли, аминокислоты, дипептиды, моносахара, дисахариды к клеткам средней кишки, но задерживает более крупные молекулы пептонов, белков, олигосахаридов и полисахаридов. Избирательная проницаемость перитрофической мембраны оправдывает ее присутствие у насекомых питающихся жидкой пищей. Нет перитрофической мембраны у афагов, насекомых питающихся пылью, имеющих внекишечное пищеварение.

Задняя кишка отделена от средней клапаном в том месте, где начинаются мальпигиевы сосуды. У большинства насекомых задняя кишка делится на тонкую и прямую кишки, между которыми находится ректальный клапан. В тонкой кишке часто появляются микроорганизмы переваривающие клетчатку. Способ питания, пищевой режим накладывают свой отпечаток на морфологию органов пищеварения. У фитофагов и хищников ки-

шечник, как правило, прямой, короткий, без пилорических придатков, крипт. У сапрофагов – кишечник удлинённый, снабжённый пилорическими придатками, криптами, слепыми выростами. Приспособление к питанию гнилой древесиной выработало конвергентное сходство пищеварительной системы у таксономически далеких насекомых: личинок комаров-долгоножек и личинок пластинчатоусых жуков. У многих равнокрылых (кокцид, цикадок, тлей) образуются *фильтрационные камеры*. Это срастание начального участка передней кишки с задней кишкой.

Поглощённая цикадами вода (вместе с растительными соками) отфильтровывается, диффундирует через стенки фильтрационной камеры в задний отдел кишечника. А освобождённые от воды питательные продукты, в концентрированном виде проходят в среднюю кишку.

3. Слюнные железы и их функции

Все придатки ротового аппарата насекомых – мандибулы, максиллы и нижняя губа – имеют связанные с ними железы – мандибулярные, максиллярные и лабиальные. Если эти железы принимают участие в пищеварении, то их называют *слюнными*. Чаще всего в качестве слюнных желез функционируют лабиальные. А другие не имеют отношения к пищеварению. У гусениц лабиальные железы превращаются в шелкоотделительные и функции слюнных желез выполняют мандибулярные железы.

На имагинальной стадии чешуекрылых мандибулярные железы исчезают, а лабиальные превращаются в слюнные. Строение и функции слюнных желез насекомых разнообразны. У тараканов – одна пара гроздевидных слюнных желез (лабиальные). Они располагаются по бокам тела и открываются в ротовую полость общим протоком. Каждая гроздь имеет свой резервуар. Слюна таракана – смесь пищеварительных ферментов, воды и муцина. И то и другое вырабатывается клетками слюнных желез, а вода поступает из резервуара. В резервуар вода поступает из гемолимфы. Слюна увлажняет сухую пищу и разлагает ее ферментами. У тлей слюна служит только для начального переваривания пищи. Она содержит ферменты способные растворять оболочки растительных клеток и этим обеспечивать проникновение хоботка в ткани растения. У виноградной филлоксеры слюна фитотоксична. Она содержит фенольные соединения – гормон роста растений – β -индолин-уксусную кислоту, свободные аминокислоты и способствует образованию галлов на корнях. У кровососущих насекомых в слюне содержатся антикоагулянты – вещества препятствующие свертыванию крови и обеспечивающие ее свободное поступление в пищеварительный тракт. Перепончатокрылые помимо обычного набора желез имеют еще глоточные железы, которые открываются в глотку. У муравьев лабиальные и глоточные железы вырабатывают вещества для подкармливания личинок и других членов колонии. Такие вещества называются аллотрофическими, а железы их вырабатывающие – аллотрофическими железами. У пчел клетки глоточных желез продуцируют ферменты, участвующие в

образовании меда. Мандибулярные железы перепончатокрылых не имеют отношения к перевариванию пищи. Например, у пчел матка выделяет этими железами вещество угнетающее развитие других маток в улье. Мандибулярные железы рабочих пчел – маточное молочко.

Таким образом, слюнные железы насекомых выполняют функции связанные с подготовкой субстрата для питания и с первоначальной обработкой пищи до ее поступления в переднюю кишку. Первоначальная обработка пищи обеспечивается пищеварительными ферментами слюны – карбогидразами, среди которых основной – амилаза, расщепляющая крахмал и гликоген.

4. Механическая обработка и продвижение пищи по кишечнику

Механическая обработка твердой пищи происходит во всех отделах кишечника. Она начинается с отгрызания кусочка пищи, смачивания его слюной. Первоначальное размещение пищи осуществляется в передней кишке, иногда в зобе, чаще в провентрикулусе. Размельченная пища фильтруется через кутикулярные выступы провентрикулуса и поступает в среднюю кишку, где происходит переваривание и всасывание пищи. Непереваренные остатки пищи поступают в заднюю кишку, где из них отсасывается вода и формируются экскременты. Последовательные сокращения мышц покрывающих кишечную стенку обеспечивают продвижение пищи вдоль кишечника, ее перемешивание и пропитывание ферментами. Установлены три типа движений кишечника у насекомых: перистальтический, антиперистальтический, крупные асинхронные сокращения. Особенно большую роль играют перистальтика и антиперистальтика в пищеварении насекомых. Перистальтические движения заключаются в сокращении кольцевой мускулатуры и возникающих сужений кишки в одном участке и расслаблении кольцевой мускулатуры и возникающих расширениях просвета кишки на других участках. В результате пищевой комок перемещается из суженного участка в расширенный. Этими движениями обусловлено продвижение пищи по кишечнику и акт дефекации. Антиперистальтические движения происходят, как и перистальтические, но в обратном направлении. Они происходят в основном в средней кишке и служат для перемешивания пищи во время ее переваривания. Могут происходить и в задней кишке. Например, у термитов переваривание клетчатки осуществляется простейшими, которые заселяют заднюю кишку. Продукты переваривания антиперистальтикой передвигаются в среднюю кишку и там всасываются. Крупные асинхронные сокращения происходят в средней кишке и служат для лучшего перемешивания пищи, возникают при заболеваниях кишечника насекомых.

Скорость прохождения пищи через основные отделы кишечника является видовым признаком. Обычно пища быстро проходит через переднюю кишку и задерживается в средней и задней кишке. Например, у жука *Tribolium castaneum* через 15 минут после питания пища заполняет среднюю кишку, через 1 час пища появляется в задней кишке, через 3 часа 15

минут после приема пищи – начинается выведение экскрементов. Так же быстро пища проходит через организм гусениц. К кровососущих двукрылых (самок) наблюдается замедление пищеварения. У них время переваривания крови связано с развитием яичников.

ТЕМА 4. ПЕРЕВАРИВАНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ ПИЩИ НАСЕКОМЫМИ

1. Переваривание и всасывание пищи

У насекомых пища может перевариваться и вне кишечника, и в полости пищеварительного тракта.

Внекишечное пищеварение обычно осуществляется ферментами сложных желез. Эти ферменты обеспечивают частичную химическую обработку пищи до ее поступления в среднюю кишку, где происходят основные процессы внутрикишечного пищеварения. У некоторых насекомых переваривание пищи связано с выделением ферментов из средней кишки во внешнюю среду. Полное внекишечное пищеварение с участием ферментов средней кишки имеет место у хищных жужелиц рода *Caradus*, у личинок мясных мух, у личинок жуков-плавунцов рода *Dytiscus*.

Секреция пищеварительных ферментов клетками среднекишечного эпителия осуществляется тремя способами. При *анокринной* секреции ферменты накапливаются в клетке в виде капелек, а затем поодиночке выходят в полость кишечника. При *мерокринной* секреции ферменты выходят из клетки вместе с участком цитоплазмы. При *голокринной* секреции все содержимое клетки выбрасывается в полость кишечника и клетка погибает. Тип секреции зависит от функционального и возрастного состояния организма. Например, у таракана американского при регулярном питании наблюдается и мерокринная и голокринная секреции. После нескольких дней голодания способность к голокринной секреции утрачивается. Во время голодания наблюдается ослабленная секреция пищеварительных ферментов, около 90% клеток средней кишки находятся в покоем состоянии.

Ферменты, продуцируемые клетками слюнных желез и средней кишки, подразделяются на три группы:

1. *Карбогидразы* – гидролизуют полисахариды и олигосахариды до простых моносахаридов.
2. *Протеазы* – гидролизуют белки до аминокислот.
3. Липазы – отщепляют жирные кислоты от молекул жиров и жировых соединений.

Набор ферментов в пищеварительном тракте каждого вида определяется главным образом пищевым режимом.

Пантофаги и фитофаги имеют широкий набор ферментов, а питание нектаром, кровью или мясом связано с уменьшением этого набора. Сход-

ная корреляция существует между ферментативной активностью слюнных желез и пищевым режимом. В результате полного распада углеводов, белков и жиров пищи образуются основные продукты всасывания – моносахариды, аминокислоты, жирные кислоты. В отдельных случаях насекомые могут усваивать дисахариды. Продукты всасывания усваиваются в кишечнике либо путем поглощения их клетками средней кишки, либо путем диффузии в гемолимфу. Продукты всасывания, не поглощенные клетками средней кишки диффундируют в гемолимфу через стенки кишечника. Эта диффузия основана на пассивном переносе молекул в направлении концентрационного градиента (из области высокой концентрации в область низкой концентрации). Например, у саранчи наиболее интенсивная диффузия питательных веществ, происходит в области слепых придатков средней кишки. Попадающая в гемолимфу глюкоза быстро превращается в дисахарид трегалозу. Обратному проникновению трегалозы в пищеварительный тракт препятствуют большие размеры дисахаридных молекул. Усвоение аминокислот у саранчи тоже основано на их пассивной диффузии. Она продолжается до тех пор, пока не установится динамическое равновесие между переносом молекул из кишечника в гемолимфу и их гемолимфы в кишечник.

Установлено, что у личинок комаров гликоген синтезируется в задней половине средней кишки, а накопление капелек жира происходит в передней половине средней кишки. Синтез белков происходит на протяжении всей средней кишки и в гемолимфе.

2. Пищеварительные ферменты

Пищеварительные ферменты – *карбогидразы* охватывают широкий спектр высокоактивных ферментов, расщепляющих углеводные компоненты пищи. У многих насекомых клетки слюнных желез и средней кишки выделяют *амилазу*. Существует две формы этого фермента. Один фермент расщепляет крахмал до дисахариды *мальтозы*, второй – расщепляет гликоген также до мальтозы, т.е. амилаза расщепляет крахмал и гликоген до мальтозы. Некоторые всеядные и растительноядные насекомые могут переваривать клетчатку (целлюлозу). Она расщепляется до дисахариды *целлобиозы* ферментом *целлюлаза*. У насекомых существует собственная целлюлоза и микроорганизмальная. Американский таракан имеет оба типа ферментов. Собственная целлюлаза выделяется клетками слюнных желез, а микроорганизмальная продуцируется простейшими и бактериями, обитающими в кишечнике. У щетинохвосток имеется собственная целлюлаза, у сверчков и термитов – микроорганизмальная. Полисахарид *хитин* практически не имеет пищевого значения для насекомых. У тараканов имеется фермент *хитиназа*, который расщепляет хитин до азотацетилглюкозамина.

У насекомых есть *карбогидразы*, расщепляющие олигосахариды до *гексоз*. Гексозы легко усваиваются насекомыми. Обычно приемлемыми гексозами являются лишь глюкоза, фруктоза, галактоза иногда манноза.

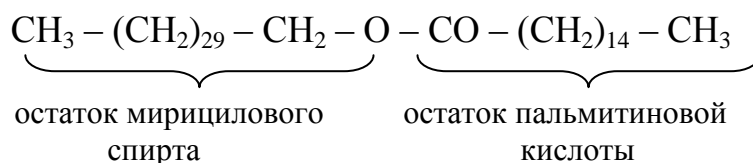
Дисахариды и трисахариды расщепляются карбогидразами кишечника только в том случае, если они построены из остатков этих гексоз. Такие дисахариды как мальтоза, трегалоза и сахароза (1-й из двух молекул глюкозы, 2-й из двух молекул глюкозы, 3-й из глюкозы и фруктозы) расщепляются ферментами α -глюкозидазами. В пищеварительном тракте насекомых обнаруживаются 3 высокоактивных α -глюкозидазы – мальтаза, трегалаза и инвертаза или сахараза. Инвертаза способна не только расщеплять сахарозу, но и синтезировать новые трисахариды, на основе этого дисаха-рида. У тлей, кокцид и клопов при действии кишечной инвертазы на саха-розу образуются глюкоза, фруктоза и 2 особых трисаха-рида – глюкосахароза и мелицитоза. При синтезе обоих трисаха-ридов молекулы сахарозы присоединяют дополнительный остаток глюкозы. Таким образом, после-довательность моносахаридных остатков в молекуле глюкосахарозы такая глюкоза – глюкоза-фруктоза, а в молекуле мелицитозы – глюкоза-фруктоза-глюкоза. Оба трисаха-рида содержатся в медвяной росе тлей, чер-вцов и щитовок, а мелицитоза входит в состав пчелиного меда.

Дисахарид – целлобиоза расщепляется ферментом группы β -глюкогидраз. Этот фермент – целлобиаза, он расщепляет молекулу целло-биозы до глюкозы. Дисахариды, содержащие остатки галактозы и глюкозы – мелибиоза и лактоза расщепляются ферментами группы галактозида: ме-либиаза и лактаза.

Протеазы пищеварительного тракта представлены несколькими ферментами, проявляющими максимальную активность в кислой, ней-тральной и щелочной средах. У многих насекомых обнаружен фермент сходный с трипсином. Он активен в щелочной среде рН 7,9-9,3. У личинок мух – в кислой среде (рН от 2 до 3) активны протеазы, отличающиеся от пепсина. У насекомых не обнаружено протеазы сходной с пепсином по-звоночных. У них действуют другие протеазы. Фермент кератиназа имеет-ся у насекомых питающихся шерстью. Он активен в щелочной среде. В ре-зультате воздействия протеаз на белковые компоненты пищи образуются полипептиды и дипептиды, расщепляемые пептидазами. Существует 3 ос-новных типа пептидаз – дипептидазы, аминопептидазы и карбоксипепти-дазы. Дипептидазы расщепляют связь между двумя аминокислотами. Аминопептидазы и карбоксипептидазы действуют на полипептиды. Ами-нопептидазы отщепляют концевые аминокислоты со свободными амино-группами, а карбоксипептидазы – со свободными карбоксильными груп-пами.

Липазы осуществляют ферментативный гидролиз жиров и масел до жирных кислот и глицерина. Жиры и масла представляют собой триглице-риновые эфиры жирных кислот. Действие липазы приводит к последова-тельному освобождению трех молекул жирной кислоты. Воска, тоже отно-сятся к сложным эфирам жирных кислот, но в отличие от жиров и масел они образуются на основе одноатомных высших спиртов. Так один из ос-

новных компонентов пчелиного воска представлен мирициловым эфиром пальмитиновой кислоты:



Пчелиный воск содержит и другие эфиры, высшие жирные кислоты, спирты и углеводороды. Гусеницы восковой моли усваивают до 50% веществ воска. Они могут переваривать мирициловый эфир пальмитиновой кислоты и, следовательно, имеют такие специфические липазы, которых нет у других насекомых. Но выделить эти ферменты до сих пор не удалось.

3. Функции задней кишки

Основные функции задней кишки:

- формирование экскрементов;
- водный обмен;
- выделение;
- осморегуляция.

Пищеварительные ферменты в задней кишке обнаруживаются очень редко. Для многих наземных насекомых пища является важнейшим и даже единственным источником влаги. Поэтому извлечение воды из пищи происходит в разных отделах кишечника и пищевая масса по мере продвижения по кишечнику приобретает более сухую консистенцию. В задней кишке процессы отсасывания воды осуществляется ректальными сосочками. Они размещаются по периметру прямой кишки в виде 3, 4 или 6 выпуклостей. Степень развития сосочков наибольшая у тех видов насекомых, которые больше нуждаются в сохранении воды. Ректальные сосочки поглощают воду из полости кишечника и передают ее в гемолимфу, тем самым, восстанавливая запасы влаги в теле насекомого. Перенос молекул воды происходит в специальных клетках, образующих внутренний слой ректальных сосочков. Апикальная поверхность этих клеток снабжена листовидными складками, а цитоплазма плотно забита митохондриями и микротрубочками. Кутикулярная выстилка прямой кишки действует как молекулярное сито, ограничивающее транспорт крупных молекул, но проницаемое для воды. Клетки ректальных сосочков способны к активному транспорту молекул воды и в результате их работы перепад осмотического давления между полостью кишечника и гемолимфой постепенно увеличивается. Оказалось, что ректальные сосочки могут транспортировать в гемолимфу не только воду, но и минеральные ионы, например Na^+ , K^+ , Cl^- . Перенос ионов из полости кишечника в гемолимфу успешно осуществляется даже против 100-кратного градиента их концентрации. Активный транспорт минеральных ионов через стенки кишечника позволяет насекомым поддерживать их запас в гемолимфе. Именно эта функция ректальных сосочков оправдывает их усиленное развитие у водных клопов и жуков, не нуждающихся в сохранении воды.

Таким образом, работа ректальных сосочков препятствует неэкономному расходованию воды и минеральных солей при выведении экскретов и экскрементов из задней кишки. Активный перенос молекул воды и ионов клетками ректальных сосочков лежит в основе тех физиологических процессов которые связаны с осморегуляцией и экскрецией у насекомых задняя кишка – орган осморегуляции и экскреции.

ТЕМА 5. ПОТРЕБНОСТИ НАСЕКОМОГО В ХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТАХ ПИЩИ

1. Общая характеристика полноценной пищи

Пища называется полноценной, если содержит в доступной форме и достаточном количестве все вещества, необходимые для роста, развития и размножения насекомых. Основными компонентами полноценной пищи являются белки, углеводы и липиды. Дополнительными компонентами – вода, минеральные соли и витамины. Кроме того, полноценная пища должна содержать *аттрактанты* – вещества, стимулирующие питание и не иметь *репеллентов* – веществ затормаживающих пищевые реакции. Истинная питательная ценность пищи зависит от способности насекомого усваивать данную пищу.

Показателями питательной ценности могут быть индексы питания: коэффициент усвоения или коэффициент утилизации пищи (КУ).

$$КУ = \frac{C - F(A)}{C} \times 100\%,$$

где С – количество потребленной пищи за время t; F – количество выделенных экскретов за время t; А – количество усвоенной пищи за время t.

Эффективность использования потребленной пищи:

$$ЭИП = \frac{P}{C} \times 100\%$$

где P – прирост биомассы за время t

КУ показывает, насколько эффективно переваривается и усваивается полноценная пища.

ЭИП – отражает способность насекомых включать химические компоненты пищи в состав тела.

Эффективность использования усвоенной пищи:

$$ЭИУ = \frac{P}{A(P + R)} \times 100\%$$

где R – трата энергии на обмен веществ

ЭИУ – отражает способность насекомых использовать усвоенный корм на нужды организма.

КУ и ЭИП имеют прямо пропорциональную зависимость, чем меньше усвоение пищи, тем хуже она используется на приобретение массы.

ЭИУ в онтогенезе насекомых изучена слабо. Она указывает на такую зависимость, чем хуже питательная ценность корма, тем экономнее, эффективнее используется усвоенная пища на прирост массы, чтобы выжить.

Во всех известных случаях КУ и ЭИП уменьшаются по мере роста личиночных фаз. Обычно минимальные значения этих коэффициентов приходятся на последние возраста гусениц и личинок. Индексы питания сильно варьируют в зависимости от вида, возраста, пола насекомых, характера пищи, температуры и влажности воздуха.

Для расчета энергетического баланса насекомых используется уравнение Винберга, согласно которому количество энергии поступившее в организм с пищей (С), равно сумме энергии, израсходованной на дыхание (R), использованной на прирост биомассы (P) и выделенной организмом с неусвоенной частью пищи (F):

$$C = \underbrace{P + R}_A + F,$$

где С – энергия пищи; P – энергия прироста; R – энергия дыхания; F – энергия экскрементов; А – усвоенная энергия.

Калорийность корма и тела насекомого выражается или в калориях или джоулях. Энергию корма затраченного на метаболизм или дыхание можно узнать из формулы:

$$A = P + R \text{ отсюда } R = A - P.$$

2. Основные компоненты пищи насекомых

Пищевая ценность белков зависит только от их аминокислотного состава и скорости гидролиза в кишечнике насекомых. Поэтому белковые компоненты пищи можно заменить набором соответствующих аминокислот. Личинки мух рода *Musca* sp. благополучно завершают развитие на корме, содержащем единственный источник аминокислот – яичный альбумин. Но другой белок – желатин не может удовлетворить пищевые потребности личинок, потому что он не имеет триптофана, необходимого для развития насекомых. Триптофан относится к незаменимым аминокислотам, которые не синтезируются в организме насекомого. Такие аминокислоты обязательно должны присутствовать в пищевом рационе. К незаменимым аминокислотам относятся следующие 10 аминокислот: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин. Исключение любой незаменимой кислоты из пищевого рациона ведет к гибели насекомого. Заменяемые аминокислоты, которые могут синтезироваться насекомыми, это: тирозин, аланин, глицин, пролин, аспарагиновая кислота – 5 аминокислот. Они не являются обязательными компонентами пищи. Добавление их в пищу способствует ускоренному росту и развитию насекомых.

Углеводы играют важную роль в пищевом рационе насекомых. Они обязательно должны присутствовать в пище специализированных фитофа-

гов (моно- и олигофагов) у которых недостаточно выражена способность к синтезу углеводов из липидов и аминокислот. Например, личинки хлопкового долгоносика быстро погибают при питании кормом, лишенным сахаров. Отсутствие или недостаточное содержание углеводов в пищевом рационе вызывает гибель личинок саранчи, а повышение их концентрации стимулирует личиночный рост. Для имагинальных стадий многих перепончатокрылых, двукрылых, чешуекрылых углеводное питание составляет необходимое условие развития гонад. Обычно потребность насекомых-фитофагов в углеводах полностью удовлетворяется при высоком их содержании, достигающем 40-70% от общей массы сухой пищи. Однако гусеницы листоверток способны довольствоваться низким содержанием углеводов – 0,9% для самцов и 4% - для самок. В этом отношении они напоминают насекомых-зоофагов, у которых потребность в углеводах очень незначительна. А личинки двукрылых потребляющих мясо и другие продукты животного происхождения благополучно выживают и развиваются даже при полном исключении углеводов из пищи. Гусеницы большой восковой моли тоже могут завершить свое развитие на корме без углеводов. Эти насекомые способны к синтезу углеводов из аминокислот и липидов. Потребности насекомых в углеводах мало специфичны, достаточно включать в их рацион любые легко усваиваемые сахара: глюкозу, фруктозу, мальтозу, трегалозу, сахарозу. У германского таракана глюкоза, сахароза и мальтоза являются оптимальными для усвоения углеводами, а целлобиоза и рамноза не усваиваются. Некоторые неусваиваемые сахара могут быть токсичными для насекомых. Липиды могут синтезироваться насекомыми из углеводов и аминокислот, поэтому их присутствие в пищевом рационе не обязательно. Только некоторые ненасыщенные жирные кислоты и стерины – обязательные компоненты полноценной пищи насекомых. Личинки жуков и комаров, гусеницы должны обязательно получать с пищей либо линолевую, либо линоленовую кислоту. При снижении содержания этих кислот в пище увеличивается продолжительность развития, повышается смертность гусениц, появляются уродства у бабочек. Полноценная пища саранчовых тоже должна содержать линолевую кислоту. При ее недостатке нарушается имагинальная линька, и нарушаются процессы формирования крыльев. Все насекомые нуждаются в холестерине, который можно заменить другими стеринами животного или растительного происхождения. Доказано, что насекомые не могут синтезировать стерины из других химических соединений. У всех многоклеточных стерины участвуют в формировании субклеточных мембран, помимо этого у насекомых они являются предшественниками гормона линьки – *экдизона*.

3. Потребность насекомых в витаминах

Насекомые предъявляют специфические требования к содержанию в пище тех витаминов, которые они не способны синтезировать. Например, минимально необходимое содержание многих витаминов в пищевом ра-

ционе саранчовых составляет от 2,5 до 5 мкг на 1 г пищи. Некоторые насекомые получают необходимые им витамины от симбиотических микроорганизмов, заселяющих кишечник и жировое тело. Отсутствие в пище витамина А или его предшественника В-каротина отражается на зрительных способностях и окраске, но мало влияет на процессы роста и размножения. Насекомые не нуждаются в витамине Д. Этот витамин принадлежит к числу стероидов, но он не способен возмещать потребность насекомых в стеринах. Витамин С у насекомых принимает активное участие в биохимических процессах. Насекомые-зоофаги способны к самостоятельному синтезу этого витамина, но фитофагам он необходим в пищевом рационе.

Витамин Е – необходим в пищевом рационе насекомых. Отсутствие его в пище приводит к полной или частичной стерильности самцов и самок. Все насекомые нуждаются в витаминах группы В. Они могут быть исключены из пищевого рациона только в том случае, если поставляются симбиотическими организмами. Сами насекомые не в состоянии синтезировать 7 наиболее важных витаминов группы В: тиамин (В₁), рибофлавин (В₂), биотин, фолиевой кислоты (В₄), пантотеновой кислоты (В₅), пиридоксин (В₆), никотиновой кислоты (РР). Эти витамины входят в состав ферментов, участвующих в энергетическом обмене и синтезе органических соединений. Тиамин (В₁) образует небелковую группу фермента, обеспечивающего включение пировиноградной кислоты в цикл Кребса. Рибофлавин (В₂) и никотиновая кислота (РР) входят в состав ферментов участвующих в промежуточном дыхательном обмене. Фолиевая кислота участвует в синтезе нуклеотидов и заменимых аминокислот. Пантотеновая кислота (В₅) является одним из структурных компонентов сложной молекулы КоА (коэнзим А). Пиридоксин (В₆) играет ответственную роль в азотистом обмене, в процессах синтеза и распада аминокислот. Биотин входит в состав ферментов, синтезирующих жирные кислоты. При недостатке любого из перечисленных витаминов наблюдаются сильнейшие нарушения метаболических процессов и гибель насекомых. Однако имагинальные стадии не нуждаются в поступлении витаминов с пищей, потому что они получают их от личиночных стадий.

4. Пищевые аттрактанты и репелленты

У многих насекомых существует пищевая специализация, определяющая их способность потреблять разную пищу. Неодинаковая степень пищевой специализации особенно наглядно проявляется у фитофагов. Так гусеницы американской белой бабочки питаются более чем 300 видами растений. Это – полифаг. Олигофаги – питаются определенными растениями. Например, большая злаковая тля питается злаками и другими однодольными. Колорадский жук использует для питания пасленовые. Монофаги – одним видом растений или несколькими видами. Пример, тутовый шелкопряд, большой сосновый лубоед. Выбор насекомыми кормовых растений редко определяется визуальными и механическими стимулами.

Обычно пищевая специализация фитофагов основана на их способности реагировать на определенные химические вещества, содержащиеся в растениях. Раньше считалась вероятной связь олигофагии фитофагов со специфичностью белков пищи. В настоящее время показано, что стимулами, определяющими пищевую специализацию олигофагов, могут быть различные органические соединения. Они содержатся в растительном корме, но, как правило, не имеют питательной ценности. К таким соединениям относятся пищевые аттрактанты и репелленты.

Химические стимулы, привлекающие насекомых к источнику пищи называются *аттрактантами*. В пищевом рационе насекомых они играют роль «приправы», создающей вкус и аромат растений. Пища, содержащая аттрактанты охотнее поедается насекомыми и полнее удовлетворяет их потребности в основных и дополнительных компонентах пищи. Поэтому существует прямая связь между степенью привлекательности пищи и ее оптимальностью, т.е. способностью поддерживать высокие темпы роста насекомых при минимальной смертности. Основными аттрактантами, определяющими пищевую специализацию олигофагов, являются глюкозиды, терпены и флавоноиды. Гусениц и бабочек белянок рода *Pieris* привлекает горчичное масло (глюкозид). Жуков-заболонников привлекают различные терпены, присутствующие в коре и заболони хвойных. У жуков-листоедов, питающихся гречишными, выбор кормового растения определяется аттрактантными свойствами некоторых флавоноидов.

Репелленты – это вещества, отталкивающие насекомых от источника пищи. Растения, содержащие эти вещества в достаточной концентрации, не принимаются насекомыми в пищу. Например, короткокрылый конек не принимает в пищу душистый колосок из-за высокого содержания кумарина, а другими злаками охотно питается. Репеллентное действие некоторых природных соединений можно использовать в практических целях при поисках антифидантов. Это искусственно синтезированные или выделенные из растений вещества препятствующие питанию насекомых на растениях. Например, из тропических растений сем. Вербеновых удалось выделить дитерпены, которые при наружном нанесении их на кормовое растение, полностью исключают их поедаемость гусеницами совки *Spodoptera Pitura*. Антифиданты могут найти широкое применение для защиты сельскохозяйственных культур от вредителей. Пищевые аттрактанты и репелленты являются «опознавательными знаками», указывающими на съедобность или несъедобность определенных растений для насекомых-фитофагов. Наличие аттрактанта свидетельствует о том, что данное растение по опыту всех предыдущих поколений пригодно для питания насекомых. Наличие репеллента запрещает использование данного растения в пищу. Следует учитывать, что одно и то же вещество может выступать в роли аттрактанта для одних насекомых и в роли репеллента по отношению к другим. По способу восприятия аттрактанты и репелленты могут быть

дистантными и контактными. Дистантные – обуславливают запах пищи, они воспринимаются обонятельными сенсиллами антенн. Контактные – обуславливают вкус пищи. Они воспринимаются вкусовыми сенсиллами ротовых органов, кончиков лапок. У гусениц сенсиллы оценивающие воздействие контактных аттрактантов и репеллентов находятся на максиллах, у бабочек – на кончиках лапок.

5. Искусственные питательные среды

При разведении насекомых в лабораториях, на биофабриках широко применяются искусственные питательные среды, содержащие все необходимые компоненты пищи. Искусственные среды подразделяются на заменяющие, полусинтетические и синтетические. *Заменяющая питательная среда* – имеет неопределенный химический состав и формируется на основе неочищенных продуктов. Пример, для разведения дрозофил среда готовится из агара, манной крупы, сахара и засеивается дрожжами. *Полусинтетическая питательная среда* – содержит искусственно приготовленные очищенные продукты (белки, жиры, углеводы, витамины) и компоненты естественной пищи насекомых. Для фитофагов эти компоненты включаются в среду в виде растертых, высушенных листьев или намоченных в воде плодов и семян. В полусинтетическую среду рекомендуют также добавлять зародыши пшеницы в качестве богатого источника незаменимых аминокислот, витаминов группы В, стероидов и жирных кислот. *Синтетическая питательная среда* – состоит из искусственно приготовленных очищенных веществ. Идеальная синтетическая среда должна содержать только вещества известного химического состава. Такая среда называется *химически определенной*. Синтетические среды могут быть химически неопределенные, когда они содержат такие сложные продукты, как казеин, яичный альбумин, декстрин, агар и др. Во всех этих продуктах в виде примесей есть витамины и минеральные соли. Использование заменяющей и полусинтетической среды позволяет получать высокие показатели в отношении скорости развития, выживаемости и плодовитости насекомых. Иногда искусственная питательная среда оказывается даже более благоприятной, чем естественная пища. Применение такой среды создает возможность непрерывного выращивания насекомых и получения их в массовых количествах. Но заменяющие и полусинтетические среды мало пригодны для изучения потребностей насекомых в химических компонентах пищи. Подобные исследования проводятся с использованием синтетических сред.

6. Роль симбиотических микроорганизмов в питании и пищеварении насекомых

На поверхности и внутри тела насекомых обнаружены многочисленные микроорганизмы, в том числе бактерии, дрожжевые грибы и простейшие. Некоторые из этих микроорганизмов являются патогенными для насекомых, а другие находятся в симбиотических отношениях с насекомыми.

Симбионты могут участвовать в переваривании трудно усваиваемой пищи, снабжать насекомых витаминами и другими необходимыми веществами. В число пищеварительных ферментов, продуцируемых микроорганизмами, входят карбогидразы, протеазы и липазы. В некоторых случаях симбионты поставляют ферменты такие же, как ферменты выделяемые насекомыми. Но в других случаях симбионты выделяют такие ферменты, которые самими насекомыми не продуцируются. Например, тараканы, термиты питающиеся древесиной не имеют соответственной целлюлазы и сбраживают клетчатку с помощью жгутиконосцев из отрядов Полимасстигиды и Гипермасстигиды, которые живут в задней кишке.

Некоторые симбионты могут синтезировать витамины, стерины и незаменимые аминокислоты. У табачного жука, хлебного точильщика личинки нуждаются только в двух витаминах группы В. А после удаления симбионтов они требуют 7 витаминов, т.е. пять витаминов группы В личинкам поставляют симбионты. В данном случае дрожжевые грибы являются поставщиками витаминов группы В. У тараканов, симбиотические организмы снабжают организм хозяина витаминами, незаменимыми аминокислотами. Симбионты имеют особенно большое значение в питании кровососущих насекомых, так как кровь содержит очень мало витаминов. Например, у клопа поставщиками необходимых витаминов являются актиномицеты. Они снабжают клопов пиридоксином, тиамином, пантотеновой и никотиновой кислотами. Биотин и фолиевая кислота также выделяются симбионтами, но они в достаточных количествах присутствуют в самой крови. Личинки клопа лишённые симбионтов плохо растут и не достигают имагинальной стадии, несмотря на поглощение большого количества крови. После заражения личинок симбионтами эти симптомы пищевой недостаточности вскоре исчезают.

ТЕМА 6. ВЫДЕЛЕНИЕ

1. Основные пути выделения и функции выделительных органов

В результате распада химических компонентов пищи в гемолимфе накапливаются вода, углекислота, различные соли и азотистые соединения. Функции органов выделения заключаются в удалении из организма этих конечных продуктов обмена веществ и поддержании постоянства внутренней среды. *Мальпигиевы сосуды* и задняя кишка служат основными органами выделения у подавляющего большинства насекомых. Мальпигиевы сосуды имеют вид трубочек открывающихся на границе средней и задней кишки. Число этих трубочек подвержено широкой изменчивости (от 2–8 до 80–100). У скрыточелюстных мальпигиевы сосуды вообще отсутствуют. У крылатых насекомых они хорошо развиты и наблюдается ясно выраженная *олигомеризация* – уменьшение числа трубочек в процессе филогенеза. Вторичная редукция мальпигиевых сосудов наблюдается у

тлей. Мальпигиевы сосуды могут свободно заканчиваться в гемолимфе, могут срастаться своими концами, образуя замкнутые петли, могут прирастать к задней кишке. Последнее получило название – *криптонефрия*. Это специальное приспособление для экономии расхода влаги, так как криптонефридиальная часть трубочки помогает насасывать воду из задней кишки. Криптонефрия характерна для сетчатокрылых, жуков, гусениц и личинок пилильщиков. У живущих в воде плавунцов и живущих в почве личинок шелконов мальпигиевы сосуды свободные, а у обитателей наземных стадий они криптонефридиальные. Например, листоеды ведут открытый дневной образ жизни и имеют криптонефридиальные сосуды. Полость мальпигиевых сосудов заполнена экскретами, растворенными или взвешенными в воде. Стенки сосудов построены из однослойного эпителия, который прикрывается снаружи базальной мембраной и мышечными волокнами. Поверхность эпителиальных клеток обращена внутрь сосуда, несет рабдориум (палочковый слой). Его строение неодинаково у разных видов насекомых. Сокращения мышечных волокон обуславливают перистальтические и антиперистальтические движения сосудов, необходимые для перемешивания экскретов и их проталкивания в кишечник. Экскреторные функции мальпигиевых сосудов тесно связаны с функциями задней кишки. В простейшем случае мальпигиевы сосуды только насасывают воду из гемолимфы и передают ее в заднюю кишку. Все остальные задачи выполняют ректальные сосочки задней кишки. Они возвращают в гемолимфу воду и другие полезные вещества, а обезвреженные экскреты и лишние молекулы удаляют из организма. Но у многих насекомых мальпигиевы сосуды тоже участвуют в обратном отсасывании воды, хотя и в этом случае ректальные сосочки играют важную роль в окончательном формировании экскретов.

Таким образом, мальпигиевы сосуды и задняя кишка образуют единый комплекс выделительных органов избавляющих гемолимфу от конечных продуктов обмена веществ. Некоторые органы также могут участвовать в выделении. Например, у гусениц семейства сатурнид средняя кишка участвует в выделении из организма ионов K^+ , содержащихся в растительном корме. Калий поглощаемый с растительной пищей может легко пройти через стенку кишечника в гемолимфу и вызвать ее перенасыщение неорганическими ионами. Для противодействия пассивному потоку ионов, направленному из полости кишечника в полость тела, необходима обратная транспортировка калия в кишечник. Эту задачу выполняют клетки средней кишки. Это особые клетки, они снабжены «калиевыми помпами», которые активно переносят ионы калия в полость кишечника из гемолимфы. Помпы проявляют избирательное отношение к неорганическим ионам: они пропускают только ионы калия и рубидия, а натрия и лития не пропускают. У бабочек сатурнид определенную роль в процессах выделения играют парные лабиальные железы. Основным секреторным продуктом

этих желез является KHSO_3 . Предполагается, что максиллярные железы клопов тоже выполняют выделительную функцию. У тараканов описаны особые урикозные железы, секретирующие мочевую кислоту. Урикозные железы относятся к мужским придаточным железам: представлены группой обособленных трубочек. Продуцируемая ими мочевая кислота изливается на сперматофоры и предохраняет их от поедания самками или другими насекомыми.

Мальпигиевы сосуды и задняя кишка относятся к органам эмункториальной экскреции. Они освобождают организм от конечных продуктов обмена веществ путем выделения экскретов во внешнюю среду. Органы накопительной экскреции конечные продукты обмена веществ получают из гемолимфы, но не выносят их наружу, а накапливают. У насекомых такими органами являются жировое тело и перикардальные клетки. Жировое тело состоит из клеток, накапливающих запасные питательные вещества. Но там есть особые уратные клетки, накапливающие мочевую кислоту. Выделительная функция этих клеток приобретает важное значение в те периоды развития насекомых, когда деятельность эмункториальных органов становится невозможной. Например, у эндопаразитических личинок перепончатокрылых, двукрылых экскреторные продукты откладываются в жировом теле, потому что их попадание в организм хозяина приведет к отравлению и гибели хозяина. Вынос экскретов наружу осуществляется лишь после вылета имаго. Личинки ос, шмелей, пчел всю жизнь проводят в небольших ячейках заполненных пищей и не выделяют экскременты до момента окукливания. У личинки медоносной пчелы мальпигиевые сосуды заканчиваются слепо в гемолимфе и не содержат мочевую кислоту. Только у куколки мальпигиевы сосуды соединяются с кишечником и постепенно переносят сюда мочевую кислоту, накопившуюся в уратных клетках жирового тела за весь личиночный период. Освобождение кишечника от экскретов происходит во время первого вылета из улья. Перикардальные клетки обычно окружают аорту и сердечный сосуд. Эти клетки активно поглощают красители, крупные белковые молекулы и коллоидные частицы попадающие в гемолимфу. Дополнительными органами накопительной экскреции являются эпидермальные клетки и их производные. Конечные продукты обмена веществ могут использоваться эпидермисом для синтеза пигментов – меланинов, охромонов, птеринов. Птериновые пигменты синтезируются из тех же самых пуриновых оснований (аденина и гуанина) что и мочевая кислота. Полагают, что первоначально птерины были экскретами, но в ходе эволюции вторичная пигментная функция птеринов вытеснила их первичную экскреторную функцию.

2. Формирование экскретов в выделительных органах

Процесс формирования и выделения экскретов называется *диурез*. Для большинства наземных насекомых характерно сильное обезвоживание экскретов во время диуреза. Например, у кровососущего клопа через не-

сколько дней после питания в составе экскретов содержится примерно 55% азотистых веществ, 40% минеральных соединений и только 5% воды. У водных насекомых содержание воды в экскретах значительно выше, чем у наземных. Формирование экскретов в мальпигиевых сосудах и задней кишке происходит в две фазы. В первую фазу происходит фильтрация плазмы гемолимфы, а во вторую – вода и другие полезные продукты подвергаются обратному всасыванию (реабсорбции) и возвращаются в гемолимфу. Окончательно сформировавшиеся экскреты выводятся наружу вместе с экскрементами. Содержащаяся в мальпигиевых сосудах жидкость соответствует первичной моче млекопитающих. Она образуется во время первой фазы экскреторного процесса за счет фильтрации из гемолимфы воды, солей, сахаров, аминокислот и конечных продуктов азотистого обмена. По осмотическому давлению эта жидкость почти не отличается от гемолимфы, но концентрация ионов калия в ней намного выше, чем в гемолимфе. Этот факт свидетельствует об особой роли ионов K^+ в формировании экскретов и активном переносе K^+ в полость мальпигиевого сосуда. Жидкость, содержащаяся в задней кишке, образуется во время второй фазы экскреции. Она соответствует вторичной моче млекопитающих. При формировании вторичной мочи осмотическое давление заметно возрастает, благодаря реабсорбции воды. Сравним диурез у трех насекомых.

У палочника *Carausius morosus* мальпигиевы сосуды свободно заканчиваются в полости тела, не срастаются с задней кишкой. На всем протяжении выделительной трубочки палочника клетки имеют одинаковое строение и все они формируют первичную мочу. Ионы Na^+ , K^+ активно транспортируются в полость сосуда, а ионы Ca^{2+} , Mg^{2+} , анионы, аминокислоты, сахара, проникают в мальпигиевый сосуд пассивно, по градиенту концентрации. Перенос молекул воды сопряжен с активным переносом ионов K^+ . Формирование вторичной мочи происходит только в задней кишке палочника. Вода, неорганические ионы, аминокислоты и сахара через стенки задней кишки возвращаются в гемолимфу. Мочевая кислота в первичной моче содержится в такой же концентрации, как и в гемолимфе. Предполагается, что мочевая кислота проникает в мальпигиевы сосуды в виде хорошо растворимых уратов K и Na . Когда эти соли попадают в заднюю кишку, K и Na высвобождаются, а плохо растворимая мочевая кислота выпадает в осадок и включается в состав вторичной мочи. У клопа-кровососа имеется 4 свободных мальпигиевых сосуда. Каждый сосуд подразделен на 2 четко обособленных отдела – дистальный и проксимальный. Клетки дистального отдела (это 2/3 трубочки) фильтруют плазму гемолимфы и формируют первичную мочу. Реабсорбция воды и полезных веществ начинается в проксимальном отделе сосуда (1/3 длины) и завершается в задней кишке. В дистальном отделе сосуда содержание мочевой кислоты составляет 3%, в проксимальном 10%, в задней кишке 97,5%. Следовательно, у клопа-кровососа проксимальный отдел мальпигиева сосуда

частично принимает на себя функцию по формированию вторичной мочи.

Крипонефридиальные мальпигиевы сосуды гусениц подразделяются на 3 отдела – дистальный, медиальный и проксимальный. Дистальный прирастает к задней кишке. В медиальном отделе происходит формирование первичной мочи, в проксимальном – реабсорбция, в дистальном – отсасывается вода из задней кишки – осуществляется осморегуляция. Сравнение функциональной организации мальпигиевых сосудов палочника, клопа-кровососа и гусениц демонстрирует одно из направлений эволюции выделительных органов. В процессе приспособления насекомых к условиям наземного существования происходило расширение функций мальпигиевых сосудов – от фильтрации жидкой части гемолимфы к процессам реабсорбции, связанным с формированием вторичной мочи.

3. Регуляция выделения

У насекомых диурез регулируется диуретическим гормоном. Он продуцируется нейросекреторными клетками центральной нервной системы. Этот гормон усиливает секрецию первичной мочи мальпигиевыми сосудами. Гормон выделяется в гемолимфу во время питания. Пока он присутствует в гемолимфе, поддерживается высокая скорость диуреза. У палочников и клопов-фитофагов диуретический гормон выделяется мозгом и кардиальными телами, а у клопа-кровососа этот гормон выделяется сложным грудным ганглием. Ведущая роль грудного ганглия в регуляции выделения представляет собой специальную адаптацию, так как клоп насасывает крови в 2–3 раза больше собственной массы. Гормон грудных ганглиев позволяет клопу быстро избавиться от токсических веществ, образующихся при переваривании крови. Гормон увеличивает диурез в 1000 раз, а у растительноядных клопов гормон мозга вызывает лишь 6-кратное повышение скорости диуреза.

4. Химический состав азотистых экскретов

Расщепление углеводов и жиров в теле животных приводит к образованию углекислоты и воды. При расщеплении нуклеотидов и белков помимо этих неспецифических продуктов обмена веществ образуются специфичные экскреторные продукты, содержащие азот. У большинства наземных насекомых основным конечным продуктом азотистого обмена является мочевая кислота, а у водных насекомых и личинок мясных мух – аммиак. При распаде нуклеотидов получают обогащенные азотом пиримидиновые – цитозин, тиамин, урацил; и пуриновые основания – гуанин и аденин. Пиримидиновые основания дальше используются в организме для построения нуклеотидов. Пуриновые основания подвергаются окислению и дезаминированию по уриколитическому пути. *Уриколитический путь* – это от аденина и гуанина через гипоксантин и ксантин к мочевой кислоте. Выбор мочевой кислоты в качестве главного азотистого экскрета у насекомых обусловлен ее сравнительно низкой токсичностью, слабой растворимостью в воде. Мочевая кислота выпадает в осадок из водного раствора,

поэтому ее выведение из организма не связано со значительными затратами воды. Преобладание в экскретах мочевой кислоты характерно для высокоорганизованных наземных насекомых и может рассматриваться как следствие приспособления насекомых к сохранению влаги. Низкая токсичность мочевой кислоты позволяет ей накапливаться в уратных клетках жирового тела, что открывает еще один путь для избавления организма от конечных продуктов азотистого обмена. Аллантаиновая кислота тоже слабо растворима и у некоторых гусениц и бабочек является основным продуктом экскреции. У водных насекомых распад нуклеотидов идет до образования аммиака. Это простейший продукт азотистого обмена, но он хорошо растворим в воде, и даже при низких концентрациях может вызывать тяжелое отравление организма. Для его выведения из организма надо много воды, это могут себе позволить только водные насекомые. Среди наземных видов только личинки мясных мух, живущие в жидком мясном субстрате, тоже выделяют аммиак подобно водным насекомым.

При распаде белков получают аминокислоты, большая часть которых подвергается дальнейшим превращениям по урикогелическому пути – аминокислоты → аммиак → мочевины → аллантаиновая кислота → аллантаин → мочевая кислота. Такие аминокислоты как аргинин и гистидин содержат азота почти столько же, сколько и мочевая кислота (33%), поэтому они выводятся из организма сразу и не включаются в урикогелический путь образования азотистых экскретов. Все насекомые способны к урикогелическому и уриколитическому путям образования азотистых экскретов. Эти два пути сочетаются у всех насекомых, но у большинства наземных преобладает урикогелический путь. У личинок мясных мух – конечный продукт обмена – аммиак образуется и по одному пути и по второму, а у личинок стрекоз – уриколитический путь завершается образованием мочевой кислоты, а урикогелический – образованием NH_3 .

5. Строение жирового тела

Жировое тело имеет мезодермальное происхождение. Оно не имеет определенной формы, располагается между кишечником и покровами, часто имеет многочисленные лопасти, понижающиеся между внутренними органами. В составе жирового тела выделяют два слоя: висцеральный – вокруг кишечника; париетальный – ближе к покровам. Окраска жирового тела в основном желто-белая, но может быть желтой и даже зеленой. Жировая ткань присутствует на всех стадиях развития, но лучше всего развита у личинок последнего возраста. Во время линек, голодания, метаморфоза при развитии половых продуктов и диапаузе расходуются резервные вещества, и происходит частичная редукция жирового тела. На развитие жирового тела влияют: длина дня, температура, химический состав и количество пищи. Клетки жирового тела близки к гемоцитам. У многих насекомых удается обнаружить постепенные морфологические переходы от типичных гемоцитов к клеткам оседающим на внутренних органах, а затем к клеткам

жировой ткани. Поэтому жировое тело и гемолимфу часто рассматривают как единую систему тканей внутренней среды.

Клетки жирового тела и гемоциты связаны функционально. В период активного питания личинок гемоциты переносят усвоенные пищевые продукты от кишечника к жировому телу. В нем накапливаются резервные питательные вещества. В случае необходимости эти вещества могут быть вновь переданы гемоцитам и разнесены ими по всему телу. Следовательно, гемоциты и жировое тело выполняют отдельные операции по рациональному использованию питательных веществ. Жировое тело является не только накопителем питательных веществ, но и основным органом промежуточного обмена. В клетках жирового тела протекают процессы биосинтеза белков, жиров и углеводов и их взаимных превращений. Жировое тело считают аналогом печени млекопитающих. Синтез резервных и транспортных продуктов происходит в клетках жирового тела, называемых *трофоцитами*. Резервные вещества откладываются про запас в трофоцитах, а транспортные попадают в гемолимфу и доставляются ею к различным органам. Гистохимическое изучение трофоцитов показывает динамику накопления и расходования резервных продуктов в жировом теле. Так, у личинок комаров рода *Aedes* в младших возрастах в трофоцитах содержатся резервные липиды, у личинок III-его возраста в трофоцитах появляется гликоген, перед окукливанием у личинок появляются белковые резервные продукты. Постепенное расходование резервов жирового тела происходит на куколочной стадии и завершается в первые дни имагинальной жизни. При голодании насекомых количество резервных продуктов в жировом теле быстро уменьшается. У личинок комара (*Aedes*) после 12-ти дневного голодания жировые капли, гранулы гликогена и белка исчезают полностью. В трофоцитах остаются только вакуоли заполненные водой. Во время питания запасные питательные вещества вновь откладываются в трофоцитах. Если личинки потребляют углеводную пищу, в трофоцитах откладываются гликоген и жир. Если личинки питаются только оливковым маслом – единственный резервный продукт – жировые капли. Если личинки питаются только белковой пищей – в трофоцитах откладываются жировые капли и гранулы белка. Таким образом, жиры синтезируются и накапливаются в трофоцитах при любом химическом составе пищи. Жиры играют роль важнейших резервных продуктов у всех насекомых. Кроме трофоцитов в состав жирового тела входят уратные клетки и мицетоциты. Уратные клетки накапливают мочевую кислоту. Мицетоциты – специальные клетки, в которых живут симбиотические микроорганизмы. Уратных клеток и мицетоцитов в жировом теле намного меньше чем трофоцитов.

6. Резервные и транспортные продукты жирового тела

Углеводы запасаются в трофоцитах жирового тела в виде резервного полисахарида – гликогена. В жировом теле содержится 20–30% гликогена по отношению к сухой массе этого органа. Но содержание гликогена силь-

но изменяется во время роста и развития насекомых. Например, у гусениц тутового шелкопряда количество гликогена в трофоцитах увеличивается с 5 до 20% на протяжении пятого возраста. Основной транспортный углевод насекомых – трегалоза (дисахарид). Жировое тело – единственный поставщик трегалозы, содержащейся в гемолимфе. Синтез трегалозы успешно осуществляется даже изолированными участками жировой ткани, помещенными в инкубационную среду. В жировом теле существуют конкурентные взаимоотношения между синтезом трегалозы и гликогена. Оба углевода синтезируются из глюкозы. Направление метаболических превращений углеводов в жировом теле регулируется гормональным путем. Гормон линьки – экдизон вызывает усиленный синтез трегалозы, а в отсутствие этого гормона глюкоза превращается в гликоген. Следовательно, в период линьки, когда эпидермальные клетки нуждаются в глюкозе для построения новой кутикулы, стимулируется образование транспортного сахара – трегалозы, а отложение резервного углевода – гликогена временно прекращается.

Липиды находятся в клетках жирового тела в виде капельно-жидких включений, состоящих в основном из глицеридов. Триглицериды соответствуют резервным липидам жирового тела. Транспортные липиды, которые синтезируются жировым телом и передаются в гемолимфу, состоят из диглицеридов и триглицеридов. Содержание липидов в жировом теле составляет 50-70% от сухой массы этого органа, 85-95% липидов приходится на долю триглицеридов. Остальные липиды жирового тела представлены диглицеридами, моноглицеридами, свободными жирными кислотами, фосфолипидами и стеринами. Основные фосфолипиды жирового тела – это фосфатидилэтаноламин и фосфатидилхолин. При постэмбриональном развитии насекомых качественный состав липидов остается постоянным, но количество их сильно изменяется и достигает максимума перед окукливанием. Повышенное содержание триглицеридов особенно характерно для миграционного состояния и диапаузы насекомых. Например, во время миграций саранчовых и бабочек данаид основными энергетическими резервами служат триглицериды жирового тела. При подготовке к диапаузе у мух и дубового шелкопряда происходит накопление липидов, представленных главным образом в виде триглицеридов. Наиболее обычные кислоты жирового тела – это олеиновая, пальмитиновая, стеариновая кислоты. У чешуекрылых отмечают высокое содержание пальмитолеиновой и линоленовой кислот, а у клопа-солдатика жировое тело содержит много линоленовой кислоты. В жировом теле синтезируются насыщенные жирные кислоты и ненасыщенные с одной двойной связью. Полиненасыщенные жирные кислоты, содержащие больше одной двойной связи, насекомыми обычно не синтезируются, а получают их насекомые из пищи. Жирные кислоты используются как энергетический материал, как исходные компоненты для синтеза глицеридов и фосфолипидов. Белки накапливаются в

трофоцитах в виде гранул. Содержание белков сильно изменяется в ходе развития и метаморфоза. У насекомых с полным метаморфозом в конце личиночной стадии содержание белка достигает максимума – 40-50% от сухой массы жирового тела. По относительному содержанию в жировом теле белки лишь немного уступают липидам. Жировое тело синтезирует резервные белки и накапливает их в трофоцитах, а также синтезирует транспортные белки, накапливая их в гемолимфе. Вителлогенины – типичные транспортные белки, они продуцируются клетками жирового тела у самок насекомых и используются для формирования желтка в развивающихся яйцах. У бабочек вителлогенин впервые появляется перед окукливанием гусениц, а его содержание достигает максимума в конце куколочной стадии. У насекомых с неполным превращением содержание вителлогенина достигает максимума в первые дни жизни имаго. В обоих случаях наиболее интенсивный синтез вителлогенинов совпадает по времени с отложением желтка в яйцах.

Синтез резервных и транспортных белков регулируется гормонами. Активационный гормон кардиальных желез стимулирует синтез белка в жировом теле. Экдизон – гормон линьки проторакальных желез насекомых тоже способствует быстрому включению аминокислот в белки жирового тела. Ювенильный гормон прилежащих тел задерживает метаморфоз и обладает гонадотропным действием, т.е. оказывает стимулирующее действие на синтез вителлогенинов.

Нуклеиновые кислоты не относятся ни к резервным ни к транспортным продуктам жирового тела, но они определяют синтез белков. ДНК содержится в ядрах трофоцитов, РНК в ядрах и цитоплазме. Содержание ДНК в жировом теле поддерживается на постоянном уровне в течение всего жизненного цикла. Скорость синтеза РНК и ее содержание в каждом личиночном возрасте поддерживаны циклическим изменением, связанным с периодом линек. Минимальный уровень синтеза РНК в трофоцитах наблюдается перед линькой, максимальный – вскоре после линьки. В начале куколочной стадии скорость синтеза РНК минимальная, в конце куколочной стадии достигает максимума. У имаго синтез РНК коррелирует с созреванием половых продуктов. Самый низкий уровень РНК наблюдается у диапаузирующих насекомых. Гормон линьки – экдизон активирует синтез РНК в ядрах трофоцитов.

ТЕМА 7. ДЫХАНИЕ НАСЕКОМЫХ

1. Кожное дыхание

Основные органы дыхания у насекомых трахеи, открывающиеся наружу дыхальцами (стигмами). Открытая трахейная система или система трахей с дыхальцами типична для наземных насекомых и водных, дышащих атмосферным воздухом. Замкнутая трахейная система лишена дыха-

лец, характерна для водных насекомых и эндопаразитов. Такая дыхательная система называется апнейстической, а насекомые с такой дыхательной системой апнейстическими насекомыми. Почвенные мелкие насекомые, например, протуры, ногохвостки вообще не имеют дыхательной системы и дышат всей поверхностью тела. Почти все насекомые, имеющие открытую или замкнутую трахейную системы способны и к кожному дыханию. Например, личинки комаров-долгоножек живут в почве и имеют открытую дыхательную систему, и дышат всей поверхностью тела. У апнейстических насекомых есть органы местного кожного дыхания – это хвостовые придатки у личинок наездников или хвостовые пузыри у личинок паразитических мух.

2. Жаберное дыхание

Многие водные личинки насекомых имеют замкнутую трахейную систему, дышат растворенным в воде кислородом через жабры и кожные покровы. Существует два типа жабр.

Трахейные жабры – это пластинки, полость которых заполнена гемолимфой и имеет сильно ветвистую трахею.

Кутикулярные жабры – имеют форму трубки, возникающей на месте дыхальца или рядом с ним.

Трахейные жабры обнаружены у личинок поденок, веснянок, стрекоз, ручейников и некоторых других водных насекомых. Они расположены по бокам брюшка или на конце его. Своеобразную модификацию трахейных жабр представляют внутренние ректальные жабры личинок стрекоз из подотряда *Anisoptera*. Эти жабры находятся в прямой кишке. Их дыхательная поверхность состоит из большого числа складчатых лепестков стенок прямой кишки. Периодически набирая и выбрасывая воду через анальное отверстие, личинка создает вентиляцию жаберных лепестков. Дыхание с помощью трахейных жабр в принципе не отличается от кожного дыхания. Растворенный в воде кислород проникает в замкнутую трахейную систему благодаря диффузии его как через жаберные лепестки, так и через всю остальную поверхность тела. У личинок поденок только 45–47% поглощаемого кислорода диффундирует через трахейные жабры, а весь остальной газообмен осуществляется через поверхность тела. Ампутация наружных трахейных жабр обычно приводит к снижению двигательной активности личинок из-за уменьшения дыхательной поверхности. Ампутация жабр приводит также к нарушению вентиляции тела. Вентиляционное движение трахейных жабр отражает одну из основных функций этих органов – функцию поддержания постоянной циркуляции воды вокруг дыхательной поверхности тела. Эта функция трахейных жабр приобретает особенно важное значение в воде, обедненной кислородом. Поэтому при снижении содержания кислорода в воде у личинок поденок увеличивается частота колебаний жаберных лепестков. При дыхании с помощью ректальных жабр лепестки дыхательного аппарата омываются водой, которая ритмически на-

сасывается через анальное отверстие. У личинок стрекоз подотряда разнокрылые ректальные жабры обеспечивают более 90% всего газообмена.

Кутикулярные жабры обнаружены у куколок многих двукрылых и некоторых жесткокрылых. Местоположение жабр и их форма подвержены большой изменчивости. У куколок мошек длинные жаберные нити размещаются вблизи головы, у куколок комаров длинные жаберные нити располагаются на конце брюшка. Дыхательная поверхность кутикулярных жабр образует пластрон – это тонкая пленка воздуха на гидрофобной сеточке создаваемой микроструктурами эпикутикулы. У куколок комара пластрон имеет вид «осьминогов», между ножками которых задерживаются прослойки воздуха и кислород диффундирует в полость дыхальца. Кутикулярные жабры несущие пластрон имеют типично водные и амфибиотические насекомые. В воде эти жабры поглощают кислород только в условиях хорошей аэрации. В отличие от других типов жабр кутикулярные жабры хорошо выдерживают длительное пребывание вне воды, так как пластрон не подвержен высыханию. Поэтому пластронное дыхание особенно выгодно тем насекомым, личинки которых живут и окукливаются в приливно-отливной зоне рек и морей.

3. Строение открытой трахейной системы

В открытую трахейную систему воздух поступает через дыхальца, снабженные замыкательными аппаратами. У полипнейстических насекомых (насекомых с открытой дыхательной системой) имеется 8–10 пар дыхалец: 1–2 пары грудных и 7–8 пар брюшных. Олигопнейстические насекомые имеют 1–2 пары дыхалец, апнейстические насекомые лишены дыхалец, они заросли кутикулой. Каждое дыхальце ведет в атриальную полость (атриум). За счет стенок этой полости образуются замыкательный аппарат и специальная система фильтрации воздуха. Замыкательный аппарат может быть наружным или внутренним. Наружный замыкательный аппарат представлен двумя вальвами, закрывающими вход в трахею. Внутренний замыкательный аппарат, представлен структурами, располагающимися в глубине атриума. Система фильтрации воздуха присутствует только в дыхальцах с внутренним дыхательным аппаратом и представлена множеством разветвленных щетинок, образующих фильтрующее сито. Замыкательный аппарат обслуживается одной или двумя мышцами. Если мышца одна – она работает как замыкатель дыхальца. Если мышцы две – одна замыкатель, другая – открыватель дыхальца. Нередко у одного и того же насекомого дыхальца разных типов. Например, у саранчевых первое грудное дыхальце с двумя мышцами, а второе – с одной.

Строение трахеи. Трахея состоит из однослойного эпителия и кутикулы, выделяемой эпителием. Кутикула выстилает трахею и состоит из тонкого кутикулинового слоя и толстой хитиново-протеиновой прокутикулы. Хитиново-протеиновая прокутикула образует спиральные утолщения – тении. Они поддерживают постоянство просвета трахей. Каждое ды-

хальце открывается в три поперечные трахеи: 1 – дорсальная – снабжает дорсальную мускулатуру и сердце; 2 – вентральная – снабжает вентральную мускулатуру, мышцы ног, крылья, брюшную нервную цепочку; 3 – медиальная – снабжает пищеварительный тракт, жировое тело, гонады. Продольные трахейные стволы связывают воедино поперечные трахеи. Выделяют 3 пары продольных стволов: 1-ю пару латеродорсальных стволов, 2-ю пару латероventральных и 3-ю пару висцеральных стволов. Все продольные стволы в пределах каждого сегмента связываются между собой горизонтальными комиссурами. Самые мелкие трахеи с диаметром 1–2 мкм называются *трахеолами*. Их кончики либо лежат на поверхности клеток, либо проникают внутрь клеток и близко подходят к митохондриям. Как внеклеточные, так и внутриклеточные трахеолы обслуживаются звездчатыми клетками, которые составляют продолжение трахейного эпителия. Эти клетки, возможно, принимают участие в контроле снабжения тканей кислородом. В области груди летающих насекомых трахейные разветвления очень обильны и сложны. У многих хорошо летающих насекомых на продольных трахейных стволах образуются расширения – воздушные мешки. В отличие от обычных трахей они лишены тенидиев, поэтому их полость не постоянна и может спадаться при выходе воздуха. Воздушные мешки участвуют в вентиляции крыловой мускулатуры, но выполняют и аэростатическую функцию тем, что уменьшают вес насекомого в полете.

4. Диффузия газов и вентиляция открытой трахейной системы

Для объяснения движения газов в трахеях насекомых в 20-х годах XX столетия Крог предложил диффузионную теорию дыхания. Ее суть: движение кислорода и CO_2 по трахейной системе осуществляется благодаря процессам газовой диффузии. Движущей силой диффузии является разность парциальных давлений газа в атмосфере и в кончиках трахей. Парциальное давление кислорода в атмосфере выше, чем в кончиках трахей, поэтому возникает диффузионный поток кислорода, направленный внутрь тела насекомого. Крог вычислил максимально необходимую разницу в парциальном давлении кислорода между атмосферой и кончиками трахей. Оказалось, что диффузия кислорода протекает успешно уже при давлении в кончиках трахей на 2–3% ниже атмосферного. В действительности парциальное давление кислорода в трахеолах намного ниже атмосферного давления. Углекислый газ в 36 раз быстрее кислорода проникает через гемолимфу и покровы, но все-таки большая его часть удаляется через трахейную систему. У позвоночных выведение углекислоты из организма происходит благодаря связыванию CO_2 с H_2O ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{H}_2\text{CO}_3$). Эта реакция катализируется особым ферментом крови – карбангидразой. Образующаяся угольная кислота переносится к легким, где она распадается, освобождая углекислый газ и воду. Доказано, что в организме насекомых карбангидраза отсутствует. В гемолимфе насекомых обнаружено вещество препятствующее химическому связыванию CO_2 и H_2O . Поэтому в виде угольной кислоты в растворенном

состоянии выводится через гемолимфу не более 10% CO₂. Основной поток CO₂ идет по трахеям открытой трахейной системы. Но в крыловом аппарате насекомых обнаружена трахейная вентиляция, дополняющая газовую диффузию. Во время полета воздух обновляется в трахеях с каждым циклом движений крыльев. Колебания крыльев синхронно совпадают с сокращением самой крыловой мускулатуры, все это накачивает воздух в крупные трахеи и выталкивает его из воздушных мешков к мышцам. Продвижение воздуха по более мелким разветвлениям трахей обеспечивается силами газовой диффузии. Трахейная вентиляция с помощью крылового аппарата – это 1-й способ трахейной вентиляции.

2-й способ трахейной вентиляции – это специальные дыхательные движения. Эти движения приурочены в основном к брюшке и совершаются у одних насекомых как ритмические расширения брюшных сегментов, а у других – как их телескопическое надвигание друг на друга. Например, у жука-плавунца с каждым циклом дыхательных движений обновляется до 66% всего воздуха трахей. Дыхательные движения создают вентиляционный цикл. Он состоит из вдоха – инспирация, выдоха – экспирация и паузы между ними.

Направление тока воздуха в трахеях во время вентиляционного цикла определяется замыкательным аппаратом дыхалец. У полипнейстических насекомых дыхальца делятся на инспираторные и экспираторные. При вдохе инспираторные дыхальца открыты, а экспираторные закрыты; при выдохе – наоборот. Паузе в дыхании соответствует закрытое состояние всех дыхалец. Во время полета насекомых характер работы дыхалец изменяется: одни остаются постоянно открытыми, другие открываются и закрываются в ритме, синхронном с колебаниями крыльев. У полипнейстических насекомых воздух входит в трахейную систему через передние дыхальца, а выходит через задние. Например, у пустынной саранчи первые 4 пары дыхалец являются инспираторными, а остальные 6 пар – экспираторными. У пчелы сохраняется такое же направление потока воздуха – от груди к брюшку, но передние дыхальца могут служить и для вдоха и для выдоха. Движение воздуха в трахейной системе олигопнейстических насекомых остается неизученным. При наличии только одной пары дыхалец они должны открываться при вдохе и выдохе.

ТЕМА 8. РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ, ОБЩИЙ, ОСНОВНОЙ И ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ГАЗООБМЕН

1. Регуляция дыхания

Интенсивность дыхания определяется с одной стороны внешними условиями, а с другой – потребностями организма в кислороде. Адаптивные изменения дыхания обеспечиваются специальными регуляторными механизмами. Эти механизмы могут поддерживать постоянный уровень

газообмена, несмотря на снижение содержания кислорода и повышение содержания углекислого газа во внешней среде. Потребление O_2 обычно не меняется при снижении его содержания до некоторого нижнего предела. При дальнейшем снижении содержания кислорода регуляторные механизмы отключаются. Повышение содержания углекислого газа до некоторого верхнего предела тоже может компенсироваться регуляторными механизмами дыхания. Любая активность насекомых ведет к повышению газообмена. Например, во время полета саранчовых потребление кислорода увеличивается в 24 раза. У всех насекомых имеющих открытую трахейную систему регуляция дыхания осуществляется двумя основными способами:

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

При усилении мышечной работы, снижении содержания O_2 могут быть использованы оба способа регуляции или один из них. Дыхательные движения регулируются двумя типами нервных центров. Они определяют ритм и амплитуду сокращений туловищных мышц. *Первичный дыхательный центр* вызывает дыхательные движения, вторичный – стимулирует или тормозит деятельность первого. Первичные центры метамерны. Они способствуют отдельным ганглиям брюшка и заднегруди. Каждый из них контролирует дыхательные движения своего сегмента, но обычно один из ганглиев выступает в роли ведущего дыхательного центра. Он навязывает ритм своей работы остальным сегментарным центрам и определяет общий ритм дыхательных движений всего тела насекомого. Обычно ведущим дыхательным центром является заднегрудной (метаторокальный) или первый брюшной ганглий. Залп нервных импульсов ведущего нервного центра зарождается в специальных генераторных нейронах, способных к автоматической активности, а затем распространяется по всей центральной нервной системе и может быть зарегистрирован в любом ее участке. Вторичные дыхательные центры соответствуют головным и грудным ганглиям. Импульсы этих ганглиев могут изменять ритм дыхательных разрядов, зарождающихся в первичных центрах. Показано, что грибовидные тела протоцеребрума являются источниками импульсов, затормаживающих дыхательные движения. После удаления грибовидных тел наблюдается усиленная вентиляция трахей.

Вторичные дыхательные центры обеспечивают адаптивные изменения дыхательных движений. Головные и передние грудные ганглии обладают высокой чувствительностью к углекислоте. Стимулирующее влияние углекислоты на нервные клетки этих ганглиев неспецифична. Его можно имитировать слабым подкислением физиологического раствора, омывающего ганглий. Вторичные дыхательные центры способны реагировать на изменения рН гемолимфы вызванные избыточным содержанием CO_2 или недостатком O_2 (в последнем случае накапливаются недоокисленные продукты обмена веществ). В итоге в обоих случаях будет наблюдаться-

ся увеличение частоты нервных импульсов во вторичном центре, что в свою очередь, вызывает повышение ритма разрядов первичного центра. Так осуществляется регуляция дыхательных движений в соответствии с газовым составом внешней среды и потребностью организма в кислороде.

Работа дыхалец регулируется через замыкательные аппараты, которые приводятся в действие одной или двумя мышцами. Например, у саранчи шистоцерки каждое дыхальце, за исключением дыхалец второй пары, обслуживается двумя мышцами. В инспираторных дыхальцах (в них происходит вдох) мышцы-замыкатели сокращаются во время выдоха (устыице закрыто во время выдоха), а мышцы-открыватели – во время вдоха. В экспираторных дыхальцах, наоборот, во время вдоха – замыкатели сокращения дыхальцевых мышц вызываются импульсами нервной системы, которые достигают мышечных волокон по возбуждающим аксонам непарного нерва. В некоторых дыхальцах замыкательные аппараты получают двойную иннервацию: помимо возбуждающих аксонов они снабжаются тормозящими аксонами, которые тоже входят в состав непарного нерва. Импульсы тормозящих аксонов способствуют полному расслаблению мышц. Количество воздуха, поступающего в трахеи, контролируется путем изменения продолжительности и степени открывания и закрывания дыхалец.

В обычных дыхальцах инспираторные дыхальца саранчи шистоцерки остаются открытыми в течение фазы вдоха, которая занимает только 25-30% от общей продолжительности вентиляционного цикла. Но при увеличении содержания CO_2 в атмосфере до 5%, вдох занимает 80-90% времени вентиляционного цикла. Увеличение продолжительности вдоха сопровождается укорочением фазы выдоха, компенсирует эффект повышенного содержания CO_2 и позволяет поддерживать постоянный уровень газообмена. Эта компенсация дополняется сопутствующими изменениями степени открывания и закрывания дыхалец. При низком содержании CO_2 – инспираторные дыхальца саранчи открываются не полностью, а закрываются полно и плотно. При высоком содержании углекислоты дыхальца полностью открываются, но закрываются лишь частично. Аналогичные способы контроля за состоянием дыхалец применяются и другими насекомыми.

Регуляция работы дыхалец основана на рефлекторном торможении и возбуждении мышц, обслуживающих замыкательный аппарат дыхальца. Но в некоторых дыхальцах помимо этого центрального механизма регуляции действует периферический механизм, обусловленный блокирующим влиянием углекислоты на нервно-мышечную передачу. Установлено, что CO_2 в высокой концентрации ухудшает переход нервного возбуждения с веточек непарного нерва на мышцу замыкателя. Частичный блок нервно-мышечной передачи, возникающей под влиянием CO_2 приводит к неполному закрыванию инспираторных дыхалец во время выдоха. При полном блоке дыхальца вообще не закрываются. Способность замыкательного аппарата самостоятельно воспринимать действие CO_2 и реагировать на изме-

нение его концентрации позволила рассматривать этот аппарат как пример «независимого эффектора». Подобные «независимые эффекторы» осуществляют приспособительные реакции участия рецепторов и центральной нервной системы.

2. Трахеоллярный контроль снабжения тканей кислородом

Регуляторные механизмы дыхания изменяют количество кислорода поступающего в трахеи в зависимости от внешних и внутренних факторов. Но эти механизмы не в состоянии усилить поступление O_2 из трахей в клетки интенсивно работающих органов. Количество трахей и трахеол обслуживающих каждый орган, зависит от его потребностей в кислороде и от содержания этого газа во внешней среде. Если у насекомого перерезать трахейный ствол, обслуживающий определенный участок эпидермиса, то вскоре можно наблюдать миграцию трахеол к участку с нарушенной трахеацией. При этом активную роль играют сами эпидермальные клетки. Они захватывают кончики ближайших неповрежденных трахеол цитоплазматическими тяжами, подтягивают их к себе и восстанавливают нарушенную трахеацию тканей.

Если насекомое длительное время испытывает недостаток кислорода, у него устанавливается новая картина распределения трахеол и трахей. Например, грудные ганглии получают дополнительную трахеацию со стороны брюшка. Следовательно, недостаток кислорода компенсируется усиленным развитием трахейной системы, позволяющей поддерживать дыхательный обмен на таком же высоком уровне, как и при нормальном содержании этого газа. Морфологические изменения в трахейной системе протекают в течение нескольких дней. Но у насекомых наблюдаются и более быстрые физиологические изменения трахеол. Установлено, что кончик трахеолы заполнен жидкостью. Высота столбика этой жидкости определяется потребностями тканей в кислороде. Если мышечная ткань находится в покое, то столбик жидкости в обслуживающих мышцы трахеолах достаточно длинный. Если же мышцы переходят в активное состояние, то столбик жидкости укорачивается, воздух проходит на его место и снабжение мышечных волокон кислородом улучшается.

3. Общий и основной газообмен

Изучение общего газообмена основано на измерении количества поглощаемого кислорода и выделяемой углекислоты. Этот показатель изменяется в зависимости от физиологического состояния, стадии развития и экологических условий. Измерение интенсивности дыхания при полном мышечном покое, после питания и при насыщении воздуха водяными парами дает представление об основном газообмене. *Основной газообмен* – это то минимальное количество O_2 , которое необходимо для поддержания жизнедеятельности насекомых. При температуре $25^\circ C$ высокий уровень основного газообмена отмечается у мух, а наиболее низкий – у тараканов. Общий газообмен характеризует интенсивность дыхания насекомых. Уро-

вень основного газообмена лишь в незначительной степени определяет потребность организма в кислороде. Гораздо больше потребность организма в кислороде зависит от внешних и внутренних факторов, оказывающих сильное влияние на интенсивность дыхания. У всех пойкилотермных животных газообмен зависит от температуры. Повышение температура на 10°C увеличивает интенсивность дыхания насекомых в 2–3 раза. Однако, при температурах, приближающихся к летальной границе для данного вида, наблюдается падение газообмена. У американского таракана эта верхняя критическая температура составляет 37°C. Падение газообмена при верхней критической температуре, вероятно, объясняется частичным разрушением дыхательных ферментов. Среди других внешних факторов влияющих на газообмен следует упомянуть влажность. В условиях пониженной влажности, чтобы предотвратить быстрое испарение воды из организма, насекомые часто закрывают дыхальца. Это приводит к снижению интенсивности дыхания. Одним из широко используемых показателей общего газообмена является дыхательный коэффициент (RQ) – это отношение количества выделенной углекислоты (V_{CO_2}) к количеству поглощенного кислорода (V_{O_2}).

$$RQ = \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}}$$

Вычисление RQ позволяет установить, какие субстраты используются для окисления во время дыхания насекомых. При полном окислении углеводов дыхательный коэффициент равен – 1, белков – 0,78–0,82; жиров – 0,7. При голодании RQ равно 0,7, что соответствует окислению резервных жиров. Жиры служат главным источником для дыхания у куколок и яиц, у некоторых имаго RQ нередко изменяется во время метаморфоза. Так у гусениц RQ колеблется от 0,8 до 1, а у бабочек близок к 0,7, даже если они питаются нектаром. Очевидно, углеводы вначале превращаются в жиры, а затем используются бабочкой при полете для развития гонад.

4. Изменение газообмена при развитии и диапаузе насекомых

Развитие яиц сопровождается значительным возрастанием газообмена. Он достигает максимальных значений при вылуплении личинки. В зимующих яйцах, когда развитие останавливается и наступает эмбриональная диапауза, интенсивность дыхания резко падает и стабилизируется на минимальном уровне. После прекращения диапаузы и до вылупления личинки наблюдается возрастание газообмена. Во время развития личинок у всех насекомых наблюдаются периодические изменения газообмена в каждом личиночном возрасте. Как правило после линьки, отделяющей один возраст от другого интенсивность дыхания падает, а в период подготовки к новой линьке газообмен вновь повышается. Если в каком-нибудь возрасте наступает личиночная диапауза, то газообмен личинки заметно снижается на весь период диапаузы. Например, у личинок хлебного пилильщика количество потребляемого O_2 снижается в 25 раз при наступлении диапаузы.

Развитие куколки характеризуется U-образной кривой изменений газообмена: максимальное в момент окукливания потребление кислорода вначале падает, а затем вновь повышается. Подобные изменения интенсивности дыхания, видимо, свойственны всем типам куколок. Установлено, что начальное падение газообмена отражает процессы гистолиза личиночных тканей. Последующее повышение связано с гистогенезом и дифференцировкой имагинальных тканей, требующих больших затрат энергии. Во время куколочной диапаузы дыхание стабилизируется на минимальном уровне, соответствующем основанию U-образной кривой газообмена. Возрастание интенсивности дыхания наблюдается только после реактивации, т.е. прекращения диапаузы и возобновления метаморфоза. У имаго процессы развития, существенно отражаются на общем газообмене и связаны с созреванием яичников и яйцеклеток. Поэтому у самцов происходит лишь постепенное снижение интенсивности дыхания по мере старения. А у самок отмечаются периодические изменения газообмена, протекающие синхронно с откладкой яиц. Так у самок клопа-солдатика при созревании яиц в яичниках интенсивность дыхания вначале возрастает, а затем снижается и достигает минимума за день до яйцекладки. В течение жизни самки этот цикл изменений газообмена повторяется, и каждый раз завершается откладкой очередной партии яиц. Во время имагинальной диапаузы развитие яйцекладок прекращается. Газообмен у самок поддерживается на стабильно низком уровне, примерно совпадающем с уровнем газообмена у недиапаузирующих самцов. После реактивации способность насекомых к размножению восстанавливается, и вновь появляются периодические изменения газообмена, связанные с яйцекладками.

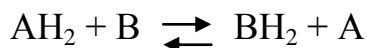
5. Промежуточный дыхательный обмен и освобождение энергии

Конечной целью дыхания является окисление органических соединений, сопровождающееся освобождением энергии. Биологическое окисление представляет собой многоступенчатый процесс: оно охватывает ряд этапов с общим названием – *реакции энергетического обмена*. Органические вещества, поставляющие энергию, называются *энергетическими субстратами*. В животных клетках поставщиками энергии могут быть углеводы, жирные кислоты, аминокислоты и некоторые другие органические соединения. Но основной энергетический субстрат – *глюкоза*. Поэтому особенности энергетического обмена у насекомых рассматриваются на примере расщепления глюкозы. Существует два основных пути освобождения энергии в организме животного:

1-й – анаэробный распад углеводов – *гликолиз*;

2-й – аэробный распад энергетического субстрата – *окислительное фосфорилирование*.

В обоих случаях происходит окисление восстановленного субстрата AH_2 с отщеплением водорода и с переносом его на акцептор В.



Ферменты, осуществляющие эту реакцию, называются *дегидрогеназы*. Они отщепляют по 2 электрона и 2 протона от каждой молекулы окисляемого субстрата (AH_2). Но для биологического окисления наиболее существенным является отщепление электронов. Поэтому систему реакций энергетического обмена принято рассматривать как систему транспортирования электронов. Среди коферментов принимающих участие в окислении энергетического субстрата, особенно важную роль играет никотинамидадениннуклеотид (НАД). В состав этого кофермента входит витамин никотинамид, который насекомые не могут синтезировать и получают с пищей в готовом виде. В ходе реакций энергетического обмена НАД вначале принимает водород от окисляемого субстрата и переходит в восстановленную форму $НАД \times H_2$, а затем, отдает атомы водорода другому акцептору и вновь окисляется. При гликолизе конечными акцепторами электронов являются различные вещества, кроме молекулярного кислорода. При окислительном фосфорилировании электроны переносятся на молекулярный кислород, поглощаемый при дыхании и активируемый ферментами – *оксидазами*. Поэтому цикл реакций окислительного фосфорилирования может рассматриваться как промежуточный дыхательный обмен, а дегидрогеназы и оксидазы, осуществляющие эти реакции, служат дыхательными ферментами.

При гликолизе и окислительном фосфорилировании освобождаемая энергия запасается главным образом в макроэргических связях аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). АТФ используется в биоценозе для выполнения механической работы, в процессах накопления веществ, их активного переноса, проведения нервных импульсов и биолюминисценции. При гликолизе глюкоза превращается в молочную кислоту.



На самом деле этот процесс протекает гораздо сложнее. Он включает 12 промежуточных реакций, в ходе которых затрачивается 2 молекулы АТФ и вновь синтезируются 4 молекулы АТФ. Следовательно, энергетическая эффективность гликолиза – 2 молекулы АТФ. В результате анаэробного распада глюкозы у насекомых могут накапливаться различные соединения. В прыгательных мышцах прямокрылых накапливается молочная кислота. В крыловых мышцах многих насекомых накапливается пировиноградная кислота и α -глицерофосфат примерно в одинаковых количествах. Оба соединения являются промежуточными продуктами тех реакций гликолиза, которые при своем завершении дают молочную кислоту. Следовательно, у насекомых гликолиз либо проходит все этапы, ведущие к образованию молочной кислоты, либо останавливается на одном из промежуточных этапов. Начнем составление схемы энергетического обмена.

Продукты каждого этапа гликолиза вовлекаются в аэробные процессы окислительного фосфорилирования при участии ферментов – дегидрогенез. В отличие от процессов гликолиза, которые протекают в цитоплаз-

ме, аэробные процессы окислительного фосфорилирования сосредоточены в основном в митохондриях. Основным способом включения продуктов гликолиза в аэробный окислительный обмен связан с переносом ацетильной группы ($\text{CH}_3\text{CO}-$) от пировиноградной кислоты на коэнзим А (КоА). Клетки насекомых легко переводят молочную кислоту в пировиноградную, поэтому такой способ утилизации продуктов гликолиза пригоден для обеих кислот. От ацетилкоэнзима А ацетильная группа передается для последующего окисления в цикл реакций, известный под названием цикла лимонной кислоты или цикла Кребса. Конечным итогом этого цикла является отщепление всех атомов водорода от ацетильной группы и выделение двух молекул CO_2 – это первый продукт дыхания. Отщепляемые электроны в дальнейшем используются для восстановления ферментов, подключенных к системе терминального окисления в митохондриях. В итоге реакции терминального окисления водород соединяется с молекулярным кислородом, поглощаемым при дыхании насекомых, и получается второй продукт дыхания – *вода*. В роли основных поставщиков электронов для реакций терминального окисления выступают флавопротеиновые ферменты у которых простетическая группа представлена витамином B_2 (рибофлавином). В митохондриях содержится большое число разных флавопротеиновых ферментов. Они различаются по структуре белков. Наиболее важными флавопротеиновыми ферментами являются: НАД-дегидрогеназа (ФП_1) – получает электроны от $\text{НАД}-\text{H}_2$, сукцинатдегидрогеназа (ФП_2) – получает электроны от янтарной кислоты при ее окислении в фумаровую, α -глицерофосфат-дегидрогеназа (ФП_3) – получает электроны от α -глицерофосфата при его окислении до диоксиацетонфосфата. Все три фермента передают отщепляемые электроны на железосодержащие ферменты – *цитохромы*. Передача электронов от флавопротеиновых ферментов на цитохромы осуществляется через коэнзим Q (КоQ). Этот коэнзим принадлежит к группе хинонов.

Цитохромы завершают цепь реакций терминального окисления и передают электроны на молекулярный кислород. В настоящее время выделено более 20 ферментов этого ряда. Цитохромы обозначаются латинскими буквами a, b, c, но есть и другие обозначения. Цитохромы являются внутриклеточными пигментами и различаются по спектрам поглощения видимого света. Каждый цитохром состоит из простетической группы – гема и белка. Центральное место в геме занимает атом железа способный к обратимому изменению валентности при окислении и восстановлении цитохрома ($\text{Fe}^{3+} \rightleftharpoons \text{Fe}^{2+}$). Различия между отдельными цитохромами зависят от белкового компонента. Например, Цитохром c – молекулярная масса белкового компонента – 12500, цитохром b – молекулярная масса – 23000. Для нормального функционирования дыхательной цепи в митохондриях необходимо присутствие нескольких цитохромов. Начальным акцептором (получателем) электронов от КоQ является цитохром b. От него электроны

принимаются цитохромом 551 и передаются на цитохром с. Комплекс двух цитохромов ($a + a_3$) принимает электроны от цитохрома с и реагирует с молекулярным кислородом. Цитохром b_5 боковое ответвление в цепи дыхательных ферментов: он без участия других посредников переносит электроны от КоQ на молекулярный кислород. Такая прямая транспортировка электронов происходит не в митохондриях, а в других внутриклеточных тельцах – микросомах. Обычно перенос электронов через цитохром b_5 флавопротеиновых имеет второстепенное значение, но его роль значительно возрастает во время диапаузы яиц и куколок.

Все реакции окислительного фосфорилирования сопряжены с освобождением энергии и ее запасанием в виде АТФ. При распаде одной молекулы пировиноградной кислоты в цикле Кребса выделяется 15 молекул АТФ. Но так как одна молекула глюкозы дает 2 молекулы пировиноградной кислоты, то число молекул АТФ равно 30. 6 молекул АТФ синтезируется при транспорте электронов в реакциях терминального окисления. 3 молекулы – при передаче электронов флавопротеиновыми ферментами и 3 в цепи цитохромных ферментов. Следовательно, в процессе аэробного распада одной молекулы глюкозы образуется 36 молекул АТФ. При анаэробном распаде – 2 молекулы АТФ. Сопоставление этих цифр показывает, насколько высока энергетическая эффективность промежуточного дыхательного обмена, сопряженного с окислительным фосфорилированием. Регуляция энергетического обмена осуществляется на уровне клетки и на уровне организма. На уровне клетки – регуляция происходит за счет изменения концентрации различных веществ в цитоплазме и митохондриях. Например, недостаток фосфора лимитирует скорость гликолиза. Организменная регуляция основывается на зависимости метаболических процессов, от гормонального воздействия.

6. Изменения промежуточного дыхательного обмена при развитии и диапаузе насекомых

В процессе развития насекомых изменения активности дыхательных ферментов коррелируют с изменениями общего обмена. Так при развитии куколки домашней мухи активность флавопротеиновых ферментов изменяется по типу U-образной кривой газообмена, характерной для куколочной стадии. Активность цитохромов испытывает аналогичные изменения в ходе развития куколок. При наступлении диапаузы активность дыхательных ферментов тоже подвержена сильным изменениям. В большинстве случаев диапауза сопровождается глубоким торможением ферментов, участвующих в окислительном фосфорилировании. Например, во время имагинальной диапаузы колорадского жука дыхательная активность митохондрий в крыловой мускулатуре составляет лишь 5% от их активности у размножающихся жуков. Это снижение активности митохондриальных ферментов связано с ярко выраженной дегенерацией крыловых мышц. В ряде случаев при наступлении диапаузы отмечается не только подавление фер-

ментов, ответственных за аэробное окисление энергетических субстратов, но и повышение активности ферментов, участвующих в анаэробном распаде углеводов. Преобладание анаэробных процессов, над аэробными процессами биологического окисления составляет характерную особенность состояния диапаузы. Система терминального окисления энергетического субстрата изменяется во время эмбриональной и кукольной диапаузы. Показателем этих изменений является низкая чувствительность дышащих яиц и куколок к окиси углерода (СО) и цианидам. Эти яды нарушают обычную цепь переноса электронов с цитохромов $a + a_3$ на молекулярный кислород. Было установлено, что у диапаузирующих куколок бабочек во многих тканях цитохромы b и c полностью исчезают, а содержание цитохромов $a + a_3$ резко снижается. Следовательно, перенос электронов от цитохрома b через цитохромы c и $a + a_3$ к кислороду становится невозможным. В данном случае электроны транспортируются через цитохром b_5 , который не чувствителен к окиси углерода и цианидам и может самостоятельно реагировать с молекулярным кислородом. У диапаузирующих куколок бабочек цитохром b_5 осуществляет терминальное окисление субстрата в клетках кишечника, жировом теле, гонадах, эпидермальных клетках, мышце сердца, а в скелетной мускулатуре брюшка продолжает функционировать обычный набор цитохромов. У гусениц, реактивированных куколок и имаго функционируют цитохромы b , c , $a + a_3$ и образуют основную дыхательную цепь.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых: I. Физиология метаболических систем / В.П. Тыщенко. – М.: Высшая школа, 1976. – 364 с.
2. Тыщенко, В.П. Основы физиологии насекомых: II. Физиология информационных систем / В.П. Тыщенко. – М.: Высшая школа, 1977. – 302 с.
3. Тыщенко, В.П. Физиология насекомых. / В.П. Тыщенко. – М.: Высшая школа, 1986. – 299 с.

Дополнительная

4. Гилмур, Д. Метаболизм насекомых / Д. Гилмур. – М.: Мир, 1968. – 229 с.
5. Гиляров, М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1970. – 276 с.
6. Елизаров, Ю.А. Хеморецепция насекомых / Ю.А. Елизаров. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 232 с.
7. Жантиев, Р.Д. Биоакустика насекомых / Р.Д. Жантиев. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 256 с.
8. Фриш, К. Из жизни пчел / К. Фриш. – М.: Мир, 1980. – 214 с.
9. Шовен Р. Физиология насекомых / Р. Шовен. – М.: Изд-во иностр. Литры, 1953. – 494 с.

Учебное издание

ДЕНИСОВА Светлана Ивановна

**ФИЗИОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ
(ПОКРОВЫ, ПИТАНИЕ, ВЫДЕЛЕНИЕ, ДЫХАНИЕ)**

Курс лекций

В 2 частях

Часть 1

Технический редактор *Г.В. Разбоева*

Компьютерный дизайн *Т.Е. Сафранкова*

Подписано в печать .2014. Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 3,25. Уч.-изд. л. 3,52. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.