

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 2

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. 2. – 61 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

Тема 1. ЦЕНТРАЛЬНАЯ И ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНЫЕ СИСТЕМЫ. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ	4
Тема 2. ОРГАНЫ СЛУХА, ВКУСА, ОБОНЯНИЯ, ЗРЕНИЯ	12
Тема 3. ЭНДОКРИННЫЕ ОРГАНЫ И ГОРМОНЫ. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ	24
Тема 4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ	32
Тема 5. СОСТАВ ГЕМОЛИМФЫ И ЕЕ ФУНКЦИИ	35
Тема 6. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЖЕНСКИХ И МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ	45
Тема 7. УПРАВЛЕНИЕ ХОДЬБОЙ И ПОЛЕТОМ НАСЕКОМЫХ	54
ЛИТЕРАТУРА	60

ТЕМА 1. ЦЕНТРАЛЬНАЯ И ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНЫЕ СИСТЕМЫ. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ РЕЦЕПТОРОВ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ

1. Центральная нервная система

По общему плану строения центральная нервная система (ЦНС) насекомых соответствует нервной цепочке. Она состоит из отдельных нервных центров – ганглиев, соединенных парными или одиночными коннективами. Самая передняя часть нервной системы – мозг. Он находится над кишечной трубкой. Остальная часть центральной нервной системы находится под кишечником. Мозг является синганглием. Он возникает в результате слияния трех отдельных ганглиев. *Протоцеребрум* – это передний наиболее крупный и сложно устроенный отдел мозга. Он обслуживает органы зрения – глазки и фасеточные глаза. По бокам протоцеребрума выступают зрительные доли связывающие мозг с фасеточными глазами.

Дейтоцеребрум – это второй отдел мозга. Он иннервирует антенны. Антеннальный нерв начинается двумя корешками – двигательным и чувствительным. В месте их отхождения образуются небольшие выросты – обонятельные доли дейтоцеребрума.

Тритоцеребрум – это третий отдел мозга. Он посылает нервы к верхней губе, к мышцам углов рта. Он разделен на две симметричные половинки, расположенные по бокам пищевода. Тритоцеребрум – высший центр иннервации внутренних органов. От тритоцеребрума отходят окологлоточные коннективы. Огибая кишечник с обеих сторон, они сходятся на подглоточном ганглии. С него начинается брюшная нервная цепочка. Подглоточный ганглий иннервирует ротовые органы и слюнные железы. Он имеет сложное происхождение и возникает в результате полного слияния трех ганглиев головы. В исходном состоянии каждый ганглий вентральной (брюшной) нервной цепочки обслуживал только свой сегмент. У насекомых произошло обособление грудного отдела, где находятся основные локомоторные органы – ноги и крылья. Поэтому грудные ганглии получили усиленное развитие и приобрели морфологические черты, отличающие их от брюшных ганглиев.

Для всего класса насекомых типична тенденция к слиянию отдельных ганглиев и к соответствующему укорочению нервной цепочки. Это присуще почти всем отрядам и подотрядам крылатых насекомых. Пример. У короткоусых двукрылых количество обособленных брюшных ганглиев изменяется от 6 до 0, т.е. до полного их слияния с грудными ганглиями. Такая же картина наблюдается у перепончатокрылых и жесткокрылых. При неполном метаморфозе на всех стадиях сохраняется постоянный план строения центральной нервной системы. Полный метаморфоз нередко сопровождается концентрацией ганглиев брюшной нервной цепочки и уменьшением их числа у имаго по сравнению с личинками. Например, у

гусениц число брюшных ганглиев равно 7–8, у куколки – 4, у имаго – 4. Процессы слияния нервных центров протекают на куколочной стадии. При полном метаморфозе сильно изменяется строение мозга. У личинок он выглядит как цельное образование, его подразделение на прото-, дейто- и тритоцеребрум появляется только у куколок. Кроме того, на куколочной стадии зрительные доли протоцеребрума приобретают окончательную форму, характерную для имаго.

2. Вегетативная нервная система – обслуживает внутренние органы. У насекомых она состоит из трех отделов – краниального, туловищного и каудального.

Краниальный отдел вегетативной нервной системы представлен стоматогастрической системой. Она начинается от тритоцеребрума двумя специальными коннективами, которые направляются вперед и сходятся на фронтальном ганглии. Этот ганглий с помощью возвратного нерва соединяется с затылочным ганглием, расположенным позади мозга. От затылочного ганглия отходит пищеводный нерв. Он заканчивается вентрикулярным ганглием. Со стоматогастрической системой тесно связаны мозговые железы – кардиальные тела и прилежащие тела. С помощью специальных нервов эти железы внутренней секреции соединяются с мозгом и затылочным ганглием. Стоматогастрическая система иннервирует переднюю кишку и сердце. Пример, у саранчи шистоцерки перистальтические движения кишечника регулируются вентрикулярными ганглиями (их у нее два). От стоматогастрической системы берут начало латеральные нервы, регулирующие сокращения сердца. Кардиальные и прилежащие тела выделяют в гемолимфу гормоны, регулирующие деятельность внутренних органов, обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых.

Туловищный отдел вегетативной нервной системы представлен непарным нервом, расположенным между коннективами грудных и брюшных ганглиев. Высшим ассоциативным центром системы непарного нерва является тритоцеребрум. Непарный нерв насекомых считается аналогом симпатической нервной системы позвоночных животных. Его ответвления иннервируют дыхальца и трахеи. Импульсы непарного нерва вызывают сокращения мышц, обслуживающих замыкательные аппараты дыхалец. Непарный нерв оказывает регулирующее влияние на скелетные мышцы. Эта функция непарного нерва особенно четко проявляется на крыловых мышцах насекомых. После разрушения системы непарного нерва наблюдается быстрая утомляемость крыловых мышц.

В последнем брюшном ганглии непарный нерв распадается на две ветви, иннервирующие заднюю кишку и половые органы. Эта часть непарного нерва составляет каудальный отдел вегетативной нервной системы.

3. Функциональная организация нервных центров

Ганглии и коннективы насекомых имеют специальную систему оболочек, изолирующих нервные клетки от гемолимфы.

Экстранейральная оболочка – образована клетками жирового тела. Обнаружена у палочников и саранчовых. Она участвует в снабжении центральной нервной системы питательными веществами.

Ганглионарная оболочка хорошо выражена у всех насекомых. Она состоит из двух слоев: наружного – неклеточного – нейрилеммы и внутреннего – клеточного – перинейрума. Нейрилемма содержит основное небелковое вещество и большое количество белковых фибрилл. Она защищает центральную нервную систему от механических повреждений. Клетки перинейрума регулируют транспорт ионов и молекул через нейрилемму. Благодаря деятельности этих клеток внутриганглионарная жидкость имеет постоянный химический состав. Он необходим для генерации нервных импульсов нервными клетками. Другая функция перинейрума – это поглощение из гемолимфы питательных веществ и последующая их передача в ганглии и коннективы. Питание клеток центральной нервной системы обеспечивается также клетками нейроглии. Клетки нейроглии называются глиальными клетками. Они тесно примыкают к нейронам и их отросткам, обволакивая их со всех сторон. Вокруг самых толстых отростков нервных клеток они образуют многократно закрученные спирали, которые напоминают шванновские оболочки мягкотных нервных волокон у позвоночных животных. Основная функция клеток нейроглии – регуляция поступления ионов и молекул к нервным клеткам. Расположение нейронов и других клеток в ганглии соответствует закономерной структуре нервных центров членистоногих.

Перинейрум образует клеточный слой ганглиолярной оболочки. Глиальные клетки и тела нейронов образуют следующий слой – корковый слой, расположенный под ганглионарной оболочкой. Всю центральную часть ганглия занимает нейропиль. Он образован тесно переплетающимися отростками и разветвлениями нервных клеток. В нейропиле сосредоточены все синаптические контакты между нервными клетками.

Подглоточный ганглий не обнаруживает отклонений от приведенной выше схемы. Мозг насекомого имеет более сложное строение, чем ганглии. В протоцеребруме находятся ассоциативные центры – центральное тело, протоцеребральный мост и грибовидные тела. Каждый из этих центров получает возбуждение от других отделов центральной нервной системы и разнообразных рецепторов. Центральное тело и протоцеребральный мост образованы группами мелких клеток и тесным переплетением их отростков. Грибовидные тела симметрично расположены по обе стороны от срединной линии мозга. Грибовидные тела состоят из особых глобулярных нейронов. Длинные отростки этих нейронов образуют ножку, а сами нейроны с короткими отростками образуют чашечку грибовидного тела. Поведение насекомых определяется степенью развития грибовидных тел. У общественных насекомых они достигают максимального развития. Почти во всех ганглиях центральной нервной системы обнаруживаются нейро-

секреторные клетки. Особенно много таких клеток в протоцеребруме. Общее количество клеток в одиночном грудном или брюшном ганглии обычно не превышает нескольких тысяч. Например. Во втором брюшном ганглии палочника *Carausius* sp. Насчитывается 2100 клеток. Из них нейронов 600, глиальных – 1000 и 500 клеток перинейрума. У сверчка в последнем брюшном ганглии, который образовался путем слияния нескольких ганглиев, насчитывается примерно 2100 нейронов. На каждый нейрон приходится 8 глиальных клеток. Мозг насекомых содержит нейронов больше, чем вся остальная часть центральной нервной системы. Более 90% нейронов сосредоточено в мозге. Особенно много их в грибовидных телах и зрительных долях протоцеребрума. Характерная особенность мозга – относительно низкая численность глиальных клеток. Например, в мозге медоносной пчелы они составляют около 5% от общего числа клеток.

4. Общие принципы организации рецепторов и органов чувств

Любая рефлекторная дуга начинается с рецептора, который трансформирует энергию раздражающего стимула в нервные импульсы. Каждый рецептор обнаруживает очень высокую чувствительность к определенному кругу адекватных раздражителей и относительно низкую чувствительность к остальным неадекватным раздражителям. Поэтому различают следующие группы рецепторов: 1) *механорецепторы* – воспринимают механические стимулы (прикосновение, надавливание, вибрацию, звуковые волны); 2) *терморецепторы* – реагируют на изменение температуры; 3) *гигрорецепторы* – реагируют на парообразную и жидко-капельную влагу; 4) *хеморецепторы* – воспринимают химические стимулы при их контактном и дистантном действии; 5) *фоторецепторы* – воспринимают световые раздражения. Многие из названных рецепторов служат экстерорецепторами, т.е. воспринимают раздражения из внешней среды.

Экстерорецепторы бывают *дистантными* и *контактными*. В первом случае рецепторы получают информацию на некотором расстоянии от источника раздражения. Во втором случае – при непосредственном контакте с ним. Для *интерорецепторов* и *проприорецепторов* источником раздражения служит тело насекомого. Интерорецепторы сигнализируют в центральную нервную систему о состоянии внутренней среды, а проприорецепторы – о деятельности двигательных систем и локомоторных реакциях животного. Все рецепторы делятся на 2 категории: *первичные* и *вторичные*. К первичным, относятся такие рецепторы, в которых раздражения воспринимаются периферическими отростками сенсорных (рецепторных) нейронов. Эти отростки увенчаны видоизмененными ресничками, которые содержат 20 или 18 фибрилл. К вторичным рецепторам относятся те, в которых между раздражителем и сенсорным нейроном находится специальная, вторично чувствующая клетка. Восприятие раздражения вторично чувствующими клетками также осуществляется с помощью ресничек, содержащих 20 фибрилл. Возбуждение, воспринятое вторично чувствующей

клеткой, передается через синапс на сенсорные нейроны. У позвоночных первичные рецепторы встречаются редко. Все рецепторы насекомых относятся к первичным, т.е. они лишены вторично чувствующих клеток. Только омматидии фасеточного глаза сходны с вторичными рецепторами позвоночных. В состав любого рецептора входят сенсорные нейроны и различные вспомогательные структуры. Раздражитель проходит через вспомогательные структуры и вступает во взаимодействие со специфическими белковыми молекулами, локализованными в плазматической мембране нейрона. Результатом этого взаимодействия является изменение ионных потоков через мембрану, что вызывает местный рецепторный потенциал.

По своим свойствам рецепторный потенциал аналогичен постсинаптическому потенциалу. В типичном случае в рецепторных потенциалах можно различить 2 компонента: *быстрый* и *медленный*. Быстрый возникает в момент раздражения, медленный в период его продолжающегося действия. Степень выраженности этих двух компонентов сильно зависит от функциональных особенностей отдельных рецепторов. Например, в ретикулярных механорецепторах насекомых рецепторный потенциал зависит не только от сенсорных нейронов, но и от обслуживающих рецептор тормозных клеток, которые образуют замкнутое пространство вокруг дендритов. Они создают и поддерживают необходимое ионное окружение в данном пространстве. Амплитуда рецепторного потенциала соответствует интенсивности адекватного раздражения. Обычно раздражение рецептора вызывает деполяризационный рецепторный потенциал, направленный в сторону уменьшения мембранного потенциала. Деполяризационный рецепторный потенциал преобразуется в разряд распространяющихся спайков (нервных импульсов). Частота спайков пропорциональна амплитуде рецепторного потенциала, а, следовательно, и интенсивности раздражения. Гиперполяризационный рецепторный потенциал возникает в дистантных хеморецепторах в ответ на действие некоторых специфических раздражителей, сопровождается торможением или полным подавлением импульсации в сенсорном нейроне. По характеру ответа на адекватное раздражение рецепторы могут быть тоническими фазовыми и фазотоническими. В тоническом рецепторе регистрируется постоянная амплитуда рецепторного потенциала и постоянная частота спайков все время, пока действует раздражитель. В фазовом рецепторе высокая амплитуда рецепторного потенциала и спайковая активность наблюдаются только в начале раздражения, но возбуждение рецептора подавляется при продолжающемся действии раздражителя. В фазотоническом рецепторе электрические процессы регистрируются все время, пока длится раздражение, однако амплитуда рецепторного потенциала и частота спайков резко снижаются при длительном действии раздражения. Таким образом, тонический рецептор передает в нервную систему информацию и о силе и о длительности действия раз-

дражителя, фазовый – выделяет начальный момент воздействия, а фазотонический соединяет в себе свойства обоих рецепторов.

Избирательная чувствительность к действию адекватных раздражителей составляет один из важнейших параметров, характеризующих функциональные способности отдельных рецепторов. Некоторые рецепторы насекомых обладают поразительно высокой чувствительностью. Например, фоторецепторы фасеточного глаза могут регистрировать отдельные кванты света, обонятельные рецепторы антенн отвечают на отдельные молекулы полового феромона. Рецепторы, связанные с поверхностью тела и покровами насекомых представляют собой элементарные сенсорные единицы – сенсиллы. Каждая сенсилла снабжена кутикулярными вспомогательными структурами, видоизмененными эпидермальными клетками, обслуживающими рецептор и сенсорными нейронами. В простейших сенсиллах имеется 1 нейрон, в некоторых типах сенсилл их бывает от 2 до 5 и более. В зависимости от формы и расположения кутикулярных структур различают трихонидные, базиконические, целоконические, плакоидные, колоколовидные сенсиллы.

Сходные по строению сенсиллы не всегда выполняют одинаковые функции. Например, трихонидные сенсиллы могут быть механорецепторами и хеморецепторами. Совокупность сенсилл или иных рецепторов приспособленных к восприятию одинаковых раздражителей называют *органом чувств*. Так, многочисленные, распределенные по всему телу осязательные сенсиллы образуют единый орган осязания. Рецепторы антенн, реагирующие на запаховые раздражители, формируют орган обоняния. Выделяют следующие чувства насекомых: зрение, обоняние, осязание, слух, вкус, температурная и осмотическая чувствительность, гравитационное и двигательное чувство. Для большинства насекомых зрение и обоняние являются важнейшими источниками информации о событиях внешнего мира. На уровне органов чувств достигается только первичная обработка информации, воспринимаемой рецепторами. Высшие этапы анализа раздражений происходят в ганглиях центральной нервной системы, с которыми связаны органы чувств. Нервные центры не только анализируют поступающую к ним информацию, но и синтезируют целостный образ раздражителя на основе получения сообщений. Вся система, обеспечивающая полный анализ адекватных раздражителей – это анализатор по Павлову. В каждом анализаторе выделяют три отдела: рецепторный, проводниковый и центральный. Пример, в зрительном анализаторе насекомых рецепторный отдел представлен омматидиями фасеточного глаза, проводниковый – отростками светочувствительных нейронов, центральный – соответствующими участками протоцеребрума. В организме насекомых выделяют 9 основных анализаторов: зрительный, обонятельный, вкусовой, слуховой, тактильный, двигательный, гравитационный, висцеральный, температурный.

5. Трихоидные механорецепторные сенсиллы

В большинстве случаев трихоидная механорецепторная сенсилла образована одной биполярной нервной клеткой.

Строение сенсиллы. Воспринимающая часть сенсиллы представлена волоском – пустотелым выростом кутикулы. Он подвижно сочленен с покровами. Дендрит нейрона – короткий отросток подходит к основанию волоска и заканчивается видоизмененной ресничкой. Она прикрыта кутикулярной оболочкой (трубочкой), которая соединяется с основанием волоска. Аксон направляется в ганглий. Помимо нейрона в состав трихоидной сенсиллы входят 2 образующие клетки – тормогенная и трихогенная.

Трихоидная сенсилла возбуждается при отклонении волоска от контакта с различными телами или под давлением потоков воздуха и воды. Отклоняющийся волосок деформирует вершину реснички, вызывая появление рецепторного потенциала в нервной клетке. Когда рецепторный потенциал достигает пороговой величины, в нейроне возникают спайки, распространяющиеся по аксону в ганглий. Частота спайков соответствует амплитуде рецепторного потенциала. Поскольку с увеличением степени отклонения волоска рецепторный потенциал тоже увеличивается, информация передается от сенсиллы в нервный центр и оказывается зашифрованной по частоте спайков. Чем сильнее раздражение рецептора, тем выше частота импульсов в его нейроне. Этот принцип частотного кодирования нервных импульсов действует и в других сенсиллах. Одиночные трихоидные сенсиллы, рассеянные по всему телу служат тактильными рецепторами и составляют чувство осязания. Тактильные рецепторы запускают многие рефлекторные реакции насекомых. Например, обездвиживание палочника при прикосновении к нему, чистка антенн кузнечиками, тигмотаксис (стремление насекомых забраться в узкую щель) также регулируется тактильными рецепторами. Сенсиллы, расположенные на голове и церках тараканов и прямокрылых, очень чувствительны к движению воздуха. Эти сенсиллы называются ветрочувствительными сенсиллами. Они способны сигнализировать в центральную нервную систему о длительности и направленности воздушных потоков, обдувающих тело насекомого. Частота спайков в ветрочувствительном рецепторе прямо пропорциональна скорости потока. Сильные звуки тоже могут возбуждать эти рецепторы. Раздражение церкальных механорецепторов воздушными потоками и сильными звуками вызывает реакцию бегства насекомого.

6. Проприорецепторы и рецепторы равновесия

Проприорецепторы реагируют на сокращения мышц, смещение сегментов тела, движение придатков. Эта группа рецепторов у насекомых представлена волосковыми пластинками, колоколовидными сенсиллами, джонстоновыми органами, хордотональными органами и рецепторами растяжения. Они образуют периферический отдел двигательного анализатора.

Волосковые пластинки – представляют собой скопления механоре-

цепторных трихоидных сенсилл, вполне сходных с тактильными рецепторами. Обычно эти скопления располагаются в местах контактов отделов тела, сегментов, члеников ноги, антенны или максиллярного щупика. У саранчи выявлено 17 пар волосковых пластинок. В каждом проприорецепторе волоски ориентированы так, что смещение одного членика, относительно другого действует подобно тактильному раздражению. Пограничный участок кутикулы надавливает на кончики волосков и вызывает возбуждение сенсорных нейронов. Электрические реакции отдельной сенсиллы, входящей в состав волосковой пластинки, не зависят от возбуждения сходных сенсилл и носят фазотонический характер. Импульсы трихоидных рецепторов поступают в нервный центр, создавая представление о позиции головы, груди, брюшка, придатков тела и отдельных сегментов. Функция волосковых пластинок как органов равновесия изучалась у жалящих перепончатокрылых. В опытах с муравьями было установлено, что для регуляции геотаксиса первостепенное значение имеют волосковые пластинки расположенные на антеннах, переднегруди, тазиках и у основания брюшка. У пчел рецепторами равновесия служат 10 волосковых пластинок в месте соединения головы с грудью, они позволяют ориентироваться к направлению силы тяжести.

Колоколовидные сенсиллы служат проприорецепторами, реагирующими на деформацию кутикулы во время мышечных сокращений. Они встречаются на всех участках тела насекомого, но особенно много их на крыльях, ногах, яйцекладе, мандибулах. Эти сенсиллы располагаются группами: на крыльях вдоль жилок, на ногах – вдоль ног. Благодаря такому расположению и разной ориентации сенсилл в группе, они могут передавать в нервные центры информацию, как о силе, так и о направлении действия механических раздражителей. Колоколовидные сенсиллы крыльев играют важную роль в регуляции полета насекомых. После выжигания этих сенсилл у саранчи она теряет способность маневрировать во время полета.

Хордотональные органы – состоят из объединенных вместе сенсилл – сколпофоров. Сколпофор или хордотональная сенсилла состоит из биполярного нейрона. Снаружи дендрит, заканчивающийся длинной ресничной или жгутиком, покрыт фибриллярным чехликом – сколопсом или сколоподным тельцем (это продукт обкладочной клетки) и шапочкой (это продукт – шапочковой клетки), имеется глиальная клетка. Хордотональные органы реагируют на растяжение и сжатие кутикулы, вызванные движениями насекомого. Возбуждение нейронов в сколпофорах происходит в результате надавливания шапочки на кончик жгутика или реснички. В составе одного органа могут быть объединены сенсиллы, различающиеся по способности к адаптации (например, тонические и фазовые). Некоторые хордотональные органы проявляют высокую чувствительность к вибрации и сильным звукам. Хордотональные органы располагаются в ротовом ап-

парате, антеннах, груди, брюшке, ногах, крыльях, щупиках. На переднегруды у многих насекомых имеется крупный хордотональный орган, содержащий около 20 сколопофоров. Основная функция этого органа – контроль за движением головы.

Джонстоновы органы расположены на втором членике антенн. Это наиболее сложные хордотональные органы. В состав каждой сенсиллы Джонстонова органа входят 3 сенсорных нейрона и 3 обслуживающие клетки. Джонстонов орган реагирует на любые движения жгутика антенны по отношению к ее ножке. Когда жгуттик отклоняется от своего исходного положения, деформируются кутикулярные оболочки, окружающие реснички дендритов, что вызывает возбуждение нервных клеток. Сопротивление среды во время полета, беганья и плавания насекомых смещает жгуттик антенны и возбуждает рецепторы в джонстоновых органах. Импульсы этих рецепторов информируют нервные центры о скорости и направлении передвижения насекомых в водной или воздушной среде. На основе этой информации нервная система корректирует двигательную активность насекомых. Джонстоновы органы могут использоваться также для восприятия силы тяжести, т.е. как органы равновесия, а у двукрылых для восприятия звука.

Рецепторы растяжения – располагаются в полости тела. Каждый рецептор растяжения состоит из одного мультиполярного нейрона. Множество дендритов этого нейрона подходят к соединительнотканному тяжу или к мышечному волокну. Концы дендритов не имеют жгутиков или ресничек. Аксон направляется в один из ганглиев брюшной нервной цепочки. Рецепторы растяжения контролируют сокращения отдельных мышц или движения придатков тела. При сокращении мышц и движении придатков тела изменяется натяжение рецептора, и частота импульсов в его аксоне увеличивается при возрастании скорости и степени этих изменений. Следовательно, рецептор передает в центральную нервную систему, обобщенную информацию о силе и скорости двигательных актов. Рецепторы растяжения в крыловых сочленениях реагируют на движение крыльев: при подъеме крыла частота импульсов в нейроне увеличивается, а при его опускании разряды нейрона вообще прекращаются. Считается, что импульсация этих рецепторов стабилизирует уровень возбуждения в нейронах центральной нервной системы управляющих работой крыловых мышц.

ТЕМА 2. ОРГАНЫ СЛУХА, ВКУСА, ОБОНЯНИЯ, ЗРЕНИЯ

1. Генерация звуков, виброрецепторы и органы слуха

Многие насекомые способны генерировать звуки. Они служат внутривидовыми и межвидовыми коммуникационными сигналами и для целой акустической ориентации. Один из простейших способов издавания звуков насекомыми – это удары частями тела по твердому субстрату. Термиты и личинки общественных ос в качестве ударных орудий пользуются манди-

булами, муравьи мандибулами и брюшком. Тараканы – ударами груди по субстрату. Звуки при вибрации крыльев тоже могут иметь коммуникационное значение. Например, самцы дрозодил во время ухаживания за самками производят специальные звуки крыльями. Без этих звуков самки не обращают внимания на ухаживания самца. Звуковые сигналы певчих цикад создаются колебаниями тимбальных мембран. Они располагаются по бокам первого брюшного сегмента в виде двух выпуклых пластин. Под тимбальными мембранами находятся воздушные мешки – резонаторы звука. Оба тимбальных органа работают поочередно. Колебания каждой мембраны вызывается мощной мышцей, которая при ритмических сокращениях прогибает мембрану внутрь и порождает звуковые импульсы (щелчки) сливающиеся в непрерывное «пение» цикады. Только самцы певчих цикад имеют тимбальные органы.

Самые распространенные и современные способы звуковой сигнализации насекомых основаны на использовании фрикционных аппаратов, как специальных органов звукоизлучения. При работе фрикционного аппарата специальный «скребок» (вырост или выступающий край кутикулы) трется о «пилку», представленную ребристой поверхностью покровов на каком либо участке тела. В результате такого трения возникают звуковые сигналы. У многих видов муравьев фрикционный аппарат состоит из зубца на третьем брюшном тергите и «пилки» – ребристой поверхности на 4 брюшном сегменте. Жуки-усачи имеют ребристую поверхность на среднеспинке, а трущийся по ней зубец – на переднеспинке. У кузнечиков, сверчков и медведок звук генерируется при трении надкрылий друг о друга и способностью к звукоизлучению обладают только самцы. У саранчовых фрикционный аппарат состоит из ряда зубчиков на бедре 3-й пары ног и заостренного гребня на одной из жилок переднего крыла. У саранчовых и самки, и самцы способны издавать звуки. Звуковые сигналы, издаваемые тимбальными и фрикционными аппаратами насекомых, состоят из регулярно повторяющихся дискретных пульсов. Длительность и закономерности повторения пульсов характеризуют отдельные виды поющих насекомых. Доминирующая частота звуков, издаваемых цикадами, саранчовыми, сверчками и медведками лежит в диапазоне 1,6–8,5кГц, а у кузнечиков она смещена в область высокочастотных звуков и ультразвуков вплоть до 30кГц. Звуки насекомых могут иметь узкий или широкий спектр частот. В первом случае звуковые сигналы называются тональными, во втором – шумовыми. Тональные сигналы свойственны сверчкам, медведкам и цикадам, шумовые – саранчовым и кузнечикам. У прямокрылых самая сложная звуковая сигнализация. Призывные сигналы издаются половозрелыми самцами для привлечения самок, самки издают ответные сигналы. Копуляционные сигналы побуждают самок к спариванию. Сигналы агрессии издают два самца при встрече. Все эти звуки четко отличаются друг от друга по времени движения и частоте.

Звуковая сигнализация основывается на нескольких типах рецепторов. Восприятие звуков, передающихся через твердый субстрат, осуществляется виброрецепторами. У многих насекомых проявляется высокая чувствительность к сотрясениям субстрата, на котором стоит насекомое. Эти вибрационные раздражения воспринимаются подколенными органами. Они расположены в голених вблизи их сочленения с бедром. У тараканов в состав подколенного органа входит 50 сколопофоров, размещенных в форме полукруга по периметру голени. Ответы сколопофоров на вибрационные раздражения регистрируются в диапазоне частот от 25 кГц до 6 кГц, а максимальная чувствительность наблюдается при 1,4 кГц. Помимо подколенных органов приемниками вибраций могут служить колоколовидные сенсиллы. Восприятие звуков через воздух или воду осуществляется фонорецепторами. Трихонидные механорецепторные сенсиллы относятся к числу простых и малоспециализированных фонорецепторов насекомых. Доказана возможность восприятия низкочастотных звуков трихонидными сенсиллами, расположенными на церках у тараканов и прямокрылых. Церкальные фонорецепторы саранчовых имеют максимум чувствительности при 500 Гц. У гусениц капустной совки звуковые раздражители в диапазоне частот от 20 Гц до 1 кГц вызывают резонансные колебания волосков трихонидных сенсилл и запускают рефлекторную реакцию бегства. У медоносной пчелы приемниками звуков являются трихонидные сенсиллы. Они располагаются на голове между фасеточными глазами. Двукрылые воспринимают звук с помощью джонстоновых органов. У самцов кровососущих комаров в джонстоновом органе несколько тысяч сколопофоров. Звуки, издаваемые самцами дрозофил, при ухаживании воспринимаются джонстоновыми органами самок.

Наиболее сложные слуховые органы насекомых – это тимпанальные органы. Они сходны с хордотопальными органами. Функциональной единицей тимпанального органа является сколопофор. Количество сенсилл, входящих в состав одного тимпанального органа, варьирует от 3 у бабочек до 70 у саранчовых и до 1500 у певчих цикад. Слуховые органы прямокрылых развивались независимо в разных подотрядах и надсемействах. У кузнечиков, сверчков, медведок тимпанальные органы находятся в голених передних ног. Очевидно, они произошли от подколенных органов способных отвечать на вибрационные раздражения. У саранчовых тимпанальные органы в числе 2-х помещаются по бокам первого брюшного сегмента. Тимпанальные органы реагируют как на звуковое давление, так и на градиент. Основным приемником звука служит тимпанальная мембрана. У саранчовых резонансные колебания этой мембраны – непосредственный источник возбуждения сколопофоров, которые вплотную примыкают к мембране. В тимпанальных органах кузнечиков и сверчков сколопофоры не контактируют с мембраной, а располагаются вдоль трахейного ствола, проходящего в голени. Колебания мембраны вначале передаются на трахейный ствол, и лишь затем воспринимаются сколопофорами.

Рецепторы тимпанального органа отвечают разрядами импульсов на звуковые раздражения. Амплитуда рецепторного потенциала и частота импульсов в разряде увеличиваются с возрастанием интенсивности звука. Таким образом, тимпанальные органы могут передавать в нервную систему информацию об интенсивности звука, длительности звуковых сигналов и закономерности их повторения. У разных видов прямокрылых тимпанальные органы могут сильно отличаться по чувствительности к частоте звуковых колебаний. Например, тимпанальный орган пустынной саранчи содержит 3 группы рецепторов. Они связаны с разными участками тимпанальной мембраны. Группа рецепторов, контактирующая с жестким и тонким участком мембраны, настроена на восприятие высокочастотных звуков (от 15 до 20 кГц). Остальные две группы рецепторов связаны с толстой и мягкой частью мембраны. Они более чувствительны к звукам низкой частоты (от 4 до 6 кГц). Благодаря объединению высокочастотных и низкочастотных рецепторов в органе слуха осуществляется первичный анализ звуковых раздражителей по их частоте. Такие группы рецепторов обнаружены и у других прямокрылых. У сверчков призывные и агрессивные сигналы возбуждают низкочастотный отдел слухового органа, а копуляционные сигналы воспринимаются высокочастотным отделом. В состав тимпанального органа входят фазотонические рецепторы. После включения звука частота импульсов в сенсорных нейронах быстро возрастает до максимума, а затем остается на более низком уровне или постепенно снижается.

Таким образом, различение звуковых сигналов прямокрылыми начинается уже на уровне тимпанальных органов. Однако высшие этапы анализа звуковых раздражителей осуществляется на уровне центральной нервной системы. Слуховые органы певчих цикад располагаются у основания брюшка рядом со звуковоспроизводящим аппаратом. В состав их тимпанального органа входят однородные сколпофоры, настроенные на один и тот же диапазон звуковых частот, поэтому цикады не могут анализировать звуки по частоте. Слуховые органы ночных бабочек находятся в заднегруди или одном из двух передних сегментов брюшка. У совок в тимпанальном органе 3 нейрона. Тимпанальные органы совок отвечают на звуки в диапазоне частот от 3 до 150 кГц. Максимальная чувствительность проявляется при восприятии ультразвука частотой от 15 до 60 кГц. Тимпанальные органы бабочек могут воспринимать ультразвуки, издаваемые летучими мышами. На каждый ультразвуковой импульс летучей мыши нейроны тимпанального органа отвечают залпами потенциалов действия. Одновременная запись потенциалов от правых и левых рецепторов показала, что бабочка может точно определять расстояние до летучей мыши, ее местонахождение и направление полета. Максимальное расстояние, с которого бабочка слышит летучую мышь – 30 м. Если мышь далеко, бабочка стремится уклониться от встречи с нею, если же близко – начинает делать резкие повороты в воздухе или складывает крылья и падает на землю. Адап-

тивное значение этих рефлекторных реакций очевидно: они позволяют бабочке избежать нападения хищника – летучей мыши.

2. Терморцепторы и гигрорцепторы

Основными терморцепторами насекомых являются трихоидные, базиконические и целоконические сенсиллы. Они расположены на разных участках тела, но главным образом на антеннах. Насекомые, как и позвоночные, снабжены отдельными рецепторами для восприятия холода и тепла. Холодовые рецепторы представлены трихоидными сенсиллами: у пчел они находятся на антеннах, у тараканов на антеннах и кончиках лапок, у гусениц на антеннах и максиллярных щупиках. В холодовом рецепторе частота нервных импульсов повышается при снижении температуры. Чувствительность холодовых рецепторов очень высокая: в антеннальном рецепторе таракана частота импульсов увеличивается с 25 до 50 в 1 секунду. При снижении температуры на $0,5^{\circ}$.

Тепловые рецепторы – представлены базиконическими и целоконическими сенсиллами. Они расположены на антеннах и максиллярных щупиках. В тепловых рецепторах импульсная активность возрастает при повышении температуры. Максимальная чувствительность рецептора к изменению температуры проявляется в диапазоне $28-30^{\circ}\text{C}$. Как и в холодовых сенсиллах реакция рецептора на температурные стимулы носит фазовый характер. В антеннальной целоконической сенсилле комара обнаружены 2 чувствительные клетки: одна из них реагирует на повышение температуры, другая – на понижение. Следовательно, свойства холодовых и тепловых рецепторов могут сочетаться в одних и тех же сенсиллах.

Гигрорцепторы представлены базиконическими или целоконическими сенсиллами. Они расположены на антеннах. У гусениц импульсная активность этих рецепторов в сухом воздухе подавляется, а во влажном – увеличивается. Одна и та же антеннальная сенсилла может функционировать как терморцептор и гигрорцептор. Например, у палочника *Carausius* sp. На 12-м сегменте антенны находятся целоконические сенсиллы с 3–4 нейронами. Два из этих нейронов реагируют на снижение и повышение влажности, а третий нейрон воспринимает действие холода.

3. Контактные хеморцепторы и вкусовой анализатор

Контактные хеморцепторы насекомых оценивают пригодность субстрата для питания или яйцекладки и составляют периферический отдел вкусового анализатора. Они располагаются на ротовых частях, кончиках лапок, антеннах и яйцекладе. Общее число контактных хеморцепторов достигает нескольких тысяч. Например, у мухи *Phormia* sp. насчитывается более 300 вкусовых сенсилл на ротовом аппарате и 3120 сенсилл на 6 ногах. Трихоидные сенсиллы мух лучше всего изучены. Так в типичной для хоботка мухи механохеморцепторной трихоидной сенсилле одна нервная клетка функционирует как механорецептор и обозначается М-нейрон. Он возбуждается при изгибах волоса также как единственный

нейрон тактильной сенсиллы. Дендрит этого нейрона оканчивается у основания волоска. Восприятие химических раздражителей осуществляется хеморецепторными нейронами. Они посылают свои дендриты к вершине волоска. Установлено, что только кончик волоска чувствителен к химическим стимулам. Здесь находится одно крупное отверстие или большое количество мелких отверстий, через которые молекулы химического агента могут свободно проникать к рецепторной поверхности нейронов. Крупное отверстие на вершине волоска может закрываться под влиянием сухого воздуха или при прикосновении к сенсилле.

В состав вкусовой сенсиллы входят 3 или 4 хеморецепторных нейрона. Один из них реагирует на растворы солей и обозначается как L-нейрон. Другой нейрон возбуждается растворами глюкозы, сахарозы и других углеводов – это S-нейрон. Третий нейрон возбуждается при действии чистой воды и обозначается W-нейрон. В некоторых сенсиллах имеется дополнительный L_1 -нейрон. Он тоже, как и L-нейрон реагирует на растворы солей. Полагают, что один из солевых рецепторов L – возбуждается анионами, а другой L_1 – катионами. При раздражении любого хеморецепторного нейрона, входящего в состав вкусовой сенсиллы вначале возникает деполяризационный рецепторный потенциал, на фоне которого зарождаются нервные импульсы. Амплитуда рецепторного потенциала и частоты нервных импульсов в L- и S-нейронах пропорциональны концентрации соли или сахара в растворе, действующим на кончик волоска. Возбуждение одного хеморецепторного нейрона сопровождается частичным торможением других нейронов, что способствует более четкому выделению действующего стимула. Установлено, что сахара тормозят активность L-нейрона, а высокие концентрации солей вызывают заторможенное состояние в S-нейроне. Хинин подавляет активность обоих нейронов.

Возбуждение разных нейронов вкусовой сенсиллы вызывает разные пищевые реакции у живой мухи. При возбуждении S-нейрона хоботок разворачивается и муха начинает питаться. Такая же положительная реакция наблюдается при действии воды или низких концентраций NaCl, возбуждающих W-и L_1 -нейроны. Действие концентрированных растворов NaCl возбуждает L- и L_1 -нейроны и вызывает отрицательную пищевую реакцию – хоботок свертывается. Следовательно, нейроны контактного хеморецептора в состоянии обеспечить четкое периферическое разграничение привлекающих и отвергаемых веществ. Привлекающие вещества возбуждают S- и W-нейроны, отвергаемые вещества вызывают возбуждение L- и L_1 -нейронов. При восприятии смешанных растворов окончательная судьба пищевой реакции решается в центральной нервной системе. Триходные сенсиллы, снабженные L-, S-, W- и M-нейронами обнаружены у многих других насекомых. Для всех гусениц – олигофагов характерно наличие во вкусовой сенсилле специальных нейронов, воспринимающих действие пищевых аттрактантов и репеллентов. Насекомые по оценке вкусовых ка-

ществ различных веществ сильно отличаются от позвоночных. Так медоносная пчела малочувствительна к горьким, с точки зрения человека, веществам. Сахарин – не воспринимается насекомыми как сладкий продукт. Тауматин – белок очень сладкий на вкус человека не признается сладким насекомыми.

4. Обонятельный анализатор

Обоняние помогает насекомым отыскивать пищу, место для яйцекладки, ориентироваться на суше или в воде. Кровососущие насекомые пользуются обонянием при поисках хозяина. Привлекающее действие человека на самок комара проявляется на расстоянии 54 м. У общественных насекомых обонятельные стимулы обеспечивают химическую регуляцию полового созревания и общение между особями одной колонии. Особенно важную роль играет обоняние в половом поведении насекомых. Для многих из них запах полового феромона служит основным средством отыскания, опознания и встречи полов при размножении. Восприятие запахов осуществляется дистантными хеморецепторами, которые у насекомых представлены разного рода обонятельными сенсиллами. Они расположены на антеннах и максиллярных щупиках. У насекомых известно 5 основных обонятельных сенсилл. Из них к числу антеннальных рецепторов относятся: трихоидные, базиконические, целоконические и плакоидные сенсиллы. Максиллярные щупики снабжены особыми дистантными хеморецепторами – булавовидными сенсиллами.

Трихоидные обонятельные сенсиллы имеют длинный волосок, стенки которого пронизаны многочисленными порами (1500–2500 на одном волоске). Каждая сенсилла обслуживается разным числом нейронов – от 2–3 у бабочек, до 50–60 у некоторых клопов. В отличие от контактных хеморецепторов трихоидные обонятельные сенсиллы не имеют механорецепторных клеток. У бабочек они содержат нейроны, избирательно реагирующие на половые феромоны. В числе и расположении обонятельных трихоидных сенсилл наблюдается половой диморфизм. Например, у самца непарного шелкопряда – 14500 сенсилл, а у самки 590. У сатурний трихоидные обонятельные сенсиллы есть только на антеннах самцов, у самок их нет.

Базиконические обонятельные сенсиллы на своей кутикулярной поверхности имеют шиповатый выступ, снабженный порами. В полости этого выступа находятся многочисленные разветвления дендритов. Базиконические обонятельные сенсиллы имеют от 2 до 5 нейронов, только у прямокрылых и палочников их значительно больше (до 20). На каждой антенне гусениц расположены 3 базиконические сенсиллы в одной из них – 4 нейрона, в другой – 5, в третьей – 7. У жука мертвоеда *Necrophorus* sp. найдены антеннальные базиконические сенсиллы с одним нейроном. Общее число базиконических сенсилл на антенне может быть очень большим. Например, у слепня оно достигает 65000. Иногда базиконические сенсиллы образуют скопления на антеннах.

Целоконические обонятельные сенсиллы представляют собой узкие желобчатые конусы, погруженные в кутикулу. Стенки конуса пронизаны порами, а на его вершине расположено небольшое отверстие. Каждая целоконическая сенсилла состоит из 3–5 нейронов, дендриты которых направляются к вершине конуса. Антеннальные рецепторы этого типа способны реагировать не только на запахи, но и на изменение температуры и влажности. Общее число целоконических сенсилл на антенне невелико – 400–460. Плакоидные сенсиллы обнаружены на антеннах равнокрылых, жесткокрылых, ручейников и перепончатокрылых. Воспринимающая поверхность представлена кутикулярной пластинкой, пронизанной порами. У пчелы плакоидная сенсилла содержит 12–18 нейронов, у жука-плавунца – только 2 нейрона. Число плакоидных сенсилл на одной антенне достигает 6000 у рабочей пчелы и 30000 у трутня.

Булавовидные сенсиллы находятся на концевых члениках максиллярных щупиков у комаров, москитов и слепней. Восприятие химических раздражителей в такой сенсилле происходит через тонкостенный вырост кутикулы, пронизанный мелкими порами. Каждая сенсилла содержит 2–4 чувствительные клетки. Число сенсилл на одном максиллярном щупике варьирует от 30 до 300. Электрофизиологическими опытами доказано, что нейроны булавовидных сенсилл реагируют на действие CO_2 . В любой обонятельной сенсилле восприятие запаха начинается с возникновения деполяризионного или гиперполяризионного рецепторного потенциала. Как правило, деполяризионный рецепторный потенциал регистрируется при действии пахучих веществ, привлекающих насекомых (дистантные аттрактанты). Появление этого потенциала приводит к повышению частоты нервных импульсов в аксонах. Гиперполяризионный рецепторный потенциал обычно возникает при действии пахучих веществ, отпугивающих насекомых (дистантные репеленты). Появление этого потенциала приводит к торможению хеморецепторных нейронов и снижению частоты или полному подавлению импульсов в аксонах. Амплитуда рецепторного потенциала обонятельной сенсиллы пропорциональна концентрации пахучего вещества. Увеличение амплитуды рецепторного потенциала сопровождается адекватным повышением (при деполяризации) или снижением (при гиперполяризации) импульсной активности нейронов.

На уровне дистантного хеморецептора происходит первичная обработка обонятельных раздражителей. Дифференцировка обонятельных раздражений осуществляется с помощью двух типов рецепторных нейронов: генералистов и специалистов. Нейроны – генералисты отвечают на широкий набор соединений, но обычно обладают невысокой чувствительностью к запахам. Нейроны – специалисты реагируют возбуждением только на одно соединение или на несколько родственных химических соединений. Они проявляют очень высокую чувствительность к адекватным обонятельным раздражителям. Нейроны – специалисты настроены на воспри-

ятие пахучих веществ, имеющих важное биологическое значение и запускающих определенные поведенческие реакции, это – половые феромоны, пищевые аттрактанты и репелленты, углекислый газ.

Пример. В трихоидных сенсиллах антенны самца дубового шелкопряда находятся 3 нейрона: 2 из них отвечают за запахи фенилацетата терпинкола, изосафлора и других веществ. Третий нейрон отвечает только на запахи полового феромона. Следовательно, в одной обонятельной сенсилле дубового шелкопряда объединены 2 нейрона – генералиста и 1 нейрон – специалист.

Функциональные свойства нейронов – специалистов изучали на примере восприятия полового феромона – бомбикола самцами тутового шелкопряда. Нейроны, воспринимающие запах бомбикола находятся в двухнейронных трихоидных сенсиллах на антеннах самцов. Для возбуждения нейрона – специалиста достаточно одной молекулы феромона. Нейроны работают как счетчики одиночных молекул. Таким образом, у самцов тутового шелкопряда обонятельные сенсиллы достигают теоретически возможного предела чувствительности: 1 молекула феромона в состоянии вызвать 1 импульс нейрона. Поведенческий ответ самца в виде характерного дрожания крыльев возникает при возбуждении примерно 200 нейронов. Специфичность нейронов по отношению к бомбикулу очень высокая. К ближайшим изомерам бомбикола хеморецепторы самца тутового шелкопряда в 1000 раз менее чувствительны. Восприятие химических агентов рецепторными нейронами предполагает наличие в дендритах специальных акцепторов, устанавливающих тесную связь с молекулами раздражителей. По-видимому, такими акцепторами служат белки, входящие в состав цитоплазматической мембраны дендрита. Из антенны дубового шелкопряда был выделен белок, который, возможно, функционирует в качестве акцептора молекул полового феромона. Аксоны нейронов обонятельных рецепторов антенн собираются вместе и образуют чувствительный корешок антеннального нерва, который направляется в дейтоцеребрум. Многие клетки дейтоцеребрума дают импульсные реакции на запаховые раздражители. Среди этих клеток есть нейроны, отвечающие только на запах полового феромона. На другие запахи они почти не реагируют. Очевидно, в нервной системе насекомых существуют изолированные пути для проведения возбуждения от нейронов – специалистов к ассоциативным и двигательным клеткам.

5. Фоторецепторы и зрительный анализатор

Насекомые обладают тремя типами органов зрения: 1. фасеточные глаза; 2. латеральные глазки; 3. дорсальные глазки.

Фасеточный глаз состоит из большого числа фоторецепторов – оматидиев, а каждый латеральный и дорсальный глазки соответствуют отдельному фоторецептору.

Латеральные глазки (стеммы) присущи личинкам насекомых с полным превращением. Они располагаются по бокам головы в количестве от

одного до 30 с каждой стороны. Число сенсорных нейронов в одном глазке может достигать нескольких тысяч. Гусеницы способны различать предметы по величине, форме и окраске. Личинки пилильщиков реагируют только на перемещение светлых и темных пятен в их поле зрения. У гусениц латеральные глазки напоминают по строению омматидий.

Дорсальные глазки (оцелли) встречаются вместе с фасеточными глазками и функционируют в качестве дополнительных органов зрения. Они имеются только у хорошо летающих насекомых. В типичном случае имеется 3 дорсальных глазка, расположенных в виде треугольника на лобно-теменной поверхности головы. Иногда средний глазок исчезает, и остаются два боковых.

Строение дорсального глазка. Глазок сверху прикрыт светопреломляющей линзой – это прозрачное, двояковыпуклое утолщение кутикулы. Под линзой находятся прозрачные корнеагенные клетки и сетчатка. Сетчатка состоит из ретинальных сенсорных нейронов и пигментных клеток. По периферии сетчатки располагаются эпидермальные пигментные клетки. Они защищают глазок от боковых лучей света. Короткие отростки ретинальных клеток собираются вместе и направляются в небольшие оцеллярные ганглии, которые располагаются по одному позади каждого глаза. В этом ганглии ретинальные клетки образуют синаптические контакты с ассоциативными нейронами. Постсинаптические волокна направляются в протоцеребрум в составе оцеллярного нерва. Число постсинаптических волокон значительно меньше числа ретинальных нейронов. Например, в оцеллярном ганглии мухи 100 пресинаптических ретинальных волокон сходятся, объединяются в 4 толстых и 3–7 тонких постсинаптических волокон оцеллярного нерва. Таким образом, информация от дорсальных глазков к мозгу передается по сравнительно небольшому числу каналов. Особенность дорсальных глазков в том, что на уровне сетчатки изображение полностью расфокусировано, нет четкости изображения предмета. Очевидно функция дорсальных глазков другая. Установлено, что в отсутствии глазков подавляется двигательная активность насекомых, они становятся малоподвижными. Вероятно, основная функция дорсальных глазков заключается в оценке абсолютной освещенности. Предполагают, что глазки принимают участие в зрительной ориентации насекомых и в регулировании реакций фототаксиса.

Фасеточные глаза (окули) присущи почти всем взрослым насекомым и личинкам насекомых с неполным превращением. Вторичное исчезновение этих глаз наблюдается у блох и веерокрылых. Число омматидиев в фасеточном глазе варьирует от нескольких сотен у рабочих муравьев до 28 тысяч у стрекоз и бабочек.

Строение омматидия. Оптический аппарат омматидия представлен прозрачным хрусталиком и кристаллическим конусом. Кристаллический конус образован земперовыми клетками. Кристаллический конус окружен

двумя главными пигментными клетками. Светоизоляцию в омматидии обеспечивают еще несколько побочных пигментных клеток. В цитоплазме пигментных клеток находятся гранулы пигментов – оmmoхромов и птеринов. У ночных насекомых в побочных пигментных клетках наблюдаются ретиномоторные явления. Это перемещение гранул пигмента в зависимости от интенсивности освещения, времени суток и других причин. С ретиномоторными явлениями связана адаптация глаз к различному освещению. В сумерки пигментные гранулы перемещаются к вершине клетки, открывая доступ в омматидий не только параллельным, но и боковым лучам света. При этом чувствительность омматидиев к свету значительно увеличивается, и глаза приспособляются к условиям сумеречного освещения. При ярком свете гранулы пигмента перемещаются от вершины к основанию клетки и равномерно распределяются по цитоплазме. При этом чувствительность омматидиев к свету снижается, и глаза приспособляются к условиям яркого, дневного освещения.

Светочувствительный аппарат омматидия представлен ретинальными или зрительными клетками. Это униполярный нейрон с коротким аксоном и без дендритов. В каждой омматидии располагается 8-9 ретинальных клеток по кругу, как дольки апельсина. Одна или две клетки располагаются вне общей группы и смещаются к базальной мембране подстилающей дно глаза. Они называются базальными клетками. Ретинальные нейроны образуют единый пучок – ретикулу. В центре этого пучка находится рабдом – продукт выделения ретинальных клеток, состоящий из рабдомеров. Каждый рабдомер сложен большим количеством микроскопических трубочек – микровилл. В этих трубочках находятся зрительные пигменты. Первоначальные фотохимические процессы осуществляются в рабдомерах. Зрительные пигменты микровилл состоят из белка опсина и пигмента ретиналя. В темноте ретиналь соединяется с опсином, образуя мобильный хромопротеиновый комплекс. На свету этот комплекс распадается, что вызывает возбуждение растительных клеток. Обычно в фоторецепторах или зрительных клетках обнаруживается 2–3 зрительных пигмента. В основе этих пигментов лежит комплекс ретиналя с опсином, вариациями в первичной структуре и физико-химических свойствах опсина.

Аксоны ретинальных клеток направляются в парные зрительные доли протоцеребрума. В каждой зрительной доле имеются 3 ассоциативных центра. Аксоны большинства ретинальных клеток оканчиваются в первом ассоциативном центре. Аксоны базальных клеток проходят во второй центр. Все три центра – это сложные нервные массы. В них происходит переработка зрительной информации. В зрительных долях протоцеребрума найдены ассоциативные нейроны, избирательно реагирующие на размер, форму, окраску и характер движения предмета. Такие нейроны называются детекторными. Существуют такие детекторные нейроны, которые реагируют только на движение объекта в одном направлении, а движение в об-

ратную сторону их не возбуждает. Детекторные нейроны могут запускать врожденные или приобретенные поведенческие реакции насекомых.

Пример. У бабочек детекторы движения участвуют в запуске пищевого поведения, проявляются в поисках пищи, не окрашенном фоне. При освещении омматидия в каждом нейроне возникает деполяризационный рецепторный потенциал, представляющий большое плато с первоначальным никотиновым выбросом. Амплитуда этого потенциала увеличивается с повышением яркости света.

6. Зрение и зрительная ориентация насекомых

В фасеточных глазах зрительные образы формируются из множества точечных изображений, создаваемых определенными омматидиями. Общий зрительный образ складывается из стольких точек, сколько омматидиев обращено к рассматриваемому предмету. Фасеточный глаз может различить 2 светящиеся точки, т.е. увидеть сами точки и темный промежуток между ними, в том случае, если их изображения попадают на 2 омматидия, разделенных, хотя бы одним промежуточным омматидием. Этим определяется острота зрения насекомых изображения двух точек, попадающих на соседние омматидии, сливаются в одно светящееся пятно. Фасеточные глаза не обладают способностью к аккомодации и не приспособляются к зрению на разных расстояниях. Поэтому насекомых можно назвать близорукими животными. Чем ближе объект, тем больше деталей видит насекомое. Фасеточные глаза могут воспринимать форму предметов. Мухи, пчелы, дневные бабочки предпочитают садиться на более сложные фигуры, чем круг, квадрат или треугольник. Мазохин-Поршняков учитывал, что пчелы могут отличать круг от квадрата. Для восприятия формы насекомым необходимо, чтобы на небольших расстояниях рассматриваемые объекты вмещались в поле зрения фасеточного глаза. Для многих насекомых зрительные стимулы являются важнейшим средством ориентации. Свет может служить признаком открытого пространства, за которым нет препятствий для свободного полета. Пользуясь светом как сигналом простора, насекомые находят условия среды, в наибольшей степени, соответствующие их физиологическому состоянию. Например, насосавшаяся крови самка комара проявляет отрицательный фототаксис и стремится от света в темноту, потому, что для переваривания крови ей необходимо укрытое от света убежище с повышенной влажностью. Наоборот, после переваривания крови она проявляет положительный фототаксис, стремится к свету, сигнализирующему о выходе из убежища в свободное пространство, где может найти водоем для откладывания яиц. Явление прилета насекомых на горящую лампочку, по видимому, тоже основывается на использовании света как признака открытого пространства. Насекомые способны ориентироваться на плоскости поляризации света. Они могут определить положение солнца на небе, даже когда он скрыт облаками по поляризации света. Предполагается, что поляризация света оценивается на уровне рабдомеров. В силу определенной ориен-

тации молекул зрительного пигмента в клеточной мембране рабдомеры приобретают способность поглощать свет, поляризованный вдоль микро-вилл в 2 раза сильнее, чем при поперечной ориентации. Базальные рети-нальные клетки проявляют максимальную чувствительность к плотности поляризации света, они служат главными детекторами поляризации.

Цветовое зрение насекомых основано на использовании двух или трех светоприемников, различающихся по спектрам. Под светоприемником понимают определенный тип фоторецепторов со специфическим зрительным пигментом. Спектральная чувствительность светоприемника определяется свойствами зрительного пигмента и условиями проникновения света к фоторецепторам. Для различия цветов необходимо присутствие минимум двух приемников. Термиты имеют один светоприемник и поэтому не способны к цветовому зрению. Муравьи имеют два светоприемника и способны к цветовому зрению. У жуков-бронзовок тоже обнаружены 2 светоприемника с максимумами чувствительности около 350нм и 500нм. У пчел, шмелей, бражников, дневных бабочек в фасеточных глазах обнаружено 3 светоприемника. Например, у шмеля ультрафиолетовый светоприемник проявляет максимальную чувствительность при 365нм, синий – при 440–450нм и зеленый – при 540–550нм. Таким образом, система цветового зрения насекомых может быть дихроматической или трихроматической. Существуют такие насекомые, которые могут различать цвета только одной нижней или верхней половинкой фасеточного глаза. Например, стрекоза четырехпятнистая в нижней половине глаза имеет 2 светоприемника, а в верхней только один. У всех насекомых проявляется высокая чувствительность к ультрафиолетовому свету. Пчелы не воспринимают красный цвет, а дневные бабочки и мухи реагируют на красный цвет. Пчелы и другие насекомые-опылители могут увидеть на цветках ультрафиолетовые рисунки, скрытые от взора человека.

ТЕМА 3. ЭНДОКРИННЫЕ ОРГАНЫ И ГОРМОНЫ. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

1. Основные эндокринные органы насекомых

Эндокринные органы синтезируют, накапливают и выделяют в гемолимфу гормоны, регулирующие разнообразные физиологические процессы. Основные эндокринные органы – это нейросекреторные клетки, ретроцеребральный комплекс, перисимпатические органы, проторокальные железы. Несмотря на универсальный характер гормональной регуляции, для каждого гормона можно назвать мишенные органы, на которые в первую очередь направлено его действие.

Нейросекреторные клетки – обнаружены во всех отделах мозга – в прото-, дейто- и тритоцеребруме. В состав мозга входят разные типы ней-

росекреторных клеток. Обычно выделяют 4 типа клеток, которые обозначаются как А, В, С и Д клетки. Подразделение нейросекреторных клеток на морфологические типы определяется разнообразием нейрогормонов этих клеток и разнообразием выполняемых ими функций. Нейросекреторные клетки находятся также в разных ганглиях центральной нервной системы. Вырабатываемые ими гормоны называются нейрогормонами. При регуляции развития насекомых важное значение имеют мозговые нейросекреторные клетки. Они выделяют несколько нейрогормонов, в том числе активационный гормон, который управляет активностью проторокальных желез. В мозге прямокрылых и тараканов насчитывается от нескольких сот до 2 тысяч нейросекреторных клеток. Их количество коррелирует с размерами тела. Для чешуекрылых характерна стабилизация числа нейросекреторных клеток: мозг бабочек имеет 44–45 нейросекреторных клеток.

Ретроцеребральный комплекс состоит из двух пар мозговых желез – кардиальных и прилежащих тел. Кардиальные тела располагаются позади мозга и соединяются с ним кардиальными нервами. От кардиальных тел отходят аллаторные нервы к прилежащим телам. Парные кардиальные тела соединяются поперечной комиссурой, но нередко они срастаются.

У короткоусы двукрылых кардиальные и прилежащие тела сливаются друг с другом и с проторокальными железами и образуют сложную кольцевую железу. Функции ретроцеребрального комплекса:

1. запасание гормонов, поставляемых нейросекреторными клетками мозга;

2. продукция собственных гормонов, регулирующих обмен веществ, поведение и размножение насекомых. Органы, запасующие нейросекреторные продукты и выделяющие их в гемолимфу называются нейрогемальными. У большинства насекомых основными нейрогемальными органами являются кардиальные тела. В них различают 2 зоны: в одной зоне запасаются нейропродукты, поступающие по кардиальным нервам из мозга, а в другой – синтезируются собственные нейрогормоны. В некоторых отрядах запасующая функция кардиальных тел полностью или частично утрачивается. Например, у полужесткокрылых нейросекреторный материал клеток мозга проходит через кардиальные тела и накапливается в стенке аорты. Она служит основным нейрогемальным органом у этих насекомых. У чешуекрылых мозговой нейросекрет запасается не только в кардиальных, но и в прилежащих телах. Основная функция прилежащих тел – синтез и выделение ювенильных гормонов. Эти гормоны на предимагинальных стадиях задерживают метаморфоз, а у имаго стимулируют развитие гонад.

Перисимпатические органы запасают и выделяют в гемолимфу нейросекрет вырабатываемый клетками брюшных и грудных ганглиев. Эти органы располагаются метамерно в ганглиях нервной цепочки. Они тесно связаны с системой непарного нерва. Это тоже нейрогемальные органы.

Проторокальные железы имеют вид парных тяжей. Они расположены на брюшной стороне грудных сегментов, но иногда заходят в голову. Их функция – выработка гормонов, вызывающих линьку насекомых.

2. Нейрогормоны. По химической природе это олигопептиды или полипептиды. К ним относятся 8 гормонов.

1-й – *активационный гормон* – синтезируется мозговыми нейросекреторными клетками и выделяется в гемолимфу через кардиальные тела, иногда через прилежащие. Наиболее вероятными источниками этого гормона считаются медиальные, А – клетки протоцеребрума. Именно в этих клетках наблюдаются четкие циклы активности, связанные с периодом линек. Активационный гормон обладает проторакотропным действием, его выделение в гемолимфу стимулирует продукцию гормонов линьки проторокальными железами. Проторокальные железы служат основными мишенными органами для этого гормона. Активационный гормон запускает процессы линьки при смене личиночных возрастов и смену стадий метаморфоза, так как в отсутствие активационного гормона проторокальные железы не способны поставлять гормоны линьки.

2-й – *гормон выхода имаго* пока обнаружен только у чешуекрылых. У китайского дубового шелкопряда он начинает синтезироваться в нейросекреторных клетках мозга в середине куколочной стадии, затем переходит в кардиальные тела, а оттуда в гемолимфу, но только после того, как завершится развитие куколки. Гормон действует на центральную нервную систему, вызывая серии нервных импульсов и поведенческих реакций, которые содействуют освобождению бабочки из куколочной шкурки и ее выходу из кокона. Таким образом, *гормон выхода имаго* является *нейротропным* гормоном, а ганглии центральной нервной системы – это его мишенные органы.

3-й – *гормон эмбриональной диапаузы* – продуцируется двумя нейросекреторными клетками подглоточного ганглия. Его физиологическое действие изучалось у тутового шелкопряда. Гормон диапаузы синтезируется и накапливается в нейросекреторных клетках подглоточного ганглия у гусениц старших возрастов и куколок. Выделение этого гормона в гемолимфу происходит в конце развития куколок и после выхода бабочек, но только у тех самок, которые должны откладывать диапаузирующие яйца. Мозг, через окологлоточные коннективы может активировать или подавлять поступление синтезированного гормона в гемолимфу. Выделенный в гемолимфу гормон переходит в яйцеклетки, а его присутствие в яйцах вызывает эмбриональную диапаузу. При отсутствии этого гормона бабочки откладывают бездиапаузные яйца.

4-й – *бурсикон* – специальный нейрогормон вызывающий склеротизацию кутикулы во время линьки. Этот гормон продуцируется нейросекреторными клетками, расположенными в разных ганглиях центральной нервной системы. У тараканов – его основные источники – брюшные ганглии, а у мух – выделяется мозгом и грудным синганглием.

5-й – *хромактивный гормон* – вызывает физиологическое изменение окраски у некоторых насекомых. Выделяется нейросекреторными клетками тритоцеребрума.

6-й – *диуретический гормон* – усиливает экскрецию в мальпигиевых сосудах. Подобно бурсикону он выделяется нейросекреторными клетками мозга, грудных ганглиев.

7-й – *гипергликемический гормон* – повышает содержание трегалозы в гемолимфе. Поскольку трегалоза синтезируется в трофоцитах жирового тела, то жировое тело – основной мишеный орган для этого гормона. По физиологическому действию гипергликемический гормон насекомых сходен с глюкагоном – гормоном, повышающим содержание сахара в крови позвоночных. Вырабатывается нейросекреторными клетками мозга, накапливается в кардиальных телах.

8-й – *адипокинетический гормон* – продуцируется в железистой зоне кардиальных тел. Он стимулирует распад резервных триглицеридов в жировом теле и транспортная форма жиров поступает из трофоцитов в гемолимфу.

Помимо указанных гормонов нейросекреторные клетки насекомых могут продуцировать физиологически активные вещества способные стимулировать деятельность сердца и сокращать мышцы задней кишки. У бабочек-павлиноглазок выделение половых феромонов самками и откладка яиц вызываются нейрогормонами, которые секретируются кардиальными телами.

3. Экдизоны

Гормоны, вызывающие линьку членистоногих называются *экдизоны*. Они относятся к стероидным соединениям. У насекомых обнаружено 2 основных гормона линьки – *собственно экдизон* или α -*экдизон* и *экдистерон* или β -*экдизон*. Насекомые синтезируют экдизоны из холестерина. Он у зоофагов поступает в организм с пищей, а у фитофагов образуется из фитостероинов содержащихся в кормовых растениях. В различных растениях обнаружены соединения химически близкие к экдизонам насекомых – это фитоэкдизоны или фитоэкдистероиды. Ряд авторов выдвигают предположение, что фитоэкдистероиды являются аллелохимическими и антифилиданными для неадаптированных видов насекомых – фитофагов. При введении экдизона, экдистерона или любого из фитоэкдизонов в тело насекомого индуцируются процессы линьки, причем максимальная чувствительность тканей к этим гормонам проявляется в конце каждого личиночного возраста. Основными мишенными органами экдизонов являются клетки эпидермиса и имагинальных дисков. По-видимому, в покровах экдизоны стимулируют синтез ферментов, которые растворяют старую кутикулу и создают новые кутикулярные слои во время линьки. Они контролируют клеточную дифференцировку. Во время развития насекомых наблюдается значительное изменение в содержании экдизона и экдистерона, что сопря-

жено с периодами линек. Экдизоны обнаруживаются на всех стадиях, но их содержание резко увеличивается перед линькой и падает после того, как в покровах появляются первые симптомы наступающей линьки. У куколок увеличение содержания экдизонов непосредственно предшествует процессам гистогенеза, при которых происходит дифференцировка имагинальных дисков. Экдизоны продуцируются у насекомых проторокальными железами. Они есть у личинок и куколок и исчезают у имаго. В состав проторокальной железы входит ограниченное число клеток. Так у гусениц павлиноглазок их насчитывается около 250 клеток, а у огневок только 33. Циклическая активность проторокальных желез проявляется главным образом в увеличении размеров ядер и самой железы перед каждой линькой. Проторокальные железы важнейшие, но не единственные источники экдизонов в теле насекомого. Установлено, что у гусениц тутового шелкопряда синтез экдизона из холестерина осуществляется в брюшном отделе тела.

4. Ювенильные гормоны и ювеноиды

Ювенильные гормоны представлены непредельными соединениями жирного ряда. В настоящее время известно три ювенильных гормона – ЮГ-С₁₈; ЮГ-С₁₇ и ЮГ-С₁₆. 3-й гормон наиболее широко распространен у насекомых. Ювенильные гормоны синтезируются прилежащими телами и непосредственно выделяются в гемолимфу. В мозге насекомых обнаружено 2 центра, управляющих активностью прилежащих тел. Один из этих центров выделяет нейрогормон, стимулирующий синтез ювенильных гормонов, а другой рефлекторно тормозит синтетическую деятельность прилежащих тел. У насекомых с неполным превращением секреция ювенильных гормонов прекращается в последнем личиночном возрасте и вновь возобновляется непосредственно перед линькой на имаго. У насекомых с полным превращением содержание ювенильных гормонов в гемолимфе резко снижается перед окукливанием, а у куколок вплоть до завершения ими имагинального развития эти гормоны вообще не появляются. Следовательно, непосредственная причина метаморфоза насекомых – это подавление синтетической активности прилежащих тел в период предшествующий линьке на куколку или имаго. Это направление действия ювенильных гормонов получило название *морфогенетического действия* ювенильных гормонов.

Второе направление – *гонадотропное действие*. Проявляется на имагинальной стадии. Оно особо отчетливо выражено у самок и сводится к регуляции накопления желтка ооцитами или к регуляции вителлогенеза. Если удалить прилежащие тела в начальный период имагинальной жизни самки, то она не откладывает яйца. Если таким самкам пересадить активные прилежащие тела, то яйцекладка восстанавливается.

Синтетические ювенильные гормоны постоянно воспроизводят морфогенетическое и гонадотропное действие на насекомых. При этом не обязательно вводить гормон в тело насекомого, достаточно поместить его в

растворе на поверхность кутикулы. Эта методика с успехом применяется для выявления *ювеноидов* – веществ, имитирующих действие ювенильных гормонов. В настоящее время известно свыше 2500 природных и синтетических ювеноидов. Они используются в качестве новой группы инсектицидов для борьбы с насекомыми-вредителями.

5. Общая характеристика гормональной регуляции развития

Морфологическое действие гормонов проявляется уже во время эмбриогенеза. Известно, что развитие зародыша у всех насекомых сопровождается эмбриональными линьками. Нейросекреторные клетки и зачаточные проторокальные железы формируются и начинают функционировать задолго до вылупления личинки из яйца. У эмбриона американского таракана было обнаружено накопление секреторного материала в нейросекреторных клетках мозга и его продвижение по аксонам в кардиальные тела. Таким образом, эндокринные органы зародыша регулируют эмбриональные линьки и вылупление личинки.

Постэмбриональное развитие насекомых находится под контролем нескольких гормонов, каждый из которых регулирует определенные морфогенетические процессы. Любая линька – личиночная, куколочная, имагинальная – запускается в результате выделения в гемолимфу активационного гормона. Вслед за выделением этого гормона начинается продукция экдизона, который поступает в гемолимфу из проторокальных желез, активированных активационным гормоном. Экдизон воздействует на эпидермальные клетки и вызывает линьку. Каждая линька завершается выделением *бурсикона*, обеспечивающего затвердевание и пигментацию покровов. Роль морфогенетических гормонов в регуляции метаморфоза подробно изучалась на примере чешуекрылых. У гусениц последнего возраста перед наступлением куколочной линьки активационный гормон выделяется двумя порциями. Первая порция подготавливает гусеницу к переходу в куколочную стадию, а вторая – вызывает линьку. Обе порции активационного гормона стимулируют проторокальные железы и сопровождаются двухпиковой продукцией экдизона. После выделения первой порции экдизона гусеницы прекращают питаться и превращаются в «странствующих гусениц», отыскивающих благоприятное место для окукливания. Вторая порция экдизона приводит к линьке на куколку.

На куколочной стадии выделение активационного гормона и экдизона индуцирует имагинальный морфогенез. Когда завершается формирование имагинальных структур, выделяется гормон выхода имаго. Он вызывает сбрасывание куколочной шкурки и расправление крыльев у вылупившейся бабочки. Затвердевание имагинальных покровов, как обычно, вызывается выделением бурсикона. Например, у бражников бурсикон появляется в гемолимфе бабочки через 15 минут после ее выхода из куколочной шкурки. Важнейший гормон, ответственный за регуляцию метаморфоза насекомых – *ювенильный*. В гемолимфе гусениц его много, а в гемолимфе

куколок он отсутствует. Ювенильный гормон не вызывает линьку, но его отсутствие в гемолимфе является обязательным условием для перехода в следующую стадию метаморфоза. Ювенильный гормон продуцируется прилежащими телами. Полагают, что стимулом к прекращению выработки гормона перед окукливанием является достижение гусеницами критической массы. У гусеницы бражника *Manduca sexta* критическая масса составляет 5 грамм, у гусениц китайского дубового шелкопряда 8 грамм. Возможно, что отсутствие ювенильного гормона в гемолимфе в свою очередь вызывает выделение первой порции активационного гормона. При неполном превращении саранчовых, переходу личинки в имаго тоже предшествует почти полное исчезновение ювенильного гормона из гемолимфы. У многих насекомых выделение гормонов нейросекреторными клетками мозга подчинено суточному ритму и контролируется фотопериодом. В этом явлении еще многое неясно. Известно, например, что у одних бабочек сатурний гормон выхода имаго выделяется утром, а у других вечером и бабочки соответственно освобождаются от куколочных шкурок утром и вечером.

На стадии имаго проторокальные железы дегенерируют, экдизон не вырабатывается. У капустной белянки полное разрушение проторокальных желез происходит в течение 48 часов после выхода имаго. Гормоны нейросекреторных клеток у имаго продолжают выделяться и регулируют активность прилежащих тел. Ювенильный гормон начинает выполнять гонадотропную функцию, т.е. стимулирует развитие гонад и его количество у имаго резко возрастает.

6. Гормональная регуляция диапаузы

Диапауза – это проявление сезонного покоя насекомых. В районах умеренного климата она приурочена к зимнему периоду. Наступление диапаузы требует особой физиологической подготовки, сопровождается накоплением жиров и других резервных веществ, необходимых для поддержания жизни в течение периода покоя. Этот период может длиться от нескольких месяцев до нескольких лет. Во время диапаузы сильно понижается интенсивность газообмена, система цитохромных ферментов редуцируется. Происходит значительное обезвоживание гемолимфы и тканей, подавляется биосинтез белка и нуклеиновых кислот, а митотическое деление клеток полностью прекращается. Диапауза может возникать на любой стадии жизненного цикла. Различают эмбриональную, личиночную, куколочную и имагинальную диапаузу. На каждой онтогенетической стадии состояние покоя создается и поддерживается специальными нейроэндокринными механизмами.

Гормональный механизм эмбриональной диапаузы или причина диапаузы на стадии яйца – это выделение специального гормона из подглоточного ганглия у куколок самок, т.е. во время метаморфоза куколки в бабочку. Яйца, снабженные гормоном диапаузы, который они получают из

организма матери, прекращают развиваться на стадии зародышевой полоски и переходят в состояние длительного сезонного покоя. Гормональный механизм куколочной диапаузы – это дефицит активационного гормона и экдизона, которые необходимы для развития куколки и превращения ее в имаго. Ведущая роль в регуляции развития и диапаузы принадлежит мозгу. Дефицит экдизона у диапаузирующих куколок возникает из-за того, что мозг перестает выделять активационный гормон. А экдизон выделяется проторокальными железами только в присутствии *активационного гормона*. Дефицит активационного гормона в гемолимфе диапаузирующих куколок объясняется инактивацией нейросекреторных клеток мозга. Во время диапаузы эти клетки продолжают синтезировать и накапливать активационный гормон, но его выделение в гемолимфу блокируется. Блокирование выделения активационного гормона и торможение синтеза экдизона составляют также основной механизм личиночной диапаузы. Но в поддержании диапаузы этого типа определенную роль играет и ювенильный гормон. Во время личиночной диапаузы увеличиваются размеры прилежащих тел, и значительно возрастает содержание ювенильного гормона в гемолимфе. Удаление прилежащих тел у диапаузирующих гусениц огневок вызывает прекращение диапаузы и окукливание. Возможно, повышенное содержание ювенильного гормона вызывает торможение нейросекреторных клеток мозга и поддерживает личиночную диапаузу. Итак, диапауза на стадиях личинки и куколки определяется сходными физиологическими механизмами. В обоих случаях причиной диапаузы является дефицит активационного гормона. Однако при куколочной диапаузе торможение эндокринной активности мозга достигается без участия дополнительных гормонов, а у личинок для этой цели может использоваться ювенильный гормон прилежащих тел.

Имагинальная диапауза свойственна в основном самкам. Она выражается в приостановке развития яичников, блокировании оогенеза и прекращении яйцекладки. При имагинальной диапаузе самцов подавляется их половая активность и приостанавливается развитие изменением их поведения, метаболизма и иногда окраски. Основную причину имагинальной диапаузы составляет резкое снижение активности прилежащих тел, количество ювенильного гормона в гемолимфе резко снижается и оогенез и яйцекладка прекращаются. В опытах на самках колорадского жука было показано, что отсутствие ювенильного гормона в гемолимфе поддерживает имагинальную диапаузу жуков. Удаление прилежащих тел у недиапаузирующих самок приводит к прекращению развития яичников и откладки яиц, что характерно для имагинальной диапаузы. Последующая имплантация прилежащих тел полностью восстанавливает процессы размножения. В регуляции имагинальной диапаузы помимо прилежащих тел принимает участие мозг, который может управлять прилежащими телами по двум каналам – нервному и гуморальному. Неактивное состояние прилежащих

тел, очевидно, вызывается дефицитом активационного гормона, который у размножающихся самок регулярно выделяется в гемолимфу. Это гуморальный канал регуляции имагинальной диапаузы мозгом. У самок клопа-солдатика неактивное состояние прилежащих тел вызывается тормозящим влиянием мозга, которое передается по нервному каналу. Предполагают, что нейросекреторная активность мозга насекомых связана с фотопериодом. Длина дня каким-то образом влияет на выработку активационного гормона и возможно других гормонов. Но этот вопрос очень сложный и находится в стадии изучения. Но установлено, что чем короче световой период суток, тем прочнее и длительнее диапауза насекомых.

ТЕМА 4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

1. Строение органов кровообращения

Кровообращение – это движение гемолимфы, которое обеспечивает перенос питательных веществ по телу насекомого. Движение гемолимфы обеспечивается пульсирующими органами. Основной пульсирующий орган – сердце, дополнительные – две диафрагмы: спинная и брюшная. Сердце имеет вид длинной трубки, которая проходит над кишечником, через все брюшко насекомого. Деятельность сердца не является обязательным условием жизнедеятельности насекомых. Установлено, что после разрушения сердца или удаления его насекомые остаются живыми и сохраняют высокий уровень подвижности. Сердце поделено на камеры соответствующие числу брюшных сегментов. В процессе эволюции насекомых наблюдалась тенденция к уменьшению числа камер в сердце. Так у поденок – 10 камер в сердце, у клопов и двукрылых – 4 камеры. Между соседними камерами находятся парные боковые отверстия – остии. Они имеют остиальные клапаны. Гемолимфа двигается по сердцу сзади наперед и остии пропускают гемолимфу только внутрь сердца. Они автоматически закрываются, если гемолимфа устремляется в полость тела. У некоторых насекомых, например, у бабочек сатурний, наблюдается обратный ток гемолимфы в сердце, при этом остальные клапаны широко открываются и перестают функционировать. Стенка сердца состоит из двух слоев: адвентиции и мышечного слоя. Адвентиция покрывает сердце снаружи и образуется из волокнистой соединительной ткани. В этой ткани есть эластичные волокна и перикардинальные клетки сходные с гемоцитами. Мышечный слой или миокард состоит из поперечнополосатых волокон связанных друг с другом поперечными цитоплазматическими мостиками. Сердце на заднем конце замкнуто, а на переднем продолжается в аорту, приносящую гемолимфу к голове. Вместе с сердцем аорта образует спинной кровеносный сосуд. Аорта лишена камер и остий и стенки ее не имеют мышечного слоя. Диафрагмы располагаются в брюшке. Спинная диафрагма проходит между

сердцем и кишечником. Она отделяет дорсальную часть тела – перикардиальный синус от расположенного ниже перивисцерального синуса. Брюшная диафрагма лежит между кишечником и брюшной нервной цепочкой. Она отделяет нижний перинеуральный синус от перивисцерального. На обеих диафрагмах находятся мышечные волокна способные к самостоятельным сокращениям. На спинной диафрагме мышечные волокна образуют крыловидные мышцы. Они расположены сегментарно в соответствии с камерами сердца, прикрепляются к стенкам сердца и участвуют в его работе.

2. Циркуляция гемолимфы в теле насекомого

Циркуляция гемолимфы в теле насекомого происходит следующим образом. Из полости тела она проникает в сердце через остии. Сокращение миокарда проталкивает гемолимфу в аорту, оттуда она изливается в голову. Из головы гемолимфа изливается в грудь, откуда она заходит в ноги и крылья. Движение гемолимфы в крыльях осуществляется вдоль костальной жилки, а выходит в полость тела вдоль медиальных и анальных жилок или по этим жилкам. Из груди гемолимфа переливается в брюшко, откуда вновь заходит в сердце. У некоторых насекомых обнаруживается усложненный ритм кровообращения, основанный на попеременном чередовании прямых и обратных движений гемолимфы в спинном кровеносном сосуде. Гемолимфа может заходить в сердце через аорту и двигаться в направлении спереди назад. Это явление получило название реверсия сокращений сердца. В циркуляции гемолимфы принимают участие местные пульсирующие органы. Они проталкивают гемолимфу в антенны, ноги и крылья. Строение пульсирующего органа: он состоит из ампулы или мембранозной сократительной перепонки, которая связана со специальной мышцей. Например, антеннальный пульсирующий орган таракана состоит из двух ампул и мышцы, расположенных у основания антенн. Ампулы растягиваются и заполняются гемолимфой при сокращении мышцы и самостоятельно сокращаясь, выталкивают гемолимфу в антенны. Все местные пульсирующие органы не связаны с сердцем и характеризуются собственным ритмом сокращений.

3. Деятельность сердца

Деятельность сердца начинается с возникновения на заднем конце перистальтической волны, распространяющейся вперед к аорте. Возникновение перистальтической волны начинает сердечный цикл. Он состоит из трех фаз: 1 – систола – период сокращения; 2 – диастола – период расслабления; 3 – диастазис – общая пауза сердца. Обычно сердце насекомого сокращается быстрее, чем расслабляется, поэтому фаза систолы короче, чем фаза диастолы. При повышении частоты сердцебиений продолжительность систолы и диастолы почти не изменяется, но диастазис укорачивается или совсем исчезает. Частота сокращений сердца зависит от температуры, чем выше температура, тем чаще сокращения сердце. При развитии и мета-

морфозе насекомых также изменяется частота сокращений сердца. По мере роста личинок частота сокращений сердца уменьшается. У имаго сердце сокращается в более частом ритме, чем у личинок последнего возраста и куколок. При наблюдающемся у некоторых насекомых периодическом чередовании прямых и обратных пульсаций гемолимфа перегоняется к голове более частыми и мелкими сокращениями миокарда, а от головы более редкими, но глубокими.

Сердце позвоночных во время систолы сокращается с максимальной силой и не может развить следующее сокращение до того, как закончится предыдущий сократительный акт. Это положение послужило одним из доказательств физиологического закона «все или ничего». У насекомых сердце работает по другому. Если сердце насекомого раздражается электрическим током во время диастолы или диастазиса, то происходит дополнительное его сокращение – экстрасистолия. Если сердце насекомого раздражается электрическим током во время систолы, то электрическое раздражение ведет к увеличению амплитуды сокращения. Наблюдается суммация двух сокращений: одного возникающего при автоматической работе сердца и другого, вызываемого раздражением миокарда одиночным ударом электрического тока. Очевидно, сердце насекомых способно к суммированию двух последовательных сокращений, и закон «все или ничего» к нему оказывается не применимым. У насекомых не все мышечные волокна, входящие в состав миокарда участвуют в систолическом сокращении. Поэтому электрическое раздражение позволяет вовлечь в сократительную реакцию дополнительное число мышечных волокон и увеличить амплитуду сокращения или вызвать экстрасистолу.

4. Иннервация сердца и регуляция кровообращения

Ритм сердечных сокращений определяется возбуждением водителей ритма или пейсмейкеров. Они могут иметь нервную или мышечную природу. В первом случае автоматизм сердца является нейрогенным, во втором – миогенным. У насекомых автоматизм сердца является миогенным. Ритмические сокращения сердца зарождаются в пейсмекерных клетках миокарда. Но основной ритм может быть изменен регулируемыми импульсами нервной системы и гормональным влиянием. У многих насекомых сердце имеет двойную иннервацию: от центральной нервной системы сердце получает сегментарные нервы, а от вегетативной – латеральные нервы.

Сегментарные нервы берут начало от ганглиев брюшной нервной цепочки и подходят к сердцу. Единственная пара латеральных нервов начинается от стоматогастрической нервной системы и проходит в виде двух длинных стволов, по бокам спинного кровеносного сосуда. У тараканов и палочников в состав латеральных нервов входят специальные кардиальные нейроны. Среди кардиальных нейронов есть как обычные нейроны, так и нейросекреторные клетки. Кардиальные нейроны – это остатки сердечных

ганглиев симпатической нервной системы, которые в процессе эволюции постепенно редуцировались. Среди современных членистоногих сердечные ганглии сохранились только у мечехвостов и некоторых ракообразных. У тараканов и палочников от сердечных ганглиев остались только кардиальные нейроны. У стрекоз, чешуекрылых, жуков таких нейронов нет. В ходе дальнейшей эволюции у некоторых насекомых начинают исчезать и сегментарные нервы. Например, у личинки комара *Anopheles* sp. и у бабочек стенки сердца вообще не иннервируются, а нервные волокна от брюшных ганглиев подходят только к крыловидным мышцам. Таким образом, двойную иннервацию сердца можно рассматривать как атавистический остаток более сложной системы нервов и ганглиев, обслуживающих сердце у примитивных членистоногих. У современных насекомых нейрогенный ритм работы сердца заменился миогенным ритмом, регулируемым нервной системой.

Импульсы сегментарных и латеральных нервов оказывают стимулирующее влияние на деятельность сердца. Показано, что электрическое раздражение сегментарных нервов увеличивает ритм сердечных сокращений пропорционально частоте раздражения. Возбуждение латеральных нервов тоже сопровождается учащением сердцебиений. После хирургического удаления всех нервов, обслуживающих сердце, частота его сокращений снижается до минимального уровня. Ацетилхолин влияет на сердечную мышцу насекомых только при наличии кардиальных нейронов. Ацетилхолин вызывает учащение сердцебиений через повышение активности кардиальных нейронов, но не влияет на мышечные волокна миокарда. Если у насекомых нет кардиальных нейронов, сердце насекомых не реагирует на ацетилхолин, в отличие от сердца позвоночных.

ТЕМА 5. СОСТАВ ГЕМОЛИМФЫ И ЕЕ ФУНКЦИИ

1. Функции гемолимфы

У насекомых незамкнутая кровеносная система. *Гемолимфа* – единственная тканевая жидкость в теле насекомых. Она состоит из жидкого межклеточного вещества – *плазмы* и находящихся в плазме клеток – *гемоцитов*. Но в отличие от крови позвоночных гемолимфа циркулирует не по замкнутым кровеносным сосудам, а в полости тела (в гемоцеле). В ней нет клеток содержащих гемоглобин или другой дыхательный пигмент. Плазма гемолимфы содержит широкий набор неорганических и органических соединений. Она является той внутренней средой, в которой живут и функционируют все клетки организма насекомого.

Гемоциты либо находятся в свободном взвешенном состоянии в плазме, либо неподвижно оседают на поверхности внутренних органов. У большинства насекомых в 1 мм³ гемолимфы содержится от 10 000 до 100 000 клеток. Общее число гемоцитов свободно циркулирующих в теле

американского таракана составляет 9–13 миллионов, а их суммарный объем достигает 10% от объема гемолимфы. Гемолимфа транспортирует питательные вещества от стенок кишечного канала ко всем органам. Это трофическая функция гемолимфы. В выполнении этой функции принимают участие гемоциты и химические соединения плазмы. Часть питательных веществ поступает из гемолимфы в клетки жирового тела. При голодании, диапаузе или во время линьки резервные продукты вновь переходят в гемолимфу и могут быть доставлены к местам их использования. У насекомых развивающихся с полным превращением, те продукты, которые освобождаются при гистоллизе личиночных тканей, тоже транспортируются гемолимфой. Вторая важная функция гемолимфы – защитная функция. Она защищает насекомых от инфекционных заболеваний и заражения паразитами. В выполнении этой функции участвуют белки плазмы, гемоциты способные к фагоцитозу и клетки, образующие гемоцитарные капсулы вокруг многоклеточных паразитов. Третья функция гемолимфы – механическая. Она обеспечивается гидростатическим давлением, которое развивает гемолимфа. Это давление обеспечивает раскручивание хоботка у бабочек, расправление крыльев у крылатых насекомых.

2. Осмотическое давление гемолимфы и его регуляция

Суммарная концентрация неорганических и органических веществ в плазме – определяет осмотическое давление гемолимфы. Оно зависит от количества молекул или ионов в определенном объеме растворителя, но не зависит от природы растворенных веществ. Поэтому все химические соединения, находящиеся в плазме, являются взаимозаменяемыми в отношении их влияния на осмотическое давление. Эталонном для сравнения осмотических давлений разных растворов служат изотопические растворы NaCl. У позвоночных и многих беспозвоночных животных осмотическое давление внутрисосудистых жидкостей создается в основном неорганическими катионами и анионами. У ракообразных, паукообразных, многоножек и первичнобескрылых насекомых в гемолимфе доминируют неорганические ионы в создании осмотического давления. Например, в гемолимфе первичнобескрылых неорганические ионы составляют 95% от общего числа осмотически активных соединений. А у крылатых насекомых вклад неорганических ионов в создание осмотического давления понижается, а вклад аминокислот повышается. Например, у стрекоз, прямокрылых содержание неорганических ионов снижается до 55%, а аминокислоты составляют 10% осмотической концентрации гемолимфы. Вклад аминокислот в создание осмотического давления возрастает у двукрылых до 25%, у чешуекрылых – до 40%. Следовательно, в процессе эволюции крылатых насекомых происходит постепенное замещение неорганических ионов гемолимфы аминокислотами. Насекомые имеют специальные механизмы *осморегуляции*. В процессах осморегуляции участвуют покровные ткани, кишечник и мальпигиевы сосуды.

Пресноводные насекомые хорошо регулируют осмотическое давление плазмы по отношению к омывающей их воде. У личинок комаров осмотическое давление гемолимфы почти одинаковое в дистиллированной воде и в воде с концентрацией солей 1%. При повышении концентрации раствора осморегуляция не совершается, и осмотическое давление гемолимфы возрастает параллельно с увеличением соединения солей в воде и насекомое гибнет. Аналогичные данные получены и для других пресноводных насекомых. Все они оказались не приспособленными к существованию в воде с высокой концентрацией солей, т.е. у них узкий диапазон выносливости по отношению к содержанию солей в воде. Больших колебаний солености воды они не выносят. Следовательно, у пресноводных насекомых осморегуляторные механизмы могут поддерживать только гипертоничность но не гипотоничность гемолимфы по отношению к окружающей среде. Гипертоническое состояние плазмы поддерживается благодаря активному поглощению ионов через кишечник и покровы. Показано, что 90% ионов Na^+ проникающих в гемолимфу личинок комаров из внешней среды проникает через поверхность анальных папилл.

Насекомые солоноватых вод тоже обладают осморегуляторными механизмами. Эти механизмы допускают постепенное увеличение осмотического давления гемолимфы по мере возрастания концентрации солей в воде. Насекомые – обитатели солоноватых вод выработали какие-то неизвестные пока физиологические особенности, позволяющие им без вреда выдерживать значительные изменения осмотического давления гемолимфы. Поэтому они могут жить и в пресной и морской воде. Пример, личинки комаров-звонцов. Насекомые – обитатели соленых вод могут регулировать осмотическое давление гемолимфы, находясь в широком диапазоне солености. К таким насекомым относятся личинки мух-береговушек. Они остаются несколько дней живыми как в дистиллированной воде, так и при концентрации NaCl – 29%. У этих личинок ионы Na^+ проникающие в кишечник и гемоцель быстро выводятся из организма благодаря интенсивной работе мальпигиевых сосудов и задней кишки. Так поддерживается гипотоническое состояние гемолимфы в соленой воде. Наземные насекомые могут поддерживать постоянное осмотическое давление гемолимфы и противостоять его повышению в результате испарения воды с поверхности тела. Снижение относительной влажности воздуха до 0-10% приводит к резкому усилению скорости испарения, но сопровождается незначительным повышением осмотического давления гемолимфы. Насекомые могут также противодействовать повышению осмотического давления гемолимфы при увеличении содержания солей в пище и питьевой воде.

Регуляция осмотического давления гемолимфы основана на изменениях количества растворенных в ней солей. У наземных насекомых неорганические ионы и аминокислоты могут активно перемещаться из гемолимфы в ткани и вновь возвращаться в гемолимфу. Направление этих потоков оп-

ределяется осмотическим давлением гемолимфы. В выведении «излишних» ионов во внешнюю среду особенно велика роль ректальных сосочков задней кишки. Например, у саранчи-шистоцерки которая может пить и пресную, и соленую воду. При поглощении пресной воды содержание ионов Na и Cl в прямой кишке намного ниже, чем в гемолимфе. При поглощении соленой воды содержание этих ионов в прямой кишке в несколько раз выше, чем в гемолимфе. Следовательно, повышение осмотического давления гемолимфы, обусловленное высоким содержанием солей в питьевой воде побуждает ректальные сосочки к интенсивному захвату ионов и выведению их из организма. Если же насекомые пьют пресную воду, ректальные сосочки способствуют сохранению ионов и возвращают их в гемолимфу.

3. Неорганические вещества гемолимфы

Неорганические ионы плазмы используются насекомыми не только для поддержания осмотического давления гемолимфы, но и как резерв ионов, необходимых для работы живых клеток. Перенос неорганических ионов через клеточные мембраны приводит к возникновению биоэлектрических потенциалов. К основным катионам гемолимфы относятся *натрий, калий, кальций и магний*. У каждого вида насекомых количественные соотношения между этими ионами зависят от систематического положения, среды обитания, пищевого режима. Для древних и относительно примитивных отрядов крылатых насекомых – стрекоз, тараканов, прямокрылых характерна высокая концентрация Na^+ , при относительно низкой концентрации всех остальных катионов. У таких отрядов как перепончатокрылые, чешуекрылые содержание Na^+ в гемолимфе невысокое и другие катионы Mg, Ca, K приобретают доминирующее значение. В разных таксономических группах насекомых обитание в водной среде приводит к увеличению концентрации ионов Na^+ в гемолимфе и снижению концентрации ионов K^+ . Пищевые режимы насекомых отражаются на содержании натрия и других неорганических катионов гемолимфы. Растения отличаются высоким содержанием калия, кальция, магния при низком содержании натрия. Поэтому, у специализированных фитофагов в гемолимфе концентрация ионов Mg^{2+} , K^+ , Ca^{2+} увеличивается, а концентрация ионов Na^+ уменьшается. Для подавляющего большинства фитофагов особенно характерно накопление Mg^{2+} в гемолимфе. Насекомые зоофаги при водном и наземном образе жизни в гемолимфе имеют больше ионов Na^+ , чем других ионов. При неполном метаморфозе насекомых относительное содержание катионов в гемолимфе почти не уменьшается. У чешуекрылых при полном метаморфозе ионный состав гемолимфы тоже не изменяется. А в гемолимфе перепончатокрылых наблюдается смена доминирующих катионов во время метаморфоза. Например, у личинок медоносной пчелы доминирует калий, а у имаго – натрий.

Неорганические анионы гемолимфы. На первом месте по концентрации здесь стоит Cl^- . У насекомых с неполным превращением от 50 до

80% неорганических катионов уравнивается анионами хлора. У насекомых с полным превращением концентрация хлоридов сильно снижается. У чешуекрылых анионы Cl^- уравнивают только 8-14% неорганических катионов гемолимфы. Дефицит неорганических анионов в гемолимфе чешуекрылых возмещается анионными группами органических кислот. Помимо хлора гемолимфа насекомых имеет анионы H_2PO_4^- и HCO_3^- . Концентрация этих анионов невысокая, но они играют важную роль в поддержании кислотно-основного равновесия в плазме гемолимфы.

4. Органические вещества гемолимфы.

Плазма гемолимфы содержит такие органические вещества – *углеводы, органические кислоты, глицерин, липиды, аминокислоты, дипептиды, олигопептиды, белки, пигменты*. Из этих веществ липиды и некоторые белки находятся в водной среде в виде коллоидных частиц. Остальные вещества образуют молекулярные или ионные растворы. Основной углеводов гемолимфы насекомых – *трегалоза*. На долю этого сахара приходится 80-90% всех углеводов, содержащихся в плазме гемолимфы. У насекомых трегалоза служит транспортной формой углеводов, клетки жирового тела синтезируют ее из глюкозы, а затем выделяют в гемолимфу. Трегалоза с током гемолимфы разносится по всему телу и поглощается тканями. В тканях трегалоза расщепляется до глюкозы специальным ферментом – *трегалазой*. Высокая активность трегалазы обнаруживается в кишечнике, мальпигиевых сосудах, жировом теле и мышцах. Клетки всех этих органов могут использовать трегалозу в качестве поставщика глюкозы для энергетического обмена и других биохимических реакций. У многих насекомых глюкоза освобождается при расщеплении трегалозы – *важнейший источник энергии при работе крылового аппарата*. Трегалаза имеется и в гемолимфе насекомых. Она содержится в гемоцитах но угнетается специальным ингибитором плазмы. Поэтому ферментативное расщепление трегалозы в гемолимфе не происходит. Только в периоды линек ингибирование трегалазы в гемоцитах снижается и начинается интенсивный распад трегалозы, содержащейся в плазме гемолимфы.

Глюкоза, освобождается в ходе этого распада, поглощается эпидермальными клетками и расходуется ими для синтеза новой кутикулы. Глюкоза служит исходным компонентом для синтеза хитина. В отличие от мышечных клеток эпидермальные клетки не имеют собственной трегалазы, и поэтому, они могут использовать трегалозу гемолимфы только во время линек. В межлиночные периоды они довольствуются тем небольшим количеством свободной глюкозы, которая постоянно присутствует в гемолимфе. В гемолимфе насекомых можно обнаружить почти все органические кислоты, участвующие в цикле Кребса.

Глицерин накапливается в гемолимфе в больших количествах только во время зимовки, а в теплое время отсутствует. Например, у муравьев зимой содержание глицерина в плазме гемолимфы достигает 10% по отно-

шению к общему количеству содержащихся в ней веществ. Повышенное содержание глицерина наблюдается при зимней диапаузе насекомых на любой стадии жизненного цикла. Глицерин создает повышенное осмотическое давление гемолимфы и тем самым снижает точку замерзания плазмы и повышает холодостойкость насекомых.

Липиды – поступают в гемолимфу из кишечника и жирового тела. Наиболее значительную часть липидной фракции гемолимфы составляют *глицериды* – это сложные эфиры глицерина и жирных кислот. В зависимости от числа гидроксильных остатков замещенных жирными кислотами, соединения могут быть моно-, ди- и триглицеридами. В жировом теле липиды накапливаются в виде триглицеридов, а в гемолимфе – главным образом в виде диглицеридов. Они выполняют транспортную функцию. Но у клопа-солдатика резервные липиды жирового тела и транспортные липиды гемолимфы представлены триглицеридами. Жирные кислоты, которые входят в состав липидов гемолимфы потребляются мышцами и другими тканями. Диглицериды гемолимфы обеспечивают бесперебойное снабжение мышц жирными кислотами во время полета прямокрылых. А у совок гемолимфа транспортирует к крыловым мышцам не диглицериды, а свободные жирные кислоты, поступающие в гемолимфу из жирового тела.

Аминокислоты гемолимфы. Для крылатых насекомых характерна очень высокая концентрация свободных аминокислот в плазме гемолимфы. У гусениц и куколок чешуекрылых она может превышать 1 г на 100 мл гемолимфы. Обычно в гемолимфе находится 15-16 свободных аминокислот. Среди них максимального содержания достигают глутаминовая кислота и пролин. Аминокислоты гемолимфы вовлекаются в процессы осморегуляции. Показано, что в периоды обезвоживания и последующего обводнения насекомых изменяется суммарная концентрация аминокислот в плазме гемолимфы. Активные перемещения аминокислот из гемолимфы в ткани и наоборот способствуют поддержанию постоянного осмотического давления в гемоцеле. Пополнение запаса аминокислот в гемолимфе происходит из пищи и из жирового тела, клетки которого могут синтезировать заменимые аминокислоты. У насекомых с полным метаморфозом дополнительным источником аминокислот служат белки тех личиночных органов, которые подвергаются гистолизу при метаморфозе. Например, у двукрылых и чешуекрылых аминокислоты гемолимфы достигают максимальной концентрации к середине куколочной стадии, когда в основном завершаются процессы гистолиза. Жировое тело снабжает аминокислотами гемолимфу, но может и поглощать их. Оно расходует аминокислоты на синтез белков. Для эпидермальных клеток аминокислоты гемолимфы служат поставщиками азотистых соединений во время линек. Особенно сильно уменьшается содержание в гемолимфе тирозина и триптофана. Эти аминокислоты используются для синтеза склеротизирующих агентов и пигментов куколки. Гусеницы шелкопрядов перед окукливанием расходуют ами-

нокислоты гемолимфы для синтеза белков шелка. Аминокислоты гемолимфы могут служить и энергетическим материалом. Например, крыловые мышцы мухи це-це используют пролин плазмы в качестве обычного легко мобилизуемого источника энергии.

Дипептиды и олигопептиды гемолимфы. Дипептиды служат для транспорта особо важных аминокислот, участвующих в процессах развития насекомых. Например, у личинок мухи-саркофаги тирозин в составе дипептида доставляется к покровам. Дипептид гораздо выгоднее использовать в качестве переносчика тирозина, так как он лучше растворяется в плазме гемолимфы, чем свободный тирозин. Олигопептиды выполняют функцию «хранилищ» аминокислот в гемолимфе. В их состав входят заменимые аминокислоты, которые синтезируются про запас клетками жирового тела. Общее содержание белков в гемолимфе довольно высокое от 1 до 5 г на 100 мл плазмы. В гемолимфе обнаружено от 10 до 30 белковых функций. Число таких фракций зависит от систематического положения, поля и стадии развития насекомого. По физико-химическим свойствам белки гемолимфы насекомых более сходны с глобулинами крови человека, чем с альбуминами. Но у жуков и бабочек обнаружена белковая фракция сходная с альбуминами крови человека.

Содержание белков в гемолимфе и их качественный состав изменяется при развитии и метаморфозе насекомых. Общее содержание белков в гемолимфе снижается во время линьки и вновь возрастает после сбрасывания личинной шкурки. Очевидно, некоторые белки включаются в водорастворимую фракцию белков формирующейся кутикулы. При полном метаморфозе насекомых содержание белков в гемолимфе резко снижается перед окукливанием, когда клетки жирового тела активно поглощают плазменные белки. Запас белков в гемолимфе куколки восстанавливается во время гистолиза личиночных тканей. У многих насекомых гемолимфа половозрелых самок содержит особые белки, не встречающиеся у самцов. Их называли вителлогенины. Вителлогенины используются для вителлогенеза – образования желтка в яйцах. Отсюда и их название. Вителлогенины синтезируются в жировом теле, а гемолимфа транспортирует их к созревающим ооцитам. Таким образом, белки гемолимфы выполняют морфогенетическую функцию. Также они могут выполнять транспортную функцию. Глюкопротеины и липопротеины гемолимфы переносят углеводы и жиры к различным органам. Некоторые плазменные белки выполняют ферментативную функцию. Например, участвуют в синтезе мочевой кислоты, обеспечивают не клеточный гидролиз сложных эфиров. Белки гемолимфы выполняют также защитную функцию.

Пигменты гемолимфы. В гемолимфе содержатся каратиноиды и флавоноиды. Они создают желтоватую или зеленоватую окраску гемолимфы. Зеленая окраска богомолов, гусениц обусловлена пигментами гемолимфы.

Гемоглобин у насекомых встречается очень редко. В плазме гемолимфы обнаруживается у некоторых личинок комаров-звонцов. Концентрация гемоглобина у этих личинок может быть очень высокой. Например, у личинок *Chironomus* sp. масса гемоглобина одной личинки составляет 45% от ее сырой массы. Очевидно, присутствие гемоглобина в гемолимфе позволяет личинкам комаров-звонцов создавать запасы кислорода в организме, что объясняет их высокую устойчивость к недостатку кислорода в среде обитания.

5. Типы гемоцитов

Гемоциты насекомых – это снабженные ядрами мезодермальные клетки, циркулирующие в гемолимфе.

Они подразделяются на 7 типов:

1. *Прогемоциты* – округлые клетки с крупными ядрами и узкими полосками внеядерной цитоплазмы. У них нет внутриклеточных включений, и они способны к митотическому делению.

2. *Плазмоциты* – имеют сильно изменчивую амeboидную форму, нет включений, способны к митотическому делению.

3. *Гранулоциты* – сходны с плазмоцитами, но имеют большое количество гранул запасных питательных веществ. Это самые многочисленные клетки. В гемолимфе, например, у гусениц коконопряда *Malacosoma* sp. Они составляют 80% от общего числа гемоцитов.

4. *Эноцитойды* – округлые клетки сходные с гранулоцитами. В цитоплазме эноцитойдов содержатся гранулированные или кристаллические включения.

5. *Цистоциты* – покрыты снаружи темным ободком цитоплазмы и снабжены небольшим количеством гранул внутриклеточных включений.

6. *Сфероциты* – крупные округлые клетки. Их цитоплазма заполнена гранулами, жировыми включениями и вакуолями.

7. *Адипогемоциты* – крупные клетки, имеют овальную форму, цитоплазма заполнена гранулами, жировыми включениями и вакуолями.

Все морфологические типы гемоцитов произошли из прогемоцитов. Каждый тип гемоцитов накапливается в максимальном количестве на определенных этапах жизненного цикла. Поэтому любая стадия развития характеризуется специфичной для нее гемограммой, отражающей процентное соотношение разных типов гемоцитов. Гемограмма очень чувствительна к физиологическим изменениям в организме насекомого. Она может использоваться для оценки «упитанности» насекомых, для диагностики заболеваний, зараженности паразитами и отравления инсектицидами. Возможно использование гемограмм в систематике насекомых. Плазмоциты, гранулоциты, сфероциты и адипогемоциты могут переходить в амeboидное состояние и выполнять фагоцитарные функции. Они активно захватывают чужеродные тела и микроорганизмы, проникающие в тело насекомых. При полном метаморфозе амeboидные гемоциты участвуют в гисто-

лизе личиночных органов. Сфероциты, адипогемоциты принимают участие в процессах накопления и расходования питательных веществ. У гусениц совки *Prodenia* sp. Гранулы гликогена обнаруживаются в 3 возрасте. По мере роста гусениц содержание гликогена в гемоцитах увеличивается и достигает максимума перед окукливанием. Гликоген расходуется куколками и отсутствует в гемоцитах бабочек. Сфероциты и адипогемоциты не способны сами синтезировать жиры, они получают жиры от клеток жирового тела и передают их клеткам тканей. Например, у куколок мух адипогемоциты образуют тонкие цитоплазматические отростки, которые вступают в связь с мышечными и эпидермальными клетками. Клетки гемолимфы играют важную роль в обмене тирозина. Сфероциты и эноцитоиды содержат профенолазу – неактивный предшественник фермента тирозиназы. Тирозиназа обеспечивает превращение тирозина в *азотсодержащий хинон – Дофа*. При повреждении покровов профенолаза переходит в активное состояние, т.е. превращается в тирозиназу. Она превращает тирозин в Дофа. Из этого хинона образуются темные пигменты – меланины. Эти реакции объясняют быстрое потемнение гемолимфы на открытом воздухе: атмосферный кислород активирует профенолазу и окисляет Дофа до хинонов, образующих полимерные молекулы меланинов.

6. Свертывание гемолимфы

При повреждении покровов у многих насекомых гемолимфа свертывается и образуется кровяной сгусток. В свертывании гемолимфы принимают участие гемоциты и плазма. Этот процесс протекает в два этапа: сначала происходит коагуляция плазмы, а затем склеивание (агглютинация) гемоцитов. Некоторые цистоциты способны выделять коагулины – вещества вызывающие свертывание гемолимфы. Цитоплазма таких цистоцитов заполнена гранулами, которые исчезают после начала коагуляции. Содержимое этих гранул, очевидно, расходуется на образование коагулинов. Под электронным микроскопом коагулировавшая плазма приобретает вид сплошной губчатой массы. Такая картина наблюдается у прямокрылых и тараканов. Иная картина наблюдается у гусениц. В этом случае цистоциты образуют длинные тонкие тяжи, вокруг которых происходит коагуляция плазмы. В сетке переплетающихся цитоплазматических тяжей застревают другие гемоциты. Они пассивно вовлекаются в формирование кровяного сгустка. У большинства перепончатокрылых свертывание гемолимфы осуществляется одновременно двумя путями: плазма загустевает как вокруг цистоцитов, так и в переплетениях цитоплазматических тяжей. В крови позвоночных животных существуют специальные клетки тромбоциты образующие кровяной сгусток. Аналогичные клетки обнаружены в гемолимфе мух – каллифор. У мухи при образовании кровяного сгустка от тромбоцитов отщуровываются участки цитоплазмы, которые способны к агглютинации.

7. Защитные реакции гемолимфы

Одна из самых важных функций гемолимфы – защитная. Гемолимфа

защищает насекомое от инфекций и других повреждающих факторов биологического происхождения. Защитная функция гемолимфы основана на плазменных или гуморальных реакциях и гемоцитарных или клеточных реакциях. Плазменные защитные реакции – обусловлены содержанием в гемолимфе токсичных веществ: антибиотиков и белков, обладающих антимикробным действием. Токсические компоненты гемолимфы могут защищать от хищников. Например, гемолимфа жуков маек, нарывников содержит яд – кантаридин. Пример антибиотиков содержащихся в гемолимфе насекомых – это насутин, выделенный из термитов. Антибиотики и плазменные белки могут создавать устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам.

Гемоцитарные защитные реакции – направлены против микроорганизмов и многоклеточных паразитов. В первом случае наблюдается фагоцитоз, а во втором случае инкапсуляция паразита. Оба типа реакций осуществляются амебоидными гемоцитами. Проникновение мелких чужеродных объектов в гемоцель насекомого стимулирует фагоцитоз гемоцитов. После инъекции туши в тело гусениц, значительно увеличивается число фагоцитирующих клеток в гемолимфе. Бактерии, вирусы и споры микроспоридий активно захватываются и перевариваются амебоидными гемоцитами. Фагоцитарные реакции гемоцитов – это наиболее универсальный защитный механизм, определяющий устойчивость насекомых к болезнетворным микроорганизмам. Реакции инкапсуляции заключаются в образовании гемоцитарных капсул вокруг яиц и личинок эндопаразитов. Капсула формируется в основном из амебоидных плазмоцитов. Заключенный в капсулу паразит испытывает недостаток питательных веществ и кислорода. Он перестает развиваться и погибает. Капсула возникает вокруг паразитических нематод, яиц и личинок наездников и даже вокруг искусственно внесенных в гемолимфу чужих органов. Инкапсулируются и неживые объекты – волоски, кусочки пластмассы или дерева. Часто инкапсуляция сопровождается потемнением гемолимфы, из-за ее меланизации с участием тирозиназы. Приспосабливаясь к своим хозяевам эндопаразиты разными путями избегают инкапсуляции или разрушают капсулу. Например, личинки наездника, паразитирующие в мельничной огневке, не инкапсулируются потому, что выделяют через покровы какие-то вещества предотвращающие инкапсуляцию.

8. Иммунные реакции гемолимфы

Существуют две независимые системы иммунитета – неспецифическая и специфическая.

Неспецифический иммунитет основан на выделении в кровь антибактериальных белковых продуктов, создающих естественную приобретенную устойчивость животных к заболеваниям. К числу наиболее изученных соединений этого рода принадлежит лизозим. Это фермент, разрушающий оболочки бактериальных клеток. У насекомых, также как и у

позвоночных, неспецифический иммунитет основан на использовании лизоцима.

Специфический иммунитет – у позвоночных связан с образованием антител избирательно направленных против антигенов, которые вырабатываются микроорганизмами. Защитное действие любого антитела основано на его способности соединяться с определенным антигеном. В гемолимфе насекомых антитела не образуются. Несмотря на это специфический иммунитет у насекомых возникает. Это объясняется выделением в гемолимфу какого-то вещества, не имеющего ничего общего с антителами. Это вещество не является белком, но вступает в химическую связь с плазменными белками и транспортируется ими по телу насекомого. Антигенами вызывающими специфический иммунитет у насекомых являются полисахаридные компоненты бактериальных клеток.

ТЕМА 6: СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЖЕНСКИХ И МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

1. Обоеполое размножение

У насекомых размножение в основном осуществляется обоеполым путем. В таком способе размножения выделяют 3 этапа:

- 1) осеменение, т.е. перенос семени от самца к самке;
- 2) оплодотворение, т.е. проникновение сперматозоида в яйцеклетку;
- 3) откладка яиц или отрождение личинок.

Эволюционный переход от примитивного наружного осеменения к более прогрессивному внутреннему в разных группах членистоногих происходит независимо. Как показали исследования академика М.С. Гилярова у низших наземных членистоногих широко распространено наружно-внутреннее осеменение. Оно происходит без спаривания. Самец выделяет сперму в виде сперматофоров, которые захватываются самкой. Такое осеменение характерно для почвенных членистоногих, потому что влажная почва предохраняет сперму от быстрого высыхания. Среди насекомых наружно-внутреннее осеменение встречается у ногохвосток. У крылатых насекомых типичное наружно-внутреннее осеменение не встречается, и перенос спермы всегда сопровождается спариванием. Но во многих отрядах крылатых насекомых наблюдается внутреннее сперматофорное осеменение. Сперматофоры либо подвешиваются к половым путям самки, либо прямо вводятся в половые пути. При внутреннем осеменении сперматофор защищает семенную жидкость от высыхания и обеспечивает ее питательными веществами. Сперматозоиды в сперматофоре окружены толстой липопротеиновой оболочкой. В половых путях самки эта оболочка растворяется, а сперматозоиды активируются и мигрируют в семяприемник. У насекомых, не пользующихся сперматофорами при спаривании, семенная жидкость свободно проходит из копулятивных органов самца в половые

пути самки. При таком прямом осеменении самец имеет длинный пенис. Жизнеспособность спермиев в женских половых путях и семяприемниках поддерживается специальными белками муко- или гликопротеиновой природы. У всех наземных членистоногих оплодотворение яйцеклеток происходит в материнском организме. Сперматозоиды покидают семяприемник после овуляции очередной яйцеклетки. Сперматозоиды выводятся из семяприемника при сокращении его мышечных стенок. Только у перепончатокрылых спермии неподвижны и активируются выделениями специальной железы. Секретия этой железы регулируется через центральную нервную систему и эндогенными факторами. Это объясняется наличием избирательного оплодотворения у перепончатокрылых, когда оплодотворяются только те яйца из которых развиваются самки, а самцы получаются из неоплодотворенных яиц. Некоторые виды насекомых способны к отрождению личинок. Существует факультативное живорождение и облигатное живорождение.

Факультативное – обнаружено у жуков листоедов и стафилин. При этом живорождении какая-то часть яиц начинает развиваться раньше, а часть задерживается в яйцевых трубках. Поэтому рождаются личинки наряду с откладкой яиц.

Облигатное живорождение или постоянное живорождение сопровождается возникновением матки, в которой развиваются эмбрионы. В облигатном живорождении различают *яйцезиворождение* – когда эмбрионы получают от матери только воду и *истинное живорождение* – когда эмбрионы получают из стенки матки молочко. Например, у живородящего таракана в состав молочка входят белки – 45%, углеводы – 25%, липиды – 16–22%, аминокислоты – 5%.

Способность к яйцезиворождению характерна для тлей и галлиц. Истинное живорождение встречается у мух и тараканов. Например, муха це-це и мухи-кровососки отрождают уже вполне зрелых личинок, которые не приступают к самостоятельному питанию, а сразу зарываются в почву и там окукливаются.

2. Другие способы размножения

У многих обоеполюх насекомых проявляется способность к *спонтанному партеногенезу*. Это развитие немногочисленного числа яиц без оплодотворения. Спонтанный партеногенез обнаружен у тутового шелкопряда. У него одна гусеница вылупляется из 100 000 тысяч и даже из 1 млн. неоплодотворенных яиц. Жизнеспособность даже вылупившихся гусениц из неоплодотворенных яиц очень низкая. Только 12% таких гусениц доживает до стадии имаго. Спонтанный партеногенез всегда бывает *дейтеротокический*, т.е. из неоплодотворенных яиц всегда выходят особи обоих полов. Искусственный партеногенез в отличие от спонтанного всегда *телитокический*, т.е. однополюй – из неоплодотворенных яиц при этом выходят только особи женского пола. Метод искусственного партеногене-

В этом жизненном цикле чередуются 6 партеногенетических и 1 обоеполое поколение. Жизненный цикл осложняется лишь появлением крылатых самок и сменой кормовых растений. Например, подорожниковая тля. Зимующие яйца откладывают на деревья, на них развивается 1-е партеногенетическое поколение, оно бескрылое. Затем появляется крылатое 2-е партеногенетическое поколение. Оно перелетает на подорожник, и там развиваются остальные крылатые поколения. Последнее обоеполое поколение тоже крылатое, его самки перелетают на деревья и там откладывают зимующие яйца. Число поколений зависит от фотопериода, состояния кормовых растений, температуры воздуха, плотности колонии тлей. Для тлей характерен – полиморфизм, когда на протяжении жизненного цикла наблюдается смена жизненных форм (крылатые, бескрылые самки, самки девственницы и полоноски, самцы).

Избирательный партеногенез встречается у перепончатокрылых. Это *аррентокический партеногенез*. Из оплодотворенных яиц выходят самки, а из неоплодотворенных – самцы. Регулируется этот процесс у пчелы царицы, путем оплодотворения части откладываемых яиц.

Бесполое размножение у насекомых известно только на стадии яйца. Из одного яйца развивается не один зародыш, а несколько. Этот способ размножения называется *полиэмбриония*. Встречается у наездников и вешнокрылых. На постэмбриональных стадиях бесполое размножение у насекомых не встречается.

3. Строение и функции мужских половых органов

Мужские половые органы – это два семенника, они иногда срастаются. Семенник состоит из одной или нескольких десятков отдельных трубочек – семенных фолликулов. Исходное для всех насекомых число фолликулов в семеннике – 7. У клопов обычно 7 фолликулов, у колорадского жука – 22–24 фолликула, у мучного хрущика – 6. Вторичное увеличение числа фолликулов до 60-80 в одном семеннике наблюдается у тараканов и прямокрылых, а у двукрылых только 1 фолликул. В семенных фолликулах протекает сперматогенез. Это размножение зародышевых клеток и формирование сперматозоидов. Созревшие сперматозоиды выходят из семенников в семяпротоки, а из них в семяизвергающий канал. Семяпротоки заканчиваются семенными пузырьками, в которых сперма накапливается перед поступлением в семяизвергательный канал. Последний выводит сперматозоиды наружу через копулятивный орган. У большинства насекомых только одно мужское половое отверстие и один копулятивный орган – пенис или эдзагус. Он расположен на 9 стерните брюшка. В трех отрядах: протуры, коллемболы и уховертки у самцов по 2 копулятивных органа. В типичных удлинённых фолликулах самые молодые зародышевые клетки располагаются в верхушечной части, а зрелые сперматозоиды – у выхода из него. В сферических фолликулах, как у бабочек, молодые клетки располагаются по периферии, а более зрелые – ближе к центру. Верхушечная

часть удлиненного фолликула называется *гермарием*. Кроме сперматогониев здесь находится одна крупная апикальная клетка, которая выполняет трофическую функцию. Функцию питания сперматогониев выполняют также эпителиальные клетки стенки фолликула. В гермариинии сперматогонии быстро растут, митотически делятся и превращаются в сперматоциты I порядка. Последние делятся мейотически и дают сперматиды. Все сперматиды, возникающие из одной исходной клетки, оформляются в группы – семенные цисты, окруженные общей оболочкой. Эти цисты хорошо заметны в двух последующих участках фолликула – зонах роста и созревания. В пределах каждой цисты деления клеток происходят синхронно. Дочерние клетки полностью не разобщены, между ними сохраняются цитоплазматические мостики. Число сперматид в цисте выражается формулой 2^n , где n равно 5, 6, 7, 8. Последняя зона – зона формирования, где сперматиды вытягиваются в длину и располагаются параллельными рядами в каждой цисте и превращаются в сперматозоиды. Обычно процессы сперматогенеза протекают у личинки или куколки и имаго рождаются с фолликулами, в которых только сперматиды и сперматозоиды.

В типичном сперматозоиде насекомого передний конец не расширен. Головка не обособлена от хвостика, но прикрыта шапочковидной структурой – акросомой. Отсутствие головки у сперматозоида связано с тем, что у яйца микропиле очень узкое, чтобы не происходило испарение воды из яйца. Поэтому насекомым выгодно иметь удлиненную, червеобразную форму сперматозоида без головки, которая могла бы помешать ему пройти через узкое микропиле. А вот у тараканов яйца защищены от высыхания оотекой и сперматозоиды имеют хорошо выраженную головку. К половой системе самцов относятся придаточные железы. У большинства насекомых 1-2 пары придаточных желез. Это короткие трубочки, соединенные с семяпроводами. Их функция – формирование сперматофора. Наиболее сложно они устроены у тех насекомых, для которых характерно сперматофорное осеменение. Это саранчовые (16 трубочек), тараканы (несколько десятков трубочек), чешуекрылые. Формирование сперматофора происходит в результате активности всех железистых клеток, причем каждая трубочка представляет материал для определенных участков сперматофора. Сперматофор у саранчовых формируется в мужских половых органах и в готовом виде вводится в копулятивное отверстие самки. У тараканов и чешуекрылых сперматозоиды выпускаются в женские половые пути вместе с выделениями придаточных желез. Сперматофор возникает в женских половых органах из введенных продуктов самца. Секрет придаточных желез и стенок семяпроводов может активировать сперму.

4. Строение и функции женских половых органов

Женские половые органы насекомых представлены двумя яичниками и половыми путями. Яичники состоят из отдельных яйцевых трубок – овариол. Исходное число овариол, очевидно, равно 7 как у щетинохвосток.

Но в процессе эволюции у большинства насекомых происходило либо уменьшение числа овариол (олигомеризация), либо увеличение числа овариол (полимеризация). В результате олигомеризации возникли яичники современных чешуекрылых. В каждом яичнике 4 овариолы. У матки медоносной пчелы произошла полимеризация числа овариол, и их стало в среднем 160 пар, а у термитов – до 2000 пар. Переход насекомых к общественному образу жизни сопровождается полимеризацией овариол, а переход насекомых к паразитическому образу жизни и живорождению приводит к уменьшению числа овариол в яичнике до 1–2. Число овариол определяет потенциальную плодовитость самок. При недоедании личинок малярийного комара число овариол у самок снижается с 200 до 70 и у самок снижается плодовитость. У чешуекрылых недостаток корма на гусеничной стадии приводит к снижению плодовитости, но без уменьшения числа овариол. В овариоле определяют два отдела: передний – *гермарий* и задний – *виттелярий*. В гермарии формируются ооциты, в виттелярии они созревают, снабжаются питательными веществами и превращаются в яйцеклетки. Виттелярий поделен на ряд яйцевых камер. В каждой камере находится только одна половая клетка. По мере роста она приближается к выходу из виттелярия. Поэтому последние яйцевые камеры особенно велики по размерам. Они содержат самые крупные яйцеклетки. У насекомых имеется несколько типов овариол различающихся по взаимоотношениям ооцитов с питательными клетками. Овариолы лишённые питательных клеток – это паноистические овариолы. Яичники с такими овариолами – это паноистические яичники. В паноистических овариолах питание ооцитов происходит за счет клеток фолликулярного эпителия.

Мероистические овариолы – снабжены питательными клетками. Они подразделяются на 2 типа: политрофические и телотрофические овариолы.

В политрофических – питательные клетки находятся в каждой яйцевой камере и располагаются впереди клетки, которую обслуживают. По мере роста ооцита питательные клетки уменьшаются и истощаются. Число клеток, связанных с одним ооцитом всегда нечетное и строго постоянное для каждого вида. Например, у уховертки – по одной питательной клетке около каждого ооцита, у пухоедов – 5, у бабочек – 7, у мух – 15.

В *телотрофических овариолах* питательные клетки остаются в гермарии и образуют в нем многоядерную трофическую камеру. От нее тянутся длинные цитоплазматические тяжёлы, проникающие в ооцит. По этим тяжёлым питательные вещества трансформируются из трофической камеры к половым клеткам. Яичники любого насекомого составлены только из одного типа овариол – паноистических, политрофических или телотрофических. Паноистические яичники считаются наиболее примитивными. Они обнаружены у первичнобескрылых, прямокрылых, тараканов, стрекоз, поденок, веснянок, трипсов. Политрофические яичники встречаются у уховерток, сеноедов, жесткокрылых из подотряда *Adephaga*, сетчатокрылых,

перепончатокрылых, ручейников, чешуекрылых. Телотрофические яичники характерны для равнокрылых, полужетскокрылых, жесткокрылых подотряда *Polyphaga*, вислокрылок, верблюдонок. В примитивном яичнике овариолы располагаются в ряд вдоль простого полового протока. Пример – у поденок. У прямокрылых однорядно расположенные овариолы смещаются к переднему концу яичника, а в половых путях появляются семяприемник, придаточные железы, 2 латеральных яйцевода и один непарный медиальный яйцевод – в него впадает семяприемник. У всех насекомых – овириолы собираются в кисть – от каждого из 2-х кистеобразных яичников отходят по одному латеральному яйцеводу, которые сливаются в непарный медиальный яйцевод. В этот яйцевод впадают проток придаточных желез и проток семяприемника, через генитальную камеру. Как правило, медиальный яйцевод не открывается самостоятельно наружу, а сообщается с расширенной генитальной камерой. Наружное отверстие генитальной камеры служит и для откладки яиц и для введения пениса при копуляции. Но у большинства бабочек копулятивное и половое отверстия разделены, они расположены на разных брюшных сегментах – одно на восьмом, а другое на девятом сегментах. У живородящих видов есть матка, которая представляет собой расширение медиального яйцевода. В ней происходит развитие эмбрионов. Во время копуляции самка получает от самца сперму, которая сохраняется в семяприемнике, а при откладке яиц используется для их оплодотворения. Один непарный семяприемник представляет собой впячивание покровов на восьмом стерните брюшка, открывается внутрь генитальной камеры. Придаточные железы (2) женской половой системы открываются либо наружным половым отверстием, расположенном на девятом сегменте брюшка, либо внутренним отверстием в полость генитальной камеры. Клейкий секрет этих желез служит для прикрепления яиц к субстрату, а у тараканов и богомолов для образования оотеки. У стебельчатобрюхих перепончатокрылых одна из придаточных желез превращается в ядовитую железу, а другая в смазочную, продуцирующую секрет для смазки яйцеклада или жала.

5. Оогенез, вителлогенез и формирование яиц

В овариолах яичников протекают следующие процессы:

- 1) оогенез, т.е. размножение и рост первичных зародышевых клеток, которые разделяются на зрелые яйцеклетки и питательные клетки;
- 2) вителлогенез, т.е. снабжение яйцеклеток запасными питательными веществами. Проходя по половым путям, яйцеклетки покрываются яйцевыми оболочками и превращаются в яйца.

Оогенез включает 3 основных этапа:

1. многократные митотические деления первичных зародышевых клеток с образованием оогониев;
2. повторные митотические деления оогониев с их последующей дифференцировкой на ооциты и питательные клетки;

3. мейотические деления ооцитов, в результате которых образуются гаплоидные яйцеклетки, способные к дальнейшему развитию и слиянию со сперматозоидами. Митотические деления и дифференцировка оогониев протекают в гермариооцитах, а в вителлярии осуществляются мейоз и рост ооцитов.

Последовательность явлений формирующих яйцеклетку называется овариальным циклом. В яичниках насекомых овариальные циклы не разделены во времени и могут накладываться друг на друга. Вещества, необходимые для питания эмбриона накапливаются в яйцеклетках в виде белковых желточных шаров, липидных желточных шаров и гранул гликогена. Все эти вещества образуют желток яйца. Вителлогенез, т.е. процесс отложения желтка начинается с момента вступления молодого ооцита в вителлярный и продолжается до оформления яйцевых оболочек. Исходные продукты для вителлогенеза берутся из гемолимфы. Транспортируют исходные продукты к ооцитам клетки фолликулярного эпителия. Проходя через вителлярный и захватывая питательные вещества ооциты сильно увеличиваются в объеме. Белковые желточные шары составляют наибольшую часть питательных веществ, накапливаемых при вителлогенезе. Белки, включаемые в желток, синтезируются либо в жировом теле, либо в самих яичниках. Белки первой группы называются вителлогенинами, белки второй группы – овогенинами. Вителлогенины образуются трофоцитами жирового тела, выделяются в гемолимфу и трансформируются ею к ооцитам. Они поглощаются ооцитами путем пиноцитоза в виде цельных молекул, проникающих сквозь стенки вителлярный. Процесс проникновения вителлогенинов в яичник протекает на имагинальной стадии и завершается быстро. Синтез овогенинов осуществляется фолликулярным эпителием, питательными клетками и самими ооцитами. Основным поставщиком овогенинов служит фолликулярный эпителий и исходные вещества, необходимые для синтеза этих белков берутся из плазмы гемолимфы. Путем использования радиоактивной метки показано, что овогенины возникают в фолликулярных клетках, затем по межклеточным пространствам переходят в вителлярный и захватываются ооцитами.

Питательные клетки добавляют в ооциты исходные продукты для синтеза овогенинов и нуклеиновые кислоты, необходимые для синтеза, в которых зашифрована информация о расположении аминокислотных остатков в синтезируемых белках. Руководствуясь этой информацией, сами ооциты создают необходимые овогенины. Липидные желточные шары встречаются в яйцеклетках реже белковых и присутствуют в меньших количествах. Гранулы гликогена образуются на самых последних этапах вителлогенеза, после того как завершается формирование белковых и липидных шаров. В состав группы включается гликоген, который синтезируется в яичниках из трегалозы, растворенной в плазме гемолимфы. Синтез гликогена осуществляется фолликулярным эпителием и питательными клет-

ками. При превращении ооцита в яйцеклетку его тонкая клеточная оболочка дает начало желточной оболочке. На начальных этапах образования желточная оболочка имеет пористое строение, затем становится сплошной. Поверх нее образуется хорион. Он играет в яйце насекомого, ту же роль, что и скорлупа в яйце птицы. Хорион секретируется фолликулярными клетками, поэтому на поверхности яйца часто можно видеть ребрышки, отвечающие очертаниям этих клеток. Образование хориона напоминает процесс образования кутикулы. Хорион состоит из наружной оболочки – *экзохориона* и внутренней – *эндохориона*. Экзохорион состоит из липопротеинов, а эндохорион имеет более сложное строение. В яйцах, развивающихся во влажной почве, тканях животных и растений хорион обладает высокой проницаемостью для воды. У наземных насекомых яйца развиваются в условиях пониженной влажности и поэтому появляются приспособления, защищающие зародыш от высыхания. У саранчи хорион мало проницаем для воды и имеется специальное отверстие для проникновения воды внутрь яйца – гидропиле. У всех насекомых на поверхности хориона есть отверстие – микропиле. Эта система поровых канальцев, которые образуются вокруг длинных цитоплазматических отростков фолликулярных клеток. Обычно таких канальцев 10–20, иногда 1–2. Микропиле служит для проникновения сперматозоидов во время оплодотворения и для дыхания эмбриона. Могут возникать специальные дополнительные поры для дыхания – аэропиле.

6. Роль гормонов в регуляции размножения

В гормональной регуляции размножения участвуют прилежащие тела и нейросекреторные клетки мозга. Деятельность этих органов управляется нервными клетками, рецепторами. Прилежащие тела выделяют ювенильные гормоны, которые обладают гонадотропным действием на стадии имаго. Сперматогенез не подвержен влиянию гормонов. Поэтому у самцов гормоны регулируют лишь половую активность, развитие придаточных желез и формирование сперматофоров. У самок ювенильные гормоны стимулируют вителлогенез. У многих насекомых ювенильные гормоны стимулируют синтез вителлогенинов в жировом теле и поступление синтезированных белков через стенки яичников в ооциты. Например, у самок саранчи шистоцерки после удаления прилежащих тел белковая фракция, соответствующая вителлогенину почти полностью исчезает из гемолимфы. Секреторная активность прилежащих тел регулируется мозгом, который приводит ее в соответствие с экологическими условиями и состоянием яичников. Секреция ювенильных гормонов стимулируется приемом пищи, спариванием. Во время имагинальной диапаузы мозг создает и поддерживает неактивное состояние прилежащих тел. *Нейрогормоны* мозга выполняют разнообразные функции. Они определяют секреторную активность прилежащих тел, оказывают самостоятельное влияние на процессы оогенеза, управляют синтезом запасных транспортных продуктов жирового тела, контролируют репродуктивное поведение самцов и самок. Итак, гормо-

нальная регуляция размножения насекомых основана на видоспецифичных взаимодействиях между гормонами мозга и прилежащих тел.

7. Половые феромоны

Половые феромоны принадлежат к аттрактантам, т.е. химическим веществам привлекающим насекомых. Феромоны действуют как дистантные раздражители и воспринимаются обонятельными сенсиллами антенн. У ряда насекомых половой феромон выделяется самцами и привлекает самок. Например, самец скорпионовой мухи, поймав добычу, выпячивает на брюшке красноватые пузырьки, которые выделяют феромон с затхлым запахом, привлекающим самок. Копуляция происходит во время поедания самкой добычи. Но у большинства насекомых феромоны выделяются самками, и это следует считать первичным. Источниками половых феромонов служат клетки специализированных кожных желез, находящихся на разных участках тела. У чешуекрылых такие железы располагаются на мягкой мембране между 8 и 9 брюшными сегментами. Самцы многих чешуекрылых проявляют высокую избирательную чувствительность к половому феромону самки своего вида. Самцы китайского дубового шелкопряда могут отыскать самку по ее запаху с расстояния до 6 км, а предельное расстояние целенаправленного полета к самке составляет не менее 500 м. У павлиноглазки артемии половой феромон может обеспечить ориентацию самцов к самке с расстояния до 1 км. Самцы пытаются копулировать с предметами, обработанными экстрактами из брюшек самок, и с самцами, если помещение насыщено запахом полового феромона. После ампутации антенн самец не ищет самку и не копулирует с ней. Доказано, что зрительные стимулы не влияют на спаривание. Половые феромоны находят успешное применение в борьбе с насекомыми-вредителями с использованием секс-ловушек.

ТЕМА 7. УПРАВЛЕНИЕ ХОДЬБОЙ И ПОЛЕТОМ НАСЕКОМЫХ

1. Скорость передвижения насекомых

По скорости передвижения по поверхности насекомые различных отрядов отличаются весьма существенно: наиболее быстрые насекомые могут по скорости ходьбы превосходить наиболее медленных в 300 и более раз.

Примеры скорости передвижения некоторых насекомых:

Вши – 0,55 см/сек

Уховертки – 10 см/сек

Перепончатокрылые – 1,6 см/сек

Жесткокрылые – 58 см/сек

Палочники – 8–9 см/сек

Таракановые – 70–80 см/сек

Рекордсмены по быстроте передвижения тараканы. Самцы тараканов могут передвигаться со скоростью 130 см/сек, что соответствует скорости перемещения при ходьбе человека 5 км/час. Как правило, более крупные насекомые передвигаются быстрее, чем мелкие, но могут быть исключения.

2. Походка насекомых

Ходьба насекомого – ритмический процесс, при котором конечности животного передвигаются в строго определенной последовательности. В большинстве случаев в ходьбе участвуют все три пары ног и они перемещаются следующим образом: правая передняя (P_1), левая средняя (L_2) и правая задняя (P_3). Все одновременно, затем левая передняя (L_1), правая средняя (P_2) и левая задняя (L_3) – тоже одновременно. Эти циклы многократно чередуются. Таким образом, в любой момент движения тело насекомого находится как бы на треножнике, в образовании которого принимают участие две конечности одной и одна конечность другой стороны тела. *Треножной походкой* обладают тараканы, палочники, прямокрылые, жесткокрылые и насекомые других отрядов. При ускорении ходьбы циклы движений ног чередуются быстрее, быстрее начинает перемещаться и каждая конечность в цикле. У американского таракана до 20 раз в 1 сек. Шестиноготь, свойственная насекомым дает этим животным определенные преимущества. Шестиногий способ передвижения является более плавным и бесшумным, чем четвероногий и двуногий.

3. Мышцы конечностей и их иннервация

Конечности насекомых благодаря сочленениям могут осуществлять достаточно разнообразные и сложные движения. Эти движения обеспечиваются большим числом специальных мышц. У саранчи, например, конечность 1-ой пары обслуживают – 16, 2-й пары – 23 и 3-й пары – 26 различных мышц. Это мышцы, поднимающие и опускающие коксу, трохантер, бедро, голень, пятку; мышцы-вращатели коксу, трохантер, бедро, голень, лапку; мышцы приводящие и отводящие коксу, трохантер, бедро, голень, лапку. Слаженность действия мышечного аппарата конечности еще более увеличивается за счет структурно-функциональной дифференцировки мышц. Например, различные волокна мышц бедра саранчи выполняют различные функции. В месте сочленения бедра с голенью располагаются только медленные волокна, затем в бедре идут переходные, они сменяются смешанными (и быстрыми и медленными), а затем идут только быстрые волокна. В месте сочленения с трохантером располагаются и быстрые, и медленные, и переходные волокна. Координация работы мышц как одной конечности, так и мышц разных конечностей в целостном локомоторном акте представляет собой очень сложный и мало исследованный процесс. Известно более тысячи центральных и периферических нейронов включенных в контроль ходьбы.

Шагательные движения каждой конечности осуществляются по центральным программам с помощью генераторов ритма шагательных движений, расположенных в ганглиях грудного отдела нервной цепочки. В состав генераторов ритма входят как спайковые, так и беспайковые интернейроны. Все генераторы ритма функционально связаны в единую систему, обеспечивающую координированное действие всех ног при ходьбе. Ра-

бота сегментарных генераторов ритма запускается и регулируется с помощью командных интернейронов расположенных в высших лакомоторных центрах головного мозга.

4. Начало, поддержание и прекращение полета

Для того, чтобы взлететь, многие насекомые подпрыгивают. Если насекомое сидит на растении, оно отталкивается от него. В любом случае, ноги животного лишаются опоры, крылья начинают работать и насекомое летит. Именно конечности являются той инстанцией, которая запускает летательные движения. Если дотронуться до конечностей летящего насекомого, то летательные движения прекращаются. Итак, рефлекс запуска и торможения полета представляют собой безусловный рефлекс, проявляющийся на уровне грудных ганглиев. Установлено, что основным источником тормозных влияний на полет насекомого служит протоцеребрум, оттуда же поступают сигналы, активирующие работу летательного аппарата насекомого, т.е. в конечном счете, взлет и посадка насекомых контролируется головным мозгом. Например, саранча заранее дает установку локомоторным центрам грудных ганглиев на прыжок или полет, поскольку она заранее решает, что ей делать – взлететь или совершить прыжок. Но полет вызванный только удалением опоры из-под ног насекомого оказывается непродолжительным. Для поддержания длительного полета насекомым требуется дополнительная ветровая или иная стимуляция рецепторов отдельных областей тела. Установлено, что у стрекозы-коромысла ветрочувствительные рецепторы локализованы спереди в нижней части головы. У американского таракана ветрочувствительные рецепторы находятся на антеннах. У перелетной саранчи такие рецепторы находятся на поверхности головы и у основания крыльев. Итак, исчезновение опоры и появление опоры запускает и прекращает полет, а встречный поток воздуха, воздействуя на ветрочувствительные рецепторы, поддерживает длительность полета, но все это происходит под контролем протоцеребрума.

5. Скорость и дальность полета

С функциональной точки зрения полет бывает активным и пассивным. Активный полет осуществляется за счет энергии мышечных сокращений. Пассивный полет основан на использовании энергии внешней среды, а также массы тела насекомого. Активный полет осуществляется всегда в форме машущего полета или его разновидности трепещущего полета (стоячего). При стоячем типе активного полета насекомое зависает в воздухе над определенным местом. Этот тип полета требует определенной и весьма совершенной координации движений. Им обладают немногие насекомые. Например, разнокрылые стрекозы, мухи-сирфиды, пчелы, некоторые бабочки. Существует три типа пассивного полета: парашютирующий, планирующий и парящий. Но основным является активный полет. Он характеризуется скоростью полета, ритмом крыловых ударов и дальностью полета. Полет наиболее быстрый и экономичный способ передвижения на-

секомах. Подсчитано, что полет пчелы на 78 м по затратам энергии эквивалентен всего лишь 3 м ходьбы. Скорость полета насекомых различных видов различна. На передвижение насекомых в воздухе сильное влияние оказывает ветер. Рассмотрим скорости полета некоторых насекомых относительно земли в отсутствие ветра.

Златоглазка (сетчатокрылые)	– 0,6м/с или 2,2 км/час
Комнатная муха (двукрылые)	– 2,0м/с или 7,2 км/час
Майский хрущ (жесткокрылые)	– 3,0м/с или 10,8 км/час
Пустынная саранча (прямокрылые)	– 3,5м/с или 12,6 км/час
Шмель (перепончатокрылые)	– 5,0м/с или 18,0 км/час
Плоская стрекоза (стрекозы)	– 10,0м/с или 36,0 км/час
Бражник (чешуекрылые)	– 15,0м/с или 54,0 км/час

Учитывая малые размеры тела насекомых, следует считать эффективность работы их крылового аппарата исключительно высокой. Высокие скорости передвижения могут быть достигнуты у насекомых лишь за счет большой частоты работы крылового аппарата. И действительно, частота ударов крыла в единицу времени у летающих насекомых, особенно мелких форм, исключительно велика. Например,

Махаон	– 5 крыловых ударов/сек.
Желтушка	– 8 крыловых ударов/сек.
Капустная белянка	– 12 крыловых ударов/сек.
Бражник	– 85 крыловых ударов/сек.
Пустынная саранча	– 18 крыловых ударов/сек.
Перелетная саранча	– 18 крыловых ударов/сек.
Плоская стрекоза	– 20 крыловых ударов/сек.
Коромысло	– 28 крыловых ударов/сек.
Майский хрущ	– 46 крыловых ударов/сек.
Божья коровка	– 91 крыловых ударов/сек.
Меховой кожеед	– 175 крыловых ударов/сек.
Оса-шершень	– 110 крыловых ударов/сек.
Шмель	– 240 крыловых ударов/сек.
Пчела	– 250 крыловых ударов/сек.
Комар-пискун	– 307 крыловых ударов/сек.
Комнатная муха	– 330 крыловых ударов/сек.
Комар-дергун	– 1046 крыловых ударов/сек.

При сопоставлении данных о скорости полета и частоте крыловых ударов выявляется парадоксальная ситуация – большую скорость полета имеют насекомые, обладающие относительно небольшими ритмами крыловых ударов. Но противоречие это только кажущееся, поскольку насекомые с невысокими частотами ударов крыльев являются наиболее крупными особями, площадь крыловой поверхности которых во много раз превышает таковую мелких форм. Площадь крыльев стрекоз и бабочек составляет несколько тысяч квадратных миллиметров, мух – несколько де-

саятков, комаров – лишь несколько квадратных миллиметров. У мелких форм насекомых высокая частота крыловых биений обеспечивает достаточную скорость передвижения их в воздухе не впрямую, а с использованием важного аэродинамического фактора. Этот фактор – число Рейнольдса. Это безразмерная величина, дробь – в числителе находится произведение скорости движения жидкости относительно тела на некоторую длину; в знаменателе – кинематическая вязкость жидкости. В случае полета это будет произведение размаха крыльев насекомого на скорость его перемещения относительно воздуха, деленное на кинематическую вязкость воздуха – $0,14 \text{ см}^2/\text{сек}$. Оказалось, что если число Рейнольдса меньше 100 – начинает возрастать коэффициент лобового сопротивления. Именно эта опасность угрожает мелким насекомым. Как же могут мелкие виды увеличить область чисел Рейнольдса, в которой работают крылья. Они не в состоянии увеличить размеры своего крыла и изменить вязкость воздуха. Остается единственный путь: повысить насколько возможно скорость движения крыла относительно воздуха. Именно так и поступают мелкие насекомые, максимально увеличивающие ритм крыловых ударов.

Максимально возможная дальность беспосадочных перелетов многих насекомых не известна. За насекомыми трудно следить, они никогда не летят до изнеможения и в обыденной жизни преодолевают без отдыха сравнительно небольшие расстояния. Комнатная муха в условиях комнаты пролетает всего несколько метров и садится. Если муху лишить возможности посадки – она пролетает несколько сот метров. Но известно, что мухи способны к миграционным полетам. Малярийный комар преодолевает без посадки около 3 км, примерно столько же пролетают пчелы за нектаром. Многие стрекозы и бражники способны без отдыха пролетать многие сотни километров. Стрекоз видели на расстоянии 550 км от ближайшей суши в Карибском море. Бабочка монарх из бражников способна перелетать с острова Куба на полуостров Флорида – это свыше 500 км. Стаи пустынной саранчи перелетели без отдыха с Северо-Западной Африки на Британские острова – это 2400 км над волнами Атлантического океана.

6. Расположение и функция крыловых мышц, иннервация мышц

Точкой опоры крыла при движениях является плеуральный столбик. Он расположен почти у основания крыла. Таким образом, крыло представляет собой двуплечий рычаг с неодинаковой длиной плеч. Казалось бы, для того чтобы поднять или опустить крыло достаточно потянуть его с помощью мышц за короткое плечо вниз или вверх. Но основные мышцы, обеспечивающие крыловые движения, непосредственно к крылу не прикрепляются. Это мышцы непрямого действия на крыло. К ним относятся: мышцы опускающие крыло – депрессоры – это спинные продольные мышцы. Они в разной степени развиты у насекомых разных отрядов и у лучших летунов занимают все пространство грудной полости; мышцы

поднимающие крыло – элеваторы – это дорсовентральные мышцы. Мышцы депрессоры и элеваторы – это не прямые крыловые мышцы или мышцы непрямого действия на крыло. Когда сокращаются дорсовентральные мышцы тергит к которому они прикрепляются слегка опускается, его края тянут вниз основания крыльев, что приводит к подъему крыловой пластинки. При сокращении спинных продольных мышц фрагмы сближаются между собой, ужимаются, несколько выпячиваются, в результате крыло движется вниз. Хотя указанные смещения тергита очень малы, они благодаря длинному плечу рычага преобразуются во вполне достаточные по амплитуде движения крыловой пластинки. Помимо мышц непрямого действия на крыло имеются мышцы прямого действия на крыло или прямые крыловые мышцы. Они соединяются с коротким плечом рычага крыла с помощью сочленовых пластинок. К мышцам прямого действия относятся базальярные, субальярные и аксиллярные мышцы. Базальярные и субальярные – это мышцы синергисты, которые выполняют роль дополнительных депрессоров (опускание крыла) и обеспечивают пронацию крыла. Аксиллярные мышцы выполняют роль дополнительных элеваторов (подъем крыла) и обеспечивают супинацию крыльев. Они являются антагонистами базальярных и субальярных мышц.

Пронация (осуществляемая при движении крыла вниз) представляет собой вращение крыловой пластинки относительно продольной оси, при котором передний край крыла идет вниз.

Супинация (осуществляемая при движении крыла вверх) представляет собой вращение крыловой пластинки относительно продольной оси, при котором передний край крыла идет вверх.

Мышцы регулирующие степень пронации и супинации крыльев регулируют степень подъемной силы крыла. Подъемная сила крыла обеспечивается за счет изменения угла атаки или угла возвышения тела в полете. Так у дрозодилы подъемная сила оказывается прямо пропорциональной углу возвышения тела. К мышцам прямого действия на крыло относятся также мышцы рулевые. Они дают возможность маневрировать в полете. Есть еще вспомогательные – плевростеральные и плевротергальные мышцы. Их влияние на полет заключается в контроле упругости скелета груди. Эти мышцы выполняют главную роль в регуляции частоты крыловых биений. Иннервируются крыловые мышцы насекомых из грудных ганглиев. Мышцы переднего крыла – из прото- и мезоторакальных ганглиев. Мышцы заднего крыла – из мезо- и метотаракальных ганглиев. Большинство насекомых относится к *переднемоторным* насекомым, т.е. передние крылья ведущие – это стрекозы, бабочки, двукрылые, перепончатокрылые, сетчатокрылые, равнокрылые и др. *Заднемоторные* насекомые, у которых задние крылья ведущие – это саранчовые, жесткокрылые, тараканы, клопы. Передние и задние крылья работают согласованно, хотя и с некоторой задержкой по фазе, составляющей несколько миллисекунд. Во время устано-

вившегося прямолинейного и горизонтального полета пустынной саранчи основные параметры движения ее крыльев остаются достаточно постоянными: частота крыловых ударов – 17,5 в секунду, амплитуда ударов 60-70° для передних и 110° для задних крыльев, плоскость крыловых ударов – 30°, подъемная сила – около 2 г, скорость полета – 3,5 м/сек. Максимум тяги создается при движении задних крыльев не только вниз но и вверх, и при движении передних крыльев только вниз.

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. лит-ры, 1953. – 494 с.

Учебное издание

ДЕНИСОВА Светлана Ивановна

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

Курс лекций

В 2 частях

Часть 2

Технический редактор *Г.В. Разбоева*

Компьютерный дизайн *Т.Е. Сафранкова*

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

Усл. печ. л. 3,64. Уч.-изд. л. 3,90. 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.