

**ТИПЫ ЛИЧИНОК И КУКОЛОК НАСЕКОМЫХ.
ОСОБЕННОСТИ МЕТАМОРФОЗА У НАСЕКОМЫХ.
СОСТАВЛЕНИЕ ФЕНОКАЛЕНДАРЯ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ**

Задание:

1. Ознакомиться с теоретической частью
2. Зарисовать рис. 5
3. На рис. 6 подписать типы куколок
4. Зарисовать рис. 9
5. Зарисовать рис. 10
6. Записать (не вклеивать, а записать) условные обозначения для составления фенокалендаря
7. Записать (не вклеивать, а записать) основные показатели, используемые для составления фенокалендаря
8. Составить фенокалендарь свекловичного клопа

**Типы личинок и куколок насекомых.
Особенности метаморфоза у насекомых**

Постэмбриональное развитие насекомых сопровождается рядом превращений, или **метаморфозом**. На разных стадиях развития в жизненном цикле насекомых происходит смена форм.

В отрядах низших, или первичнобескрылых насекомых (Apterigota) постэмбриональное развитие ограничивается лишь изменением пропорций тела и развитием репродуктивных органов, при этом заметных внешних изменений не наблюдается. У представителей отряда Протуры, или бессяжковые (Protura) личинки при выходе из яйца имеют 9 сегментов брюшка, после каждой линьки на вершине брюшка последовательно формируются еще три сегмента. Данный тип превращения носит название **анаморфоз** и относится к первичным формам метаморфоза. У щетинохвосток (Thysanura), подур (Podura) и двуххвосток (Diplura) отмечен **протоморфоз**, или **первичное превращение**. Личинки щетинохвосток, вылупившиеся из яйца, имеют нерасчлененные на голень и лапку ноги, небольшое число фасеток глаз, члеников усиков и хвостовых нитей. Личинки линяют до 60 раз, линьки продолжаются и в фазе имаго (рис.1).

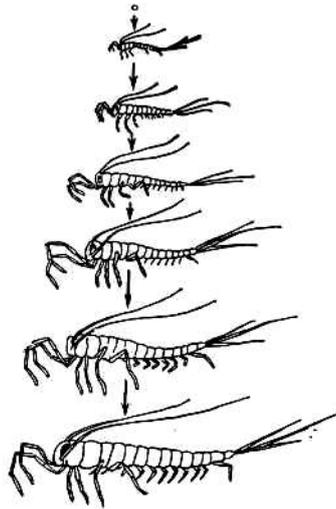


Рис. 1. Анаморфоз у щетинохвосток

В измененном состоянии протоморфоз встречается у поденок (*Ephemeroptera*). Вылупляющиеся из яйца личинки лишь отдаленно напоминают взрослое насекомое, они характеризуются непропорционально крупной головой, нерасчлененностью голени и лапки, отсутствием зачатков крыльев и трахейных жабр. Из личинки выходит крылатая форма (*субимаго*), которая после линьки превращается в *имаго* (рис. 2).

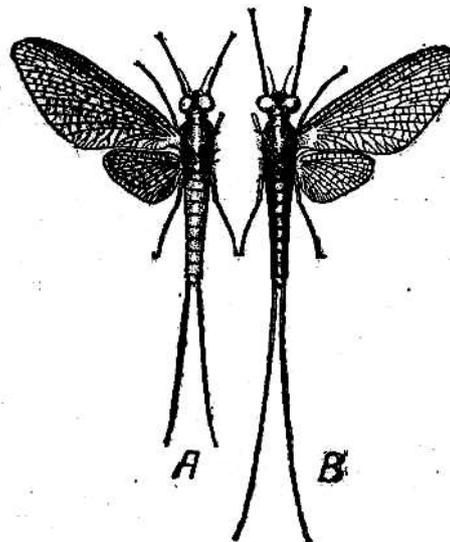


Рис. 2. Субимаго (А) и имаго (В) поденки

Анаморфоз и протоморфоз являются первичными формами метаморфоза. К основным формам относят неполное и полное превращение.

Неполное превращение, или гемиметаморфоз характеризуется прохождением 3 фаз развития – яйцо, личинка и имаго. Типичное неполное превращение свойственно тараканам, прямокрылым, клопам, равнокрылым, трипсам. Личинки насекомых с неполным превращением по внешнему виду похожи на имаго, отличаются от них отсутствием крыльев, репродуктивных органов. У примитивных крылатых насекомых крылья появляются в виде

крыловых зачатков после второй линьки, с каждой линькой постепенно увеличиваются и в последнем возрасте могут покрывать несколько сегментов брюшка (рис. 3). У видов, обитающих на суше, неполовозрелые стадии называются *нимфами*.

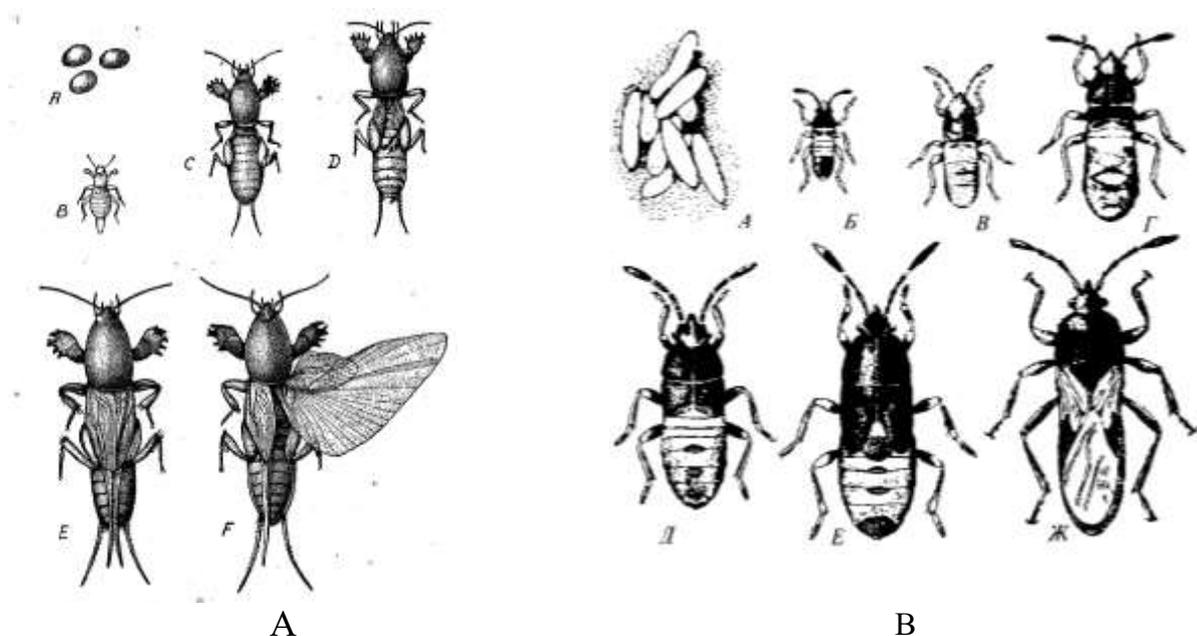


Рис. 3. Неполное превращение:
 А. Метаморфоз медведки: А – яйцо, В - Д личинки, Е, F – имаго;
 В. Метаморфоз клопов. А – яйцо, Б-Е- личинки, Ж - имаго

У видов, личинки которых обитают в воде (стрекозы, веснянки), неполовозрелые стадии называются *наядами*. В связи с водным образом жизни личинки имеют ряд специализированных органов: хорошо развитые трахейные жабры, иное строение ротового аппарата (рис.4).

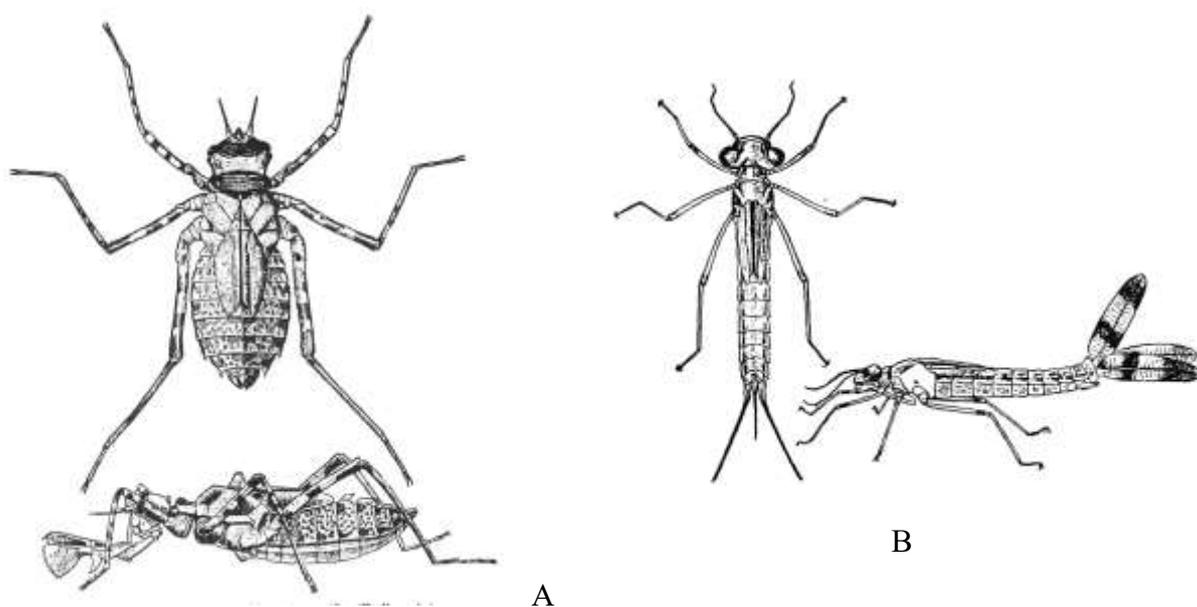


Рис. 4. Няяды разнокрылых (А) и равнокрылых (В) стрекоз

Полное превращение, или голометаморфоз характеризуется прохождением 4 фаз – яйцо, личинка, куколка и имаго. Оно свойственно жукам, бабочкам, мухам, перепончатокрылым. Личинки внешне несхожи с имаго, всегда лишены фасеточных глаз, видимых зачатков крыльев, часто имеют иной ротовой аппарат. Классификация личинок насекомых с полным превращением весьма условна. Большинство авторов подразделяет личинок на следующие группы (рис. 5):

- *камподеовидные* - подвижные, обычно темноокрашенные хищные личинки некоторых жуков, сетчатокрылых и ручейников с прогнатической головой, тремя парами хорошо развитых грудных ног;
- *червеобразные* – лишены развитых конечностей, а иногда и обособленной головы (некоторые перепончатокрылые, жуки-долгоносики, блохи, двукрылые);
- *гусеницеобразные, или зрукоидные* – кроме грудных ног имеют и ложноножки на брюшке (бабочки, пилильщики);
- *проволочники и ложнопроволочники* – упругие и жесткие личинки жуков-щелкунов и жуков-чернотелок соответственно;
- *циклопоидные* – личинки наездников-яйцеедов, несколько напоминающие низших ракообразных.

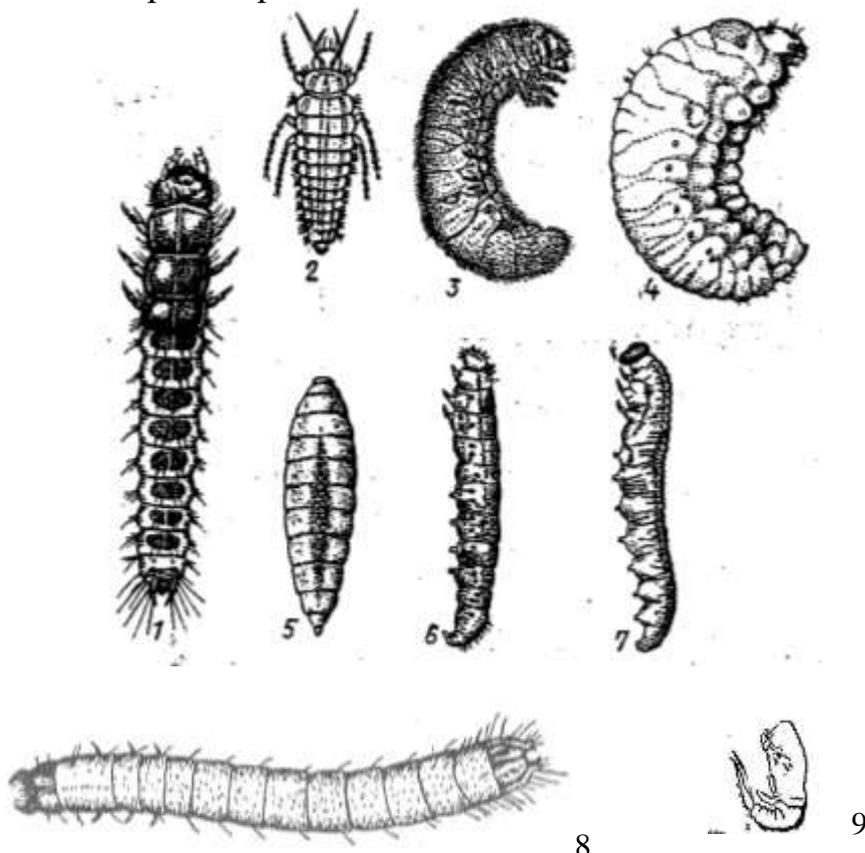


Рис. 5. Типы личинок насекомых с полным превращением:
камподеовидные: 1- жужелица, 2 – златоглазка,
червеобразные: 3- хлебный жук, 4 – долгоносик, 5 – муха.
гусеницеобразные: 6 – капустная моль, 7 – рапсовый пилильщик,
 8 – проволочник, 9 - циклопоидная

Куколка является характерной стадией полного превращения. Она, как правило, неподвижна и не питается, не реагирует на внешние раздражители. У некоторых ручейников и водных сетчатокрылых куколка сохраняет некоторую подвижность. В фазе куколки у насекомых с полным превращением происходят наиболее существенные изменения. В куколке происходит распад внутренних органов (*гистолиз*), кроме нервной цепочки и спинного сосуда. Продукты распада, разносимые гемоцитами, служат пластическими веществами, из которых образуются новые ткани и органы (*гистогенез*), имагинальные диски начинают интенсивно расти и дают начало органам взрослого насекомого.

Куколки различных насекомых значительно отличаются друг от друга. В связи с этим различают три основных типа куколок (рис. 6):

- *открытые, или свободные* – имеют свободно прилегающие к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья). Жвалы у куколок могут быть *подвижными*, используются для выхода имаго из куколки (сетчатокрылые, скорпионовые мухи, ручейники, зубатые моли) и *неподвижными* или *редуцированными* (жуки, перепончатокрылые, блохи, веерокрылые и многие двукрылые);
- *покрытые* имеют спаянные с телом и полностью неподвижные имагинальные придатки (бабочки, некоторые жуки, двукрылые);
- *скрытые*: свободная куколка заключена в несброшенную затвердевшую личиночную шкурку- *пупарий* (высшие мухи).

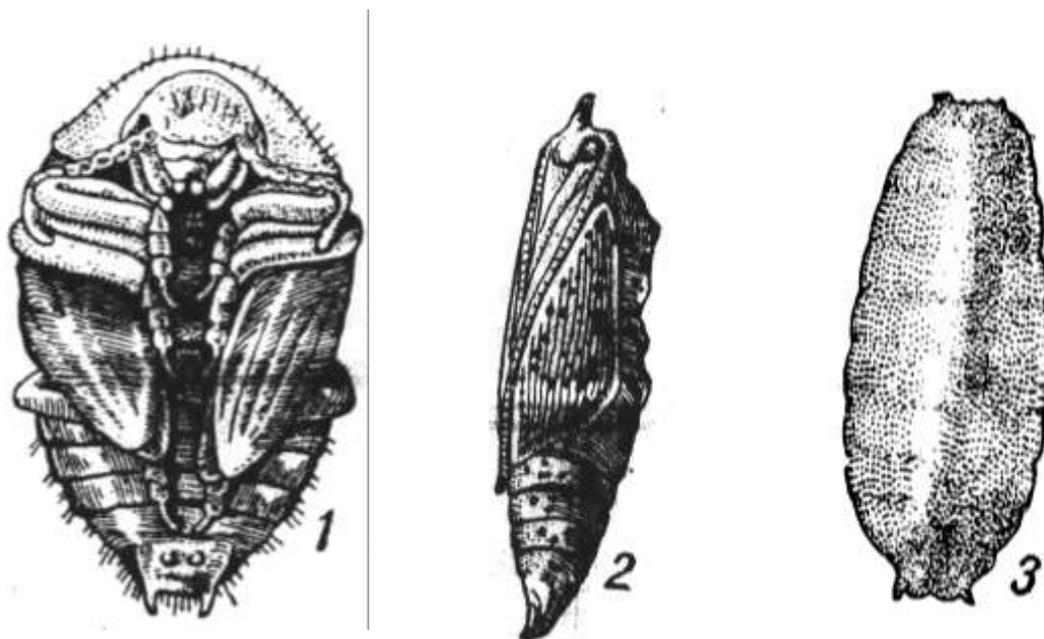


Рис. 6. Типы куколок:

1- ; 2 - ; 3 -

Полное и неполное превращение характерно для большинства насекомых, однако существуют и видоизменения основных форм метаморфоза. К видоизменениям неполного превращения откосятся *гипоморфоз* и *гиперморфоз*, видоизменениям полного – *гиперметаморфоз*.

Гипоморфоз представляет собой упрощенное неполное превращение и свойственен для насекомых, потерявших крылья в процессе эволюции (вши, пухоеды, бескрылые саранчовые, тараканы, сеноеды, клопы). Отличия сводятся лишь к меньшему числу члеников в усиках, окраске тела, строению и сегментации церков.

Гиперморфоз – усложненное неполное превращение, характеризуется появлением в конце фазы личинки ложнокуколки - непитающейся, неподвижной или малоподвижной личинки (трипсы, белокрылки, самцы щитовок).

Гиперметаморфоз – усложненное полное превращение, характеризуется наличием нескольких типов четко различимых личинок (веерокрылые, некоторые жуки, двукрылые, перепончатокрылые).

У жуков-нарывников (Meloidae) из яйца, отложенного самкой в почву, вылупляется камподеовидная личинка – *триунгулин*. У видов, живущих в гнездах пчел, триунгулины забираются на цветки, прикрепляются к пчелам и переносятся в гнездо, где начинают активно питаться. У видов, паразитирующих в яйцах саранчовых, триунгулин разыскивает кубышку саранчовых, прокалывает яйцо, проникает в него и поедает его содержимое. Напитавшаяся личинка линяет, превращаясь в червеобразную личинку второго возраста, которая имеет тонкие покровы и продолжает питаться кладкой яиц. Личинка пятого возраста покидает кубышку, закапывается на несколько сантиметров в почву, делает земляную колыбельку, в которой линяет и превращается в личинку шестого возраста. Личинка шестого возраста, или ложнокуколка, не питается, имеет сильно склеротизированное и не сгибающееся тело. В этой фазе личинка зимует. Ложнокуколка устойчива к высуханию и в случае засухи может линять через 1 или 2 года при наступлении благоприятных условий. После зимовки ложнокуколка линяет, вылупившаяся личинка не питается, она выходит в верхние слои почвы, делает новую колыбельку, линяет в ней и превращается в куколку, из которой выходит имаго (рис. 7). Таким образом, у нарывников отмечено четыре формы личинок, различающихся биологически и экологически. Личинка первого возраста (триунгулин) отыскивает добычу и питается, личинки 2-5 возрастов - питаются и строят зимнее убежище, личинка шестого возраста (ложнокуколка) – зимует и является стадией покоя, личинка седьмого возраста – не питается, строит убежище для окукливания.

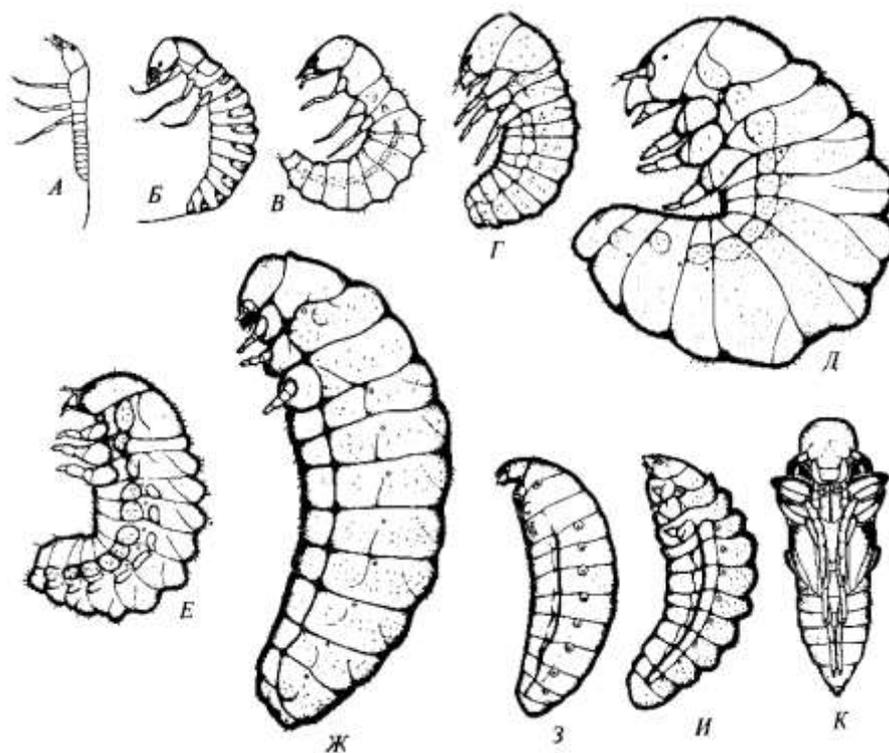


Рис. 7. Гиперметаморфоз жука-нарывника *Ericauta pennsylvanica*
A – непитающаяся личинка первого возраста,
B – полностью напившаяся личинка первого возраста,
B-Д – личинки второго-четвертого возрастов,
E – перелинявшая личинка пятого возраста,
Ж – наевшаяся личинка пятого возраста,
И – личинка седьмого возраста, *К* - куколка

Связанный с паразитизмом гиперметаморфоз встречается также у паразитирующих на кубышках саранчовых мух-жужжал (*Bombyliidae*). Самка *Callistoma* откладывает яйца в почву. Из яйца выходит подвижная и гибкая личинка первого возраста с маленькой головой, длинными щетинками на грудных сегментах и ложноножками на 2-4 и 8 брюшных сегментах и двумя хвостовыми нитями на 9 сегменте. Личинка имеет запас желтка в кишечнике, что позволяет ей отыскивать кубышки саранчовых, не питаясь, в течение нескольких дней. Личинка проникает в кубышку с помощью массивной зазубренной верхней губы, нижними челюстями прокалывает яйцо, питается им и через некоторое время линяет. Личинка второго возраста имеет более толстое тело, с сегментарными перетяжками, но без ложноножек. Личинка третьего возраста сильно согнута на брюшную сторону и передние сегменты сильно утолщены. Личинка третьего возраста покидает кубышку, уходит в почву, устраивает колыбельку и зимует. Весной личинка окукливается в колыбельке, перед выходом имаго куколка пробивается на поверхность почвы с помощью острых и сильных шипов на голове и шипиков на конце брюшка (рис. 8).

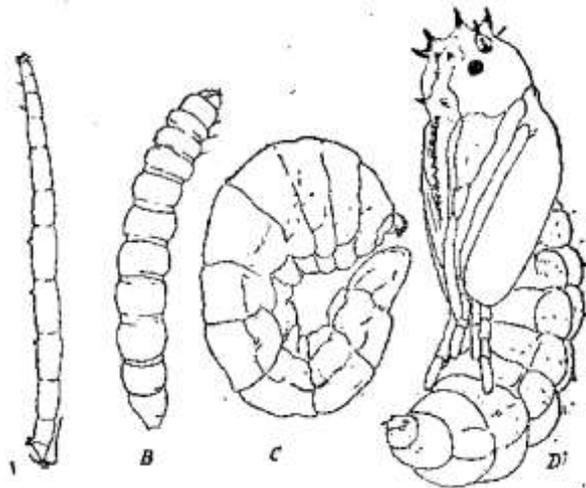


Рис. 8. Гиперметаморфоз мухи *Callistoma*:
A – личинка первого возраста, *B* – личинка второго возраста,
C – личинка третьего возраста, *D* – куколка

Особая форма гиперметаморфоза присуща веерокрылым (Strepsiptera). Вылупляющийся из яйца триунгулин имеет три пары ног, редуцированные ротовые органы и одну или две пары длинных хвостовых нитей. Личинки способны быстро бегать и подпрыгивать. Личинка прикрепляется к насекомому, растворяя специальными ферментами кутикулу хозяина, проникают в полость, линяет, превращаясь в червеобразную личинку. Личинка неподвижно лежит в полости тела и поглощает питательные вещества путем диффузии из гемолимфы хозяина. Достигнув окончательных размеров, личинка просовывает передний конец тела между стернитами брюшка хозяина, так что головной и грудной отделы находятся снаружи. Личинка самца превращается внутри личиночной шкурки в куколку, имаго разрывает конец личиночной шкурки и выбирается наружу. Личинка самки линяет без образования куколки в мешковидную взрослую самку, которая остается в личиночной шкурке. Таким образом, у самок веерокрылых отсутствует стадия куколки.

Индивидуальное разнообразие форм насекомых не ограничено видами превращений. Многие насекомые обладают ярко выраженным **полиморфизмом** – наличием различных форм одного вида, приспособленных к выполнению специализированных функций.

Наиболее обычным является **половой диморфизм**, который проявляется во внешних различиях самцов и самок (рис. 9).

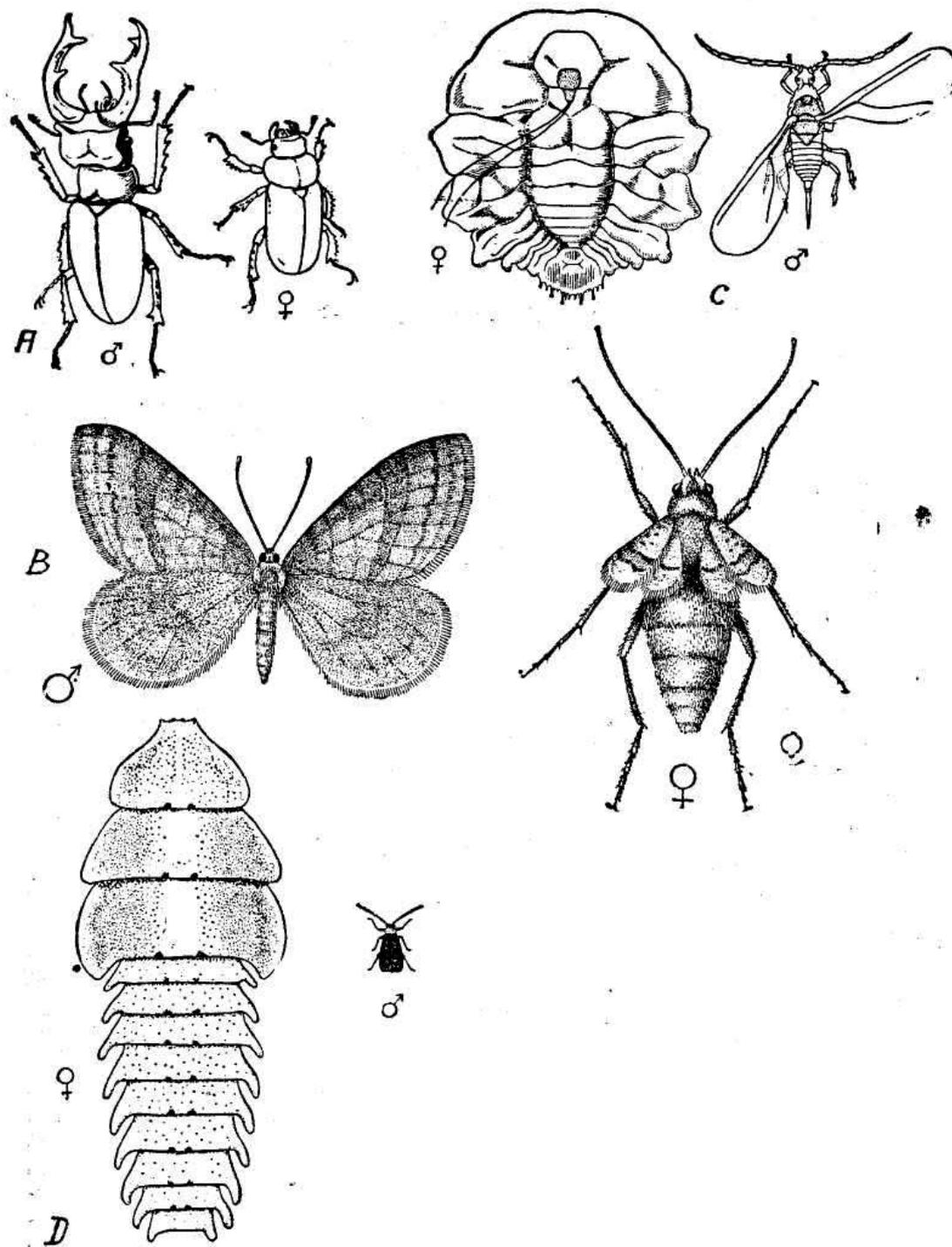


Рис. 9. Половой диморфизм:
A – жук-олень *Lucanus cervus*, *B* – зимняя пяденица *Cheimatobia brumata*,
C – червец *Diaspis pentagona*, *D* – жук *Duliticola paradoxa* (Lycidae)

У общественно живущих насекомых (муравьи, пчелы, термиты) распространен *половой полиморфизм* – дифференциация особей в семье на несколько форм (каст): самцов, самок, рабочих (рис. 10). Рабочие особи – обычно неполовозрелые самки, у муравьев и термитов рабочие с сильно развитыми ротовыми органами выделяются в отдельную касту – солдаты, которые играют важную роль в защите гнезда от врагов.

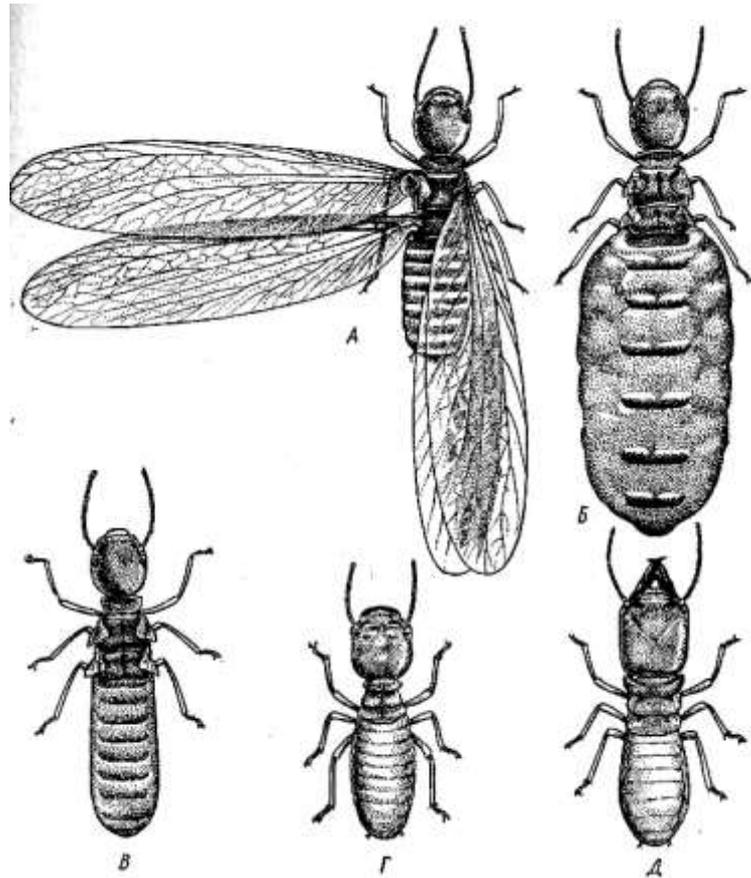


Рис. 10. Половой полиморфизм у туркестанского термита
*А – крылатая особь, Б – половозрелая самка,
 В – сбросивший крылья самец, Г – рабочий, Д – солдат*

Под влиянием внешней среды возникает *экологический полиморфизм*. Чаще всего он проявляется в степени развития крыльев. У медведок, веснянок, ухверток и клопов представители одного или обоих полов могут иметь длиннокрылую, короткокрылую или бескрылую формы. У ухверток полиморфизм наблюдается в степени развития и форме клещей у самца (длинные или короткие). Особи с короткими клещами более многочисленны в неблагоприятное время. У самцов жуков-оленей индивидуальная изменчивость проявляется в длине верхних челюстей и форме головы.

У прямокрылых и гусениц некоторых бабочек отмечен *фазовый полиморфизм* – наличие «одиночной фазы» и «стадной фазы», который является изменением экологического полиморфизма. Личинки одиночной фазы саранчовых окрашены преимущественно в травянисто-зеленые цвета, в то время как личинки стадной фазы отличаются яркой желтой с черным или оранжевой с черным окраской (рис. 11). У взрослых насекомых одиночной фазы передние крылья короче, задние бедра длиннее. Между фазами существует множество переходных форм. Фактором, определяющим переход одиночной фазы в стадную, является скученность насекомых.

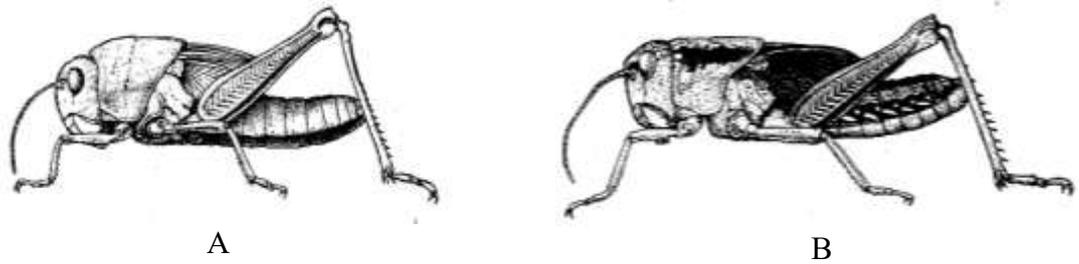


Рис. 11. Личинки одиночной (А) и стадной (В) фаз перелетной саранчи

Сезонный полиморфизм характерен для тлей, среди которых есть особи обоих полов, крылатые и бескрылые партеногенетические самки. Появление полиморфных особей определяется воздействием условий внешней среды, а также плотностью популяции.

Составление фенокалендаря развития насекомых

Для разработки эффективных мер борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур важно знать их **фенологию**, т.е. основные фазы и вредителя и сроки их прохождения. Данные по срокам появления и развития насекомых являются самыми сложными при энтомологических работах. Поиски наиболее наглядных и удобных способов изображения фенологии насекомых привели к использованию графического метода и календарного графика. Графическое изображение развития биологических объектов (насекомое, растение и т.д.) в течение вегетационного периода называется **фенокалендарь**, или **фенограмма**. Наличие фенологических наблюдений за ряд лет (5-7) позволяет составить усредненную фенограмму, в которой отражены средние сроки развития вредителей, соответствующие средним многолетним климатическим показателям, что помогает предвидеть время появления той или иной фазы вредителя, сроки его выхода из мест зимовки и другие моменты.

Для применения графического метода в фенологии насекомых разработаны следующие условные обозначения:

- ⊕ - взрослое насекомое (имаго)
- × - перелеты
- ⊞ - спаривание
- - яйцекладка
- 2 - личинки с обозначением возраста
- ≡ - линька личинок
- ∞ - миграция личинок
- ⊕² - нимфа с обозначением возраста

- ⊖ - коконирование
- ◐ - предкуколка
- - куколка
- ⊙ - куколка в коконе
- ⊕ - взрослое насекомое в коконе
- ◇ - личинка в колыбельке
- ⊕ - взрослое насекомое в месте отрождения
- (+) - взрослое насекомое в недеятельном состоянии
- (-) - личинка в недеятельном состоянии
- ◇ - куколка в колыбельке
- △△△ - период нанесения вреда
- - сроки проведения борьбы

Для составления фенокалендарей используют следующие основные показатели:

1. Зимующая фаза и время ухода на зимовку.
2. Время выхода из мест зимовки, массовый выход.
3. Начало лёта, массовый лёт, окончание лёта.
4. Начало откладки яиц, массовая откладка, окончание.
5. Первое появление личинок, массовое появление, возраст личинок.
6. Начало окукливания, массовое окукливание, окончание окукливания.
7. Начало появления нового поколения, массовое появление.
8. Период нанесения интенсивного вреда.
9. Рекомендуемые сроки борьбы.

Для построения фенограммы используют следующий алгоритм:

1. Вычерчивается календарная сетка (количество граф соответствует количеству месяцев развития насекомого от пробуждения до ухода на зимовку).
2. Справа помещают специальную графу для обозначения зимующей фазы.
3. Графы месяцев разбиваются на три части, обозначающие декады.
4. Обозначение каждой фазы развития занимает отдельную строку в календарной сетке.
5. Если насекомые имеют несколько генераций (поколений) за сезон, то графики каждого поколения следуют подряд друг за другом.

Фенология клопа вредная черепашка – *Eurygaster integriceps* Put.

Зимую взрослые клопы под опавшей листвой в лесополосах. Весной, когда среднесуточная температура воздуха поднимается до 10-12⁰С, клопы пробуждаются от спячки и перелетают на поля. Перелет с мест зимовки происходит с 10 апреля по 30 июня. Причем массовый лёт наблюдается с 1 мая по 20 июня. На полях клопы усиленно питаются, прокалывают и сосут стебли молодых растений у их основания. Срединный лист темнеет и усыхает.

Самки откладывают яйца на листья злаков, на стебли по 14 штук в два ряда. Яйцекладка длится с 20 апреля по 30 июня, причем массовая яйцекладка приходится на период с 20 мая по 10 июня.

Через 1-2 декады отрождаются личинки, которые сосут сок из листьев и колоса, вызывая белоколосость и недоразвитость зерна. Появление личинок наблюдается с 10 мая по 30 июля, массовое появление с 20 мая по 30 июня.

Личинки линяют 5 раз и через 35-50 дней превращаются во взрослых клопов. Превращение в имаго происходит с 20 июня по 30 июля. Личинки и взрослые клопы также питаются зерном. Зерно, поврежденное в период восковой спелости, сморщивается, становится щуплым; вес его уменьшается, снижается всхожесть. Ухудшаются хлебопекарные свойства муки.

Перелёт в места зимовки наблюдается с 1 августа по 30 сентября.

Клопы вредные черепашки развиваются в одном поколении.

Фенология озимой совки – *Agrotis segetum* Schiff.

Зимует совка в стадии гусеницы в почве на глубине 10-25 см. Весной после прогревания почвы на глубине залегания зимовавших гусениц до 10⁰С они пробуждаются и окукливаются. Окукливание происходит с 1 по 30 мая. Лёт бабочек происходит в период с 11 мая по 20 июня. Массовый лёт с 16 мая по 12 июня. Начало лёта и его длительность определяется погодными условиями года. Бабочки активны в сумерки. Бабочки дополнительно питаются нектаром цветков. После дополнительного питания бабочки откладывают яйца на нижнюю сторону листьев. Яйцекладка длится с 20 мая по 20 июня. Гусеницы появляются с 1 июня по 20 июля. Массовое отрождение гусениц наблюдается с 10 по 30 июня. Питаются листьями, перегрызают стебли молодых растений, уничтожают семена и проростки.

Окукливаются гусеницы в почве в специальной пещерке с 1 июля по 10 августа. Лёт бабочек отмечается с 20 июля по 30 августа. Массовый лёт с 1 по 20 августа. Через 5-7 дней бабочки откладывают яйца. Яйцекладка с 1 по 30 августа. Гусеницы появляются с 10 августа, питаются озимыми и уходят на зимовку.

Генераций 1-3.

Фенологический календарь вредной черепашки

апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			(+) ЗИМОВКА
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
(+)	+	+	+	+	+	+	+	+										
		•	•	•	•	•	•	•										
				-	-	-	-	-	-	-	-							
								+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	

Фенологический календарь озимой совки

апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			(−) ЗИ МО ВК а
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
-	-	-	-															
			○	○	○													
				+	+	+	+											
					•	•	•											
						-	-	-	-	-								
									○	○	○	○						
												+	+	+	+			
													•	•	•			
														-	-	(−)	(−)	(−)

Свекловичный клоп – *Polymerus cognatus* Fieb.

Зимуют оплодотворенные яйца в стеблях и черешках листьев различных растений до конца апреля.

Выход личинок происходит с 20 апреля до 30 мая. Массовое появление личинок с 1 по 20 мая. Личинки питаются соком растений, развиваются 25-30 дней и после пяти линек превращаются во взрослых окрыленных насекомых. Появление имаго осуществляется с 18 мая до 28 июня. Массовое появление имаго со 2 по 18 июня. Через 5-8 дней после дополнительного питания самки откладывают яйца в черешки и листья свеклы. Период яйцекладки длится с 1 по 29 июня. Личинки отрождаются с 11 июня по 18 июля. Массовое появление личинок с 16 июня по 10 июля. Личинки и взрослые клопы накалывают растения, высасывают клеточный сок, в результате на листьях появляются белые пятна, листья частично отмирают.

Имаго появляются с 10 июля до 20 августа. Взрослые клопы вскоре приступают к откладке яиц (с 21 июля), которые и зимуют.

Клопы развиваются в 1-3 поколениях.