

# ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

Лекция 2

## **КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ. ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ, ВЫДЕЛЕНИЯ И ЧУВСТВ**

**Кожные покровы насекомых** состоят из 3 слоев: *кутикула*, *гиподерма* и *базальная перепонка*.

Основу покровов составляет *гиподерма*, состоящая из однослойного эпителия. Функцией гиподермы является выделение и образование кутикулы, в также выделение личиночной жидкости, растворяющей старую кутикулу.

Подстилает гиподерму *базальная перепонка*, которая очень тонка и не имеет клеточного строения.

*Кутикула* представляет собой продукт выделения гиподермы, не имеет клеточного строения и собственного метаболизма. Она пронизана многочисленными поровыми каналами, которые обеспечивают транспорт веществ при секреции отдельных слоев кутикулы и при регенерации покровов.

Кутикула является наружным скелетом насекомого, которому прикрепляются мышцы.

Состоит кутикула из 2 слоев: наружного и внутреннего. Наружный слой, или *эпикутикула*, очень тонкий от 1 до 4 мк (*1микрон - 0,001 мм*). Внутренний слой, или *прокутикула*, гораздо толще эпикутикулы и состоит из белков и хитина, который является высокомолекулярным азотсодержащим полисахаридом. Хитин стоек к химическим воздействиям, в природе разлагается лишь немногочисленными видами бактерий и грибов, выделяющих фермент *хитинозу*. Белок прокутикулы может связываться с дубильными веществами, такое соединение отличается плотностью и темным цветом и лишено гибкости, благодаря чему кутикула становится *склеротизированной*.

Прокутикула, в свою очередь, подразделяется на *экзокутикулу* и *эндокутикулу*. *Эндокутикула* - эластичная и прозрачная. Она образована тончайшими слоями. *Экзокутикула* очень прочная, часто сильно склеротизирована. В местах сочленения она сильно утончена или совсем редуцирована. У жуков и у ряда других насекомых кутикула сильно склеротизирована и образует на теле твердый панцирь, а у личинок и тлей она очень гибкая.

**Производные кожного покрова.** Кожные покровы образуют ряд производных – это различные придатки, эндоскелетные образования и железы

*Придатки* подразделяются на 2 основных типа – скульптурные и структурные образования.

К *скульптурным* придаткам относятся кутикулярные образования без участия гиподермы. Это разнообразные шипики, а также бугорки, покрывающие тело насекомого.

*Структурные образования* являются производными кутикулы и гиподермы. Наиболее обычными являются волоски и щетинки (волоски более тонкие и одинаковые по всей длине, щетинки – к основанию более утолще-

ны). Они являются специализированными органами, носят название *сенсиллы*, и формируются из 2 клеток гиподермы. Одна – *трихогенная клетка*, выпускает сквозь пору в эндокутикуле цитоплазматический тяж и образует тело самой щетинки, другая – *мембранная клетка*, образует гибкую сочленовную мембрану вокруг основания щетинки.

На ногах часто расположены крупные и подвижные щетинки, которые участвуют в движении и называются *шпорами*. Это многоклеточные образования: причем одни из них фиксированы на теле неподвижно, другие сочленены подвижно. **Расположение волосков, щетинок и шипов на теле является наследственно постоянным и используется в систематике.**

Эндоскелет представляет собой серию внутренних выростов, которые служат для прикрепления мышц и поддержки некоторых внутренних органов. Это тенторий головы, фрагмы груди и пр.

Среди гиподермальных желез, секретирующих кутикулу, есть специализированные пахучие и ароматические железы клопов и пчел; отпугивающие железы жуков-бомбардиров и термитов; ядовитые железы гусениц бабочек; восковые и лаковые железы равнокрылых; железы, продуцирующие феромоны; аллотрофические железы у пчел, предназначенные для вскармливания.

**Окраска тела насекомых** весьма разнообразна и подразделяется на 2 типа – *пигментную, или химическую, и структурную, или физическую.*

*Пигментная окраска* зависит от наличия пигмента, т.е. красящего вещества. В зависимости от локализации пигментов различают весьма стойкую *кутикулярную* краску, менее стойкую *гиподермальную* и *субгиподермальную*, которая определяется окраской жирового тела, гемолимфы и содержимым кишечника.

*Структурная окраска* возникает вследствие особенностей строения кутикулы и расположения на ней чешуек. Она обусловлена явлениями дифракции и интерференции, т.е. разложение и отражение света.

Наиболее часто блестящая окраска определяется сложным сочетанием пигментной и структурной окраски.

Назначение окраски многообразно. Яркая, бросающаяся в глаза предостерегает потенциальных врагов о возможной ядовитости жертвы; гармонирующая с фоном окраска служит маскировкой; характерные цвета часто позволяют определять особей своего вида и полового партнера. Существенное значение имеет окраска и для терморегуляции насекомого.

### **Полость тела насекомых. Расположение внутренних органов**

**Строение тела и расположение внутренних органов.** Полость тела насекомых 2 диафрагмами подразделена на 3 расположенных друг над другом отдела, или *синуса*. Верхняя, или *дорзальная диафрагма* отделяет верхний, или *перикардиальный отдел*, в котором располагается *спинной сосуд* – орган кровообращения. Нижняя, или *вентральная диафрагма* отделяет лежащий под ней нижний, или *перинеуральный отдел*, в котором располо-

жена **брюшная нервная цепочка**. Между диафрагмами расположен средний, или **висцеральный отдел**, в нем расположены органы пищеварения, размножения, выделительная система, жировое тело. Диафрагмы не сплошные и допускают свободный обмен полостной жидкости между отделами.

**Жировое тело** представляет собой рыхлую ткань, обильно пронизанную трахеями, заполняет промежутки между органами преимущественно в висцеральном отделе. Жировое тело может быть белым, желтым, оранжевым или зеленоватым. Гистологическое строение, объем и содержание включенных веществ зависят от фазы развития насекомых. Наиболее сильно жировое тело развито у зимующих фаз насекомых.

Основными функциями жирового тела является накопление питательных веществ и поглощение продуктов обмена.

В течение личиночной стадии, а иногда и во взрослой фазе клетки жирового тела накапливают питательные резервы в виде жиров, белков и углевода-гликогена, которые активно расходуются в фазе куколки и, особенно, во взрослом состоянии.

В жировом теле имеются также **уратные клетки**, которые накапливают соли мочевой кислоты и другие экскреты, т.е. отходы.

У тараканов и некоторых других насекомых в жировом теле присутствуют **микоциты** – клетки, заполненные симбиотическими бактериями и грибами.

### **Пищеварительная система**

**Строение пищеварительной системы.** Пищеварительный тракт начинается в голове ротовым отверстием и заканчивается на последнем сегменте брюшка анальным отверстием.

Кишечник состоит из 3 отделов: **передняя, средняя и задняя кишка**, которые разделяются клапанами. Переднюю от средней отделяет **кардиальный** клапан, среднюю от задней – **пилорический**. Передняя и задняя кишка выложены хитиновой интимой, которая является продолжением кутикулы тела. Средняя кишка лишена кутикулярного слоя.

**Передняя кишка** подразделяется на **глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок**. **Глотка и пищевод** служат для проведения пищи. В **зобе** происходит накопление и переваривание пищи ферментами слюны. У ряда насекомых, особенно сосущих, зоб имеет вид пузыревидного придатка, который соединяется с пищеводом узкой трубкой. **Мышечный желудок** имеет толстые мускулистые стенки и несет изнутри сильные хитиновые зубцы. В мышечном желудке пища измельчается, затем через кардиальный клапан переходит в среднюю кишку. Мышечный желудок хорошо развит у грызущих насекомых, но редуцирован у пчел и большинства двукрылых.

Кардиальный клапан препятствует обратному ходу пищи. У некоторых насекомых кардиальный клапан участвует в выделении **перитрофической мембраны**, которая обволакивает пищевые массы и защищает от повреждений нежный эпителий средней кишки. Перитрофическая мембрана легко

проницаема для воды и растворов минеральных солей, в отношении более крупных молекул играет роль одностороннего фильтра. Так, молекулы пищеварительных ферментов проходят к перевариваемой пище, но не способны вернуться обратно. Только продукты полного расщепления достигают эпителия средней кишки и адсорбируются его клетками. Многие микроорганизмы не способны преодолеть перитрофическую мембрану. Перитрофическая мембрана отсутствует у насекомых с внекишечным перевариванием пищи и питающихся легкоперевариваемыми веществами.

**Средняя кишка** не подразделяется на отделы и выстлана изнутри железистым эпителием. Близ переднего и заднего края она снабжена слепыми выростами для увеличения активной поверхности всасывания. Основные функции эпителиальных клеток средней кишки – секреция ферментов и всасывание продуктов распада белков, углеводов и жиров. Среди клеток эпителия рассеяны регенеративные гнезда – **крипты**, где клетки интенсивно делятся, способствуя возобновлению эпителия и восстановлению его при линьке и метаморфозе.

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

**Задняя кишка.** В заднюю кишку через пилорический клапан поступают непереваренные остатки пищи. Непосредственно за пилорическим клапаном расположен **сфинктер**, а в промежуток между ними **впадают мальпигиевые сосуды**. Подразделяется задняя кишка на **тонкую, толстую и прямую**.

Задняя кишка снабжена 6-8 **ректальными железами**, высасывающими воду из экскрементов. У сапрофитов и питающихся древесиной насекомых тонкая кишка преобразована в ферментативную камеру, где обитают разнообразные симбионты: бактерии, грибы и простейшие, которые расщепляют целлюлозу до глюкозы. Важнейшей функцией прямой кишки является всасывание воды и формирование обезвоженных экскрементов.

**Питание и пищеварение.** При питании в организм насекомого извне попадают сложные высокомолекулярные вещества, обладающие большим запасом энергии. Эти вещества используются в организме для его роста и восстановления возникающих в процессе жизнедеятельности потерь. В организме высокомолекулярные вещества разлагаются до более простых, низкомолекулярных веществ с выделением энергии.

Однако пищевые вещества не могут быть усвоены организмом в своем первоначальном виде, поэтому возникает необходимость в переработке пищи. Различают **механическую** и **химическую** переработку. **Механическая переработка** состоит в измельчении ее грызущими ротовыми органами при приеме и перетирании мышечным желудком. В основе **химической переработки** лежат процессы гидролиза белков, жиров и углеводов. Гидролиз осуществляется с помощью ферментов, или **энзимов**, которые являются биологическими катализаторами. Основные ферменты делятся на 3 группы: **протеолитические**, или **протеазы**, расщепляющие белок; **липолитические**,

или *липазы*, расщепляющие жиры, и *карболитические*, или *карбогидразы*, гидролизующие углеводы.

Пища при приеме смачивается выделениями слюнных желез, содержащих *амилазы*, под действием которых крахмал расщепляется до глюкозы. Т.о., пищеварение начинается в передней кишке. Процесс пищеварения протекает преимущественно в средней кишке, где белки расщепляются до аминокислот, жиры до глицерина и жирных кислот. Аминокислоты являются строительным материалом для тканей и клеток тела, ферментов, гормонов. Обычно поступают с пищей, некоторые синтезируются в организме. Несколько менее выражена потребность в жирах. Они являются структурными компонентами биологических мембран, резервным источником энергии и метаболической воды. Углеводы являются основными источниками энергии.

Помимо белков, жиров и углеводов пища насекомых может содержать древесину, воск, роговое вещество, или кератин, и пр. Переваривание этих веществ может осуществляться 2 способами: у одних собственными ферментами, у других – ферментами живущих в кишечнике симбионтов. Проникновение симбиотических микроорганизмов в тело насекомого происходит либо извне вместе с принятой пищей, либо от матери через ее яичники. Кишечные симбионты найдены у личинок хрущей, некоторых тараканов, у термитов.

В средней кишке происходит всасывание продуктов гидролиза. Оно обеспечивается тем, что постоянный гидролиз создает в средней кишке повышенную концентрацию аминокислот, сахаров, омыленных жирных кислот и глицерина, это создает разность осмотического давления в просвете кишечника и его клетках и способствует поглощению клетками продуктов гидролиза.

Особой формой пищеварения является *внекишечное пищеварение*. Сущность его заключается в том, что пищеварительные ферменты выводятся наружу для обработки источника пищи вне кишечника. Оно характерно для хищников, но встречается и у растительноядных.

### Выделительная система насекомых

Выделительная система насекомых достаточно сложна и многообразна и подразделяется на экскреторную, секреторную и эндокринную системы. Общим свойством выделительной системы является способность выделять внутрь организма или наружу разнообразные вещества и, таким образом, участвовать в обмене веществ.

*Экскреторная система.* Образовавшиеся в результате переваривания пищи конечные продукты метаболизма выводятся через покровы тела и стенки трахей ( $\text{CO}_2$ ), либо абсорбируются в задней кишке ( $\text{H}_2\text{O}$ ), либо удаляются с остатками переваренной пищи (мочевина, аммиак, мочевая кислота и др., которые образуются при гидролизе белков).

Ненужные или вредные вещества называют *экскретатами*, а процесс их выделения – *экскрецией*. Выделительная, или экскреторная система обеспе-

чивает удаление из организма продуктов метаболизма и обеспечивает относительное биохимическое постоянство внутренней среды организма.

Большое количество бесполезных или вредных веществ образуется вне пищеварительной системы, а в тканях и органах насекомого. Все метаболиты накапливаются в гемолимфе и извлекаются из него специализированными органами выделения – *мальпигиевыми сосудами*. Мальпигиевые сосуды представляют собой слепые на свободном конце длинные и тонкие трубочки, впадающие в кишечник между средней и задней кишкой. Стенки сосудов образованы однослойным эпителием и мышечными волокнами. Они густо оплетены трахеями, способны к червеобразным движениям. Число мальпигиевых сосудов колеблется от 2 до 200 и более. В простейшем случае (у прямокрылых) мальпигиевые сосуды однообразны по всей длине и лишь поглощают плазму с содержащимися в ней экскретами. Затем «первичная моча» проникает в полость задней кишки и подвергается здесь ресорбции. Все метаболически ценные вещества (вода, ионы хлора, натрия, калия и другие) возвращаются в гемолимфу, а экскреты выводятся из организма. Небольшая эффективность работы таких сосудов компенсируется их большим количеством (от 250 и более).

Кроме мальпигиевых сосудов функции экскреции выполняют также *нижнегубные*, или *лабиальные железы*, свойственные первичнобескрылым насекомым – подурам, двухвосткам и щетинкохвосткам. Это парные образования с общим каналом, открывающимся у основания нижней губы. Установлено, что у подур и некоторых двухвосток мальпигиевые сосуды отсутствуют.

Экскреторную функцию имеет и *жировое тело*. В отличие от мальпигиевых сосудов, которые выполняют выделительную функцию, жировое тело производит накопление экскретов в виде кристаллов. Эти экскреты остаются в жировом теле пожизненно, либо при окукливании передаются мальпигиевым сосудам и выводятся обычным путем.

Экскреты накапливают и *нефроциты* – группа клеток, способных поглощать из полости тела введенные туда посторонние вещества: аммиачный кармин, белки, хлорофилл и другие. Наибольшая группа нефроцитов локализована около спинного сосуда в перикардиальной полости тела и называются такие клетки *перикардиальными клетками*. Роль последних в выделении изучена недостаточно.

*Экзокринные железы и секреторная система*. Железы насекомых выделяют разнообразные вещества, называемые *секретами*, которые используются организмом, а процесс их выделения называется *секрецией*. Различают 2 основных типа секреции: выделение с помощью типичных желез, снабженных выводными протоками, когда секреты поступают в различные органы или полости и выделение в кровь особыми железами, лишенными выводных протоков. В первом случае железы носят название *экзокринные*, во втором – *эндокринные* железы, а выделяемые вещества называют *гормонами*.

К экзокринным железам относятся уже рассмотренные ранее железы кожного происхождения и другие. Одни из них участвуют в пищеварении (слюнные железы и железы средней кишки), другие выделяют вещества механической защиты (восковые, лаковые, шелкоотделительные), третьи образуют биологически активные вещества, обеспечивающие химическую защиту насекомого, четвертые выделяют привлекающие вещества.

Слюнные железы насекомых развиваются как эктодермальные органы в мандибулярном, максиллярном и лабиальном сегментах, но часто их число сокращается до 1-2 пар либо они редуцируются. В слюне содержатся ферменты, расщепляющие углеводы, а у хищников – и белки и жиры. В слюне тлей находятся пектиназы, разрушающие пектиновые оболочки и облегчающие проникновение стилетов в ткани растений. Для кровососов характерно присутствие в слюне антикоагулянтов, препятствующих свертыванию крови, агглютинов, действующих на ее клетки, а также анестезирующих веществ. Иногда слюна ядовита и содержит вещества типа ауксинов, содействующих разрастанию тканей растений и образованию галлов.

Слюнные железы нередко преобразуются и начинают продуцировать феромоны, шелк или аллотрофические вещества.

Особую роль играют химические стимуляторы – **феромоны**, или экзогормоны. Они воздействуют на поведение и развитие особей и используются в борьбе с вредителями.

У насекомых есть железы, выделяющие сильно пахнущие и отталкивающие вещества – **репелленты**, или привлекающие вещества – **аттрактанты**. Аттрактанты облегчают встречу полов у насекомых.

**Эндокринные железы и эндокринная система.** Эндокринные железы лишены выводных протоков и выделяют **гормоны**, или **инкреты** непосредственно в кровь. Эндокринные железы регулируют развитие и размножение насекомых.

Наиболее полно изучены 4 вида эндокринных желез: **нейросекреторные клетки головного мозга, кардиальные клетки, прилежащие тела и переднегрудные железы.**

**Нейросекреторные клетки головного мозга** рассредоточены по всем ганглиям нервной цепочки, образуют в головном мозге несколько обособленных групп. Они выделяют мозговой гормон, который контролирует и активизирует деятельность переднегрудных желез, при прекращении его выделения у личинок и куколок затормаживается рост и развитие, возникает диапауза.

**Переднегрудные, или проторактальные железы** расположены в брюшной части переднегруди, имеются только у личинок. Они выделяют личиночный гормон – **экдизон**. Он прекращает диапаузу, вызывает у личинок линьку.

**Прилежащие, или добавочные тела** располагаются перед кишкой позади головного мозга в виде пары полукруглых образований. Они выделяют ювенильный гормон – **неотенин**, который свойственен всем крылатым насе-

комым как во взрослом, так и личиночном состоянии. Неотенин способствует развитию личиночных органов и препятствует превращению во взрослую фазу, т.е. является ингибитором метаморфоза. В течение развития личинки концентрация гормона в крови уменьшается, вследствие чего его влияние снижается. Это связано с тем, что рост тела личинки опережает рост прилежащих тел, развитие личиночных органов ослабляется, а затем останавливается. При этом прекращается выделение личиночного гормона, прекращаются линьки.

Кардиальные клетки расположены впереди прилежащих тел и связаны нервами с головным мозгом. Они свойственны и имаго и личинкам. Нередко кардиальные тела срастаются в непарный ганглий или, как у мух, формируют вместе с прилегающими телами и проторактальной железой *кольцевую железу*. У таракана кардиальные клетки выделяют гормоны, стимулирующие биение сердца и обеспечивающие проведение нервного возбуждения, у бабочек – вещества, связанные с синтезом половых аттактантов и стимулирующие откладку яиц. Кроме того, в кардиальных клетках образуются запасы нейросекретов головного мозга.

**Гормоны.** У насекомых открыт целый спектр гомонов разного действия, но далеко не все они идентифицированы.

Одним из первых был открыт **активационный гормон** (в 1922 г.), выделяемый кардиальными клетками. Он воздействует на проторактальные железы, побуждая к синтезу *экдизона*, гормона, обуславливающего наступление и прохождение линьки, а также склеротизацию покровов. Действие экдизона зависит от ювенильного гормона *неотенина*, синтезирующегося прилежащими телами. При наличии в гемолимфе ювенильного гормона, линяющие насекомые испытывают лишь ограниченные преобразования, характерные для перехода из одной личиночной стадии в другую. Поэтому неотенин иногда называют гормоном молодости, или гормоном статус-кво. В его присутствии превращение в имаго невозможно.

В соответствии с реверсивной гипотезой в клетках гиподермы присутствуют 2 или 3 типа генов (личиночные, куколочные и имагинальные), которые активизируются при разных концентрациях гормонов.

Гормоны насекомых ответственны как за развитие так и за размножение, влияя на поведение, связанное с этими процессами. Так, ювенильный гормон повышает двигательную активность самцов саранчовых и готовность к спариванию самок дрозофилы. Экстракты кардиальных клеток стимулируют фаллический нерв таракана и обеспечивает реализацию стереотипа сексуального поведения.

Эндокринная система, координируя процессы метаболизма, является системой долговременных процессов и реакций. Эндокринные железы действуют взаимосвязано и тесно связаны с нервной системой, обеспечивая интеграцию всех жизненно важных функций.



## Органы чувств насекомых

**Строение рецепторов.** Органы чувств, или *рецепторы*, являются посредниками между средой и организмом. В соответствии с внешними раздражителями, или *стимулами*, насекомое совершает те или иные действия. У насекомых различают следующие чувства: механическое чувство, слух, химическое чувство, гигротермическое чувство и зрение.

Основу органов чувств составляют *сенсиллы*, которые обычно состоят из 2 компонентов: кожной структуры и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток.

Сенсиллы устроены весьма своеобразно и условно подразделяются на 2 типа: *непогруженные* и *погруженные*; первые выступают над поверхностью кожи в виде волоска, щетинки, конуса или другого образования, вторые располагаются под кутикулой.

**Механическое чувство** представлено механорецепторами, которые воспринимают различные механические воздействия. К ним относятся *осязательные* и *чувствительные рецепторы*, воспринимающие сотрясения, положение тела, его равновесие и пр.

Простейшие из механорецепторов – *осязательные*, или *тактильные волоски*, называемые также *трихоидными сенсиллами*. Они расположены на покровах и настолько упруги, что любое отклонение сенсиллы при соприкосновении с твердым предметом или под воздействием движения воды или воздуха передается сенсорному нейрону, где и возникает возбуждение, передаваемое аксоном в нервный центр.

Следующий вид рецепторов – *колоколовидные сенсиллы* погружены в кожу, их поверхность имеет вид кутикулярного колпачка или колокола, к которому подходит отросток чувствительной клетки – *штифт*, или *сколонс*. Они располагаются на различных частях тела, на крыльях, церках, ногах, щупиках по линии деформации и передают сигналы о силе и направленности изгибаний кутикулы и, вероятно, воспринимают сотрясение тела.

Наиболее специализированы *хордотональные сенсиллы*, которые способны к восприятию звуков. Они состоят из 3 клеток. Обычно хордотональные сенсиллы группируются в более или менее сложные *хордотональные органы* и расположены на различных частях тела под кутикулой. Кутикула в месте присоединения хордотональной сенсиллы не имеет снаружи каких либо отклонений и лишь иногда снабжена небольшой ямкой или слабым выступом. Регистрируют хордотональные органы малейшие деформации тела, регулируют положение тела и его частей, особенно во время полета.

Специализированной формой хордотональных органов является *Джонстонов орган*. Он располагается на втором членике усиков и воспринимает движение и сотрясение воздуха или воды, обеспечивает равновесие при полете или плавании. У настоящих комаров этот орган выполняет также функцию слуха.

**Восприятие и генерация звуков.** Способность к восприятию звуковых волн у разных видов насекомых не одинакова. Насекомые чаще всего безмолвно реагируют на звуковые сигналы специфическими актами поведения, однако некоторые виды обладают звуковыми органами, могут издавать звук в виде стрекотания и пения.

Наиболее хорошо звуковые органы развиты у прямокрылых. Наиболее обычным являются фрикционные органы, принцип работы которых основан на трении острого кутикулярного канты о зазубренную поверхность. У кузнечиков и сверчков соответствующие структуры расположены на передних крыльях, потирая их друг о друга, насекомое издает характерное стрекотание. Саранча стрекочет, благодаря трению о край крыла внутренних поверхностей бедер задних ног.

Бабочка бражник мертвая голова засасывает воздух в кишечник и с силой выталкивает его наружу, в результате чего он издает шипение как потревоженная змея. Жуки-точильщики призывают самок стуком головы о стенки ходов, прокладываемых в древесине.

Звуки, издаваемые насекомыми варьируют по частоте от 5 до 2 кГц, а их сила у наиболее громкоголосых кузнечиков и цикад достигает 110-115 дБ.

Частотные характеристики генерируемых звуков в основном определяются механическими свойствами звукопроводящих органов.

Слуховыми рецепторами многих насекомых являются **тимпанальные органы**. Они представляют собой скопление хордотональных сенсилл, которые связаны с утонченными в виде барабанной перепонки участками кутикулы. Они отмечены у прямокрылых, цикад, некоторых клопов, бабочек и сетчатокрылых. У кузнечиков, сверчков и медведок тимпанальные органы расположены на голнях передних ног, у саранчовых, цикад по бокам 1 сегмента брюшка. У чешуекрылых и клопов они развиты довольно слабо и расположены в разных местах тела. У дневных бабочек тимпанальные органы находятся на вздутом основании передних крыльев, у совок – между грудью и брюшком.

Кроме того, на церках у некоторых тараканов и прямокрылых и на теле гусениц многих бабочек располагаются **слуховые волоски**, обладающие способностью издавать звуковые волны.

Диапазон воспринимающих насекомым частот весьма широк: от инфразвука (8 колебаний в секунду) до ультразвука (40 тыс. колебаний в сек.). Однако каждый вид воспринимает свойственный только ему диапазон.

Значение слуха: восприятие сигналов, идущих от особей своего вида, что обеспечивает связь полов, и из внешнего мира.

**Химическое чувство** представлено хеморецепторами и служит для восприятия химического состава среды. В ряде случаев трудно уловить различия между обонятельными и вкусовыми рецепторами, поэтому говорят о химическом чувстве в целом.

Сенсиллы хеморецепторов весьма разнообразны по строению и могут иметь вид непогруженных колосков и конусов, либо пластинок и погруженных конусов.

Обонятельную функцию несут пластинчатые и конусовидные сенсиллы, как правило, сосредоточенные на усиках. Количество обонятельных сенсилл зависит от образа жизни вида и способов и характера добывания пищи. У самцов обычно их больше, чем у самок.

**Обоняние** служит насекомым для разыскивания полового партнера, распознавания особей своего вида, для отыскания пищи и мест откладки яиц. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества – половые аттрактанты.

Способность воспринимать распознавательные запахи свойственны общественным насекомым, которые легко узнают особей своей колонии и нападают на особей из других колоний.

Установлено, что насекомые находят свои кормовые растения по запаху и вкусу имеющихся в тканях специфических веществ. Эти сигнальные вещества, которые легко улавливаются и распознаются хеморецепторами называются **фагостимуляторами**. Сигнальные вещества нередко играют существенную роль при розыске подходящего субстрата для яйцекладки.

**Вкус** служит для распознавания пищи. Вкусовые рецепторы чаще всего сосредоточены на ротовых придатках и на лапках, реже – на усиках и яйцекладе. Насекомые распознают 4 первичных вкусовых качества: сладкое, соленое, кислое и горькое. Насекомые отличаются своеобразием вкусов. Например, большинство сахаров, как фруктоза, глюкоза и мальтоза привлекают пчел даже при низкой концентрации; галактоза и манноза распознаются только в высокой концентрации, причем пчелы их отвергают.

**Гигротермическое чувство** имеет важное значение в жизни насекомых. Оно регулирует поведение особей в зависимости от условий влажности и температуры среды. Насекомые имеют специализированные термо- и гигрорецепторы. Изучены они недостаточно хорошо, однако установлено, что ощущение влажности у некоторых насекомых локализовано на голове и ее придатках, а ощущение тепла – преимущественно на усиках и лапках.

**Зрение.** Для восприятия зрительных стимулов насекомые обладают совершенными фоторецепторами – **омматидиями**, сгруппированными в **сложные фасеточные глаза** и **простые**, или **дорзальные глазки**. У личинок насекомых с полным превращением развиваются **боковые**, или **латеральные глазки**, или **стеммы**.

Фасеточные глаза расположены по бокам головы, нередко сильно развиты. **Омматидий** состоит из 3 видов клеток, которые образуют оптическую, чувствительную и пигментную часть. Каждый омматидий образует на поверхности 6-гранную кутикулярную **линзу**, или **хрусталик**, или **фасетку**. Снаружи каждая фасетка покрыта сетью мельчайших бугорков, которая снижает отражение света, повышает прозрачность хрусталика и устраняет блеск поверхности глаза. Под фасеткой лежат 4 удлиненные прозрачные клетки, которые формируют кристаллический конус. Клетки кристаллического кону-

са проводят в глубь омматидия тонкие нити световодов. Таким образом, фасетка и кристаллический конус образуют *оптическую часть омматидия*.

*Чувствительная часть* располагается под оптической, состоит из серии *ретиальных клеток* и образует воспринимающую световые лучи *ретину*, или *сетчатку*. Эти клетки группируются вокруг оптической оси и образуют обкладку его центрального стержня – *зрительной палочки*, или *рабдома*. У своего основания ретиальные клетки переходят в нервные волокна, идущие к зрительным долям головного мозга.

*Пигментная часть* образована пигментными клетками, которые составляют обкладку чувствительной части и хрустального конуса, благодаря этому каждый омматидий изолирован от соседнего. В цитоплазме пигментных клеток рассеяны тесные красноватые гранулы *оммохромов*, которые поглощают почти все лучи видимого света, кроме красного, и более светлые гранулы *птеринов*, поглощающих ультрафиолетовые лучи.

Различают 2 типа зрения: *аппозиционное и суперпозиционное*.

*Аппозиционное зрение* имеют дневные насекомые. Для него характерна полная изоляция омматидия. В такой омматидий проникают только лучи, идущие через хрусталик и строго совпадающие с его продольной осью. Эти лучи достигают зрительной оболочки. Таким образом, поле зрения каждого омматидия очень мало, однако их большое число позволяет резко увеличить поле зрения путем взаимного приложения друг к другу, или *аппозиции*, т.е. изображение складывается из пятен, улавливаемых каждым омматидием.

*Суперпозиционное зрение* имеют почти все сумеречные насекомые. В суперпозиционном зрении чувствительная область более удалена от оптической, гранулы пигмента сконцентрированы близ хрусталика, открывая рабдом для засветки боковыми лучами соседних омматидиев. При этом острота восприятия сокращается, но значительно увеличивается светосила глаза. Изображение предмета получается в этом случае не только путем объединения отдельных восприятий, но и путем их наложения, или *суперпозиции*.

При сильном дневном освещении пигментные клетки суперпозиционного зрения способны рассредоточиваться по всей длине рабдома и приводить его в функционально апозиционное состояние. Эта способность реагировать на степень освещенности называется *аккомодация*.

С помощью сложных глаз насекомые различают форму, движение, окраску и расстояние до предмета. Насекомые близоруки и на расстоянии различают только движение. Так, личинка стрекозы бросается только на движущуюся добычу и не замечает неподвижной.

Насекомые не видят красный цвет, но видят ультрафиолетовый, который их привлекает. Медоносная пчела способна различать поляризованный свет, что позволяет ей ориентироваться при полете.

*Простые, или дорзальные глазки* располагаются между сложными глазами на лбу и темени либо только на темени. Обычно их 3 и они расположены треугольником. Они значительно проще по устройству в сравнении с омматидиями сложных глаз. Они лишены хрустального конуса, оптическая

часть представлена только одним хрусталиком. Кроме того, на 1 оптическую часть у них приходится серия чувствительных частей. Глазки регистрируют изменение освещенности и наступление темноты, различают цвета и поляризацию света, воспринимают движение крупных объектов. Кроме того, поступающие от них сигналы влияют на активность мозга, регулируют направленность к источнику света и ритмику биения спинного сосуда.

Глазки развиты далеко не у всех насекомых, они отсутствуют у многих двукрылых и бабочек.

**Боковые глазки, или стеммы** свойственны личинкам насекомых с полным превращением. Они располагаются на боковых частях головы на месте, где у имаго лежат сложные глаза. Число их различно и колеблется от 1 до 6 и более. Стеммы разнообразны по строению. Более примитивные из них напоминают дорзальные глазки, более совершенные – отдельные омматидии.

### Половая система насекомых

**Общая характеристика половой системы.** Все системы органов, рассмотренные нами раньше, являются органами индивидуальной жизни насекомого, в то время как половая система, выполняя функцию размножения, обеспечивает существование вида. Воспроизводство потомства нередко противоречит метаболическим потребностям индивидов. На производство спермиев и яиц расходуются резервы, необходимые для поддержания собственной жизнедеятельности, в результате чего насекомые часто гибнут после размножения или им необходимо дополнительное питание.

Насекомые, как правило, разнополые. Половой диморфизм нередко проявляется весьма ярко и заметен по ряду внешних, вторичных половых признаков – по форме и размерам усиков, величине тела насекомых, окраске, различных деталях строения. Например, самец жука-носорога имеет на голове своеобразный выступ, отсутствующий у самки. Существенные различия между полами могут быть и в образе жизни и поведении. Самцы большинства прямокрылых способны стрекотать, в то время как самки лишены этой способности. Самки, как правило, менее подвижны и ведут скрытый образ жизни. Самцы веерокрылых имеют крылья, а самки червеобразны. Нередко оба пола внешне сходны и различаются только по гениталиям.

В эмбриональном состоянии половая система практически одинакова у обоих полов. Во взрослой фазе у самки и самца несмотря на существенные различия имеется и много общего. Половая система состоит из парной половой железы, или **гонад**, пары выводных протоков, сливающихся перед половым отверстием в непарный выводной проток. Гонады состоят из серии трубок, называемых **фолликулами**.

Половое отверстие лежит перед анальным отверстием.

**Мужские половые органы и сперматогенез.** Половая система самца состоит из пары **семенников**, пары **семяпроводов**, непарного **семяизвергательного канала**, **придаточных половых желез** и мужского полового придатка – **эдеагуса**.

Каждый семенник состоит из нескольких семенных фолликулов, у примитивных форм расположены посегментно, у более совершенных объединены в компактный орган с собственной оболочкой. Число фолликулов неодинаково у разных групп насекомых: от 1 у двукрылых и блох до 70-80 у прямокрылых и тараканов. В полости фолликулы выделяются зоны последовательного развития половых клеток. В **зоне размножения**, или **гермариин** сосредоточены интенсивно делящиеся диплоидные клетки **первичных сперматогониев**. Первичные спермогонии преобразуются в **семенные цисты**, которые в свою очередь, пройдя ряд синхронных митозов, преобразуются в **сперматоциты первого порядка**. Проходя в **зону роста** спермоцит первого порядка благодаря редукционному делению дает начало 4 гаплоидным **сперматоцитам второго порядка**. В **зоне созревания** сперматоциты теряют оболочку цисты и превращаются в **спематид**, который в **зоне трансформации** постепенно преобразуется в **сперматозоиды**. Все процессы сперматогенеза обычно завершаются у нимф и куколок до окрыления, и половозрелые самцы уже не пополняют расходуемые запасы половых клеток.

Образовавшиеся сперматозоиды из семенников по семяпроводам поступают в семяпроводы и остаются неподвижными в обширных полостях особых расширений семяпроводы – **семенных пузырьках**. В момент копуляции они пассивно выносятся волнами перистальтики в семяизвергательный канал, достигают эдеагуса и выводятся наружу. Эдеагус имеет сложное строение, характерное для родов и видов, и поэтому строение эдеагуса используется в современной систематике.

**Придаточные железы** семенника имеют вид парных извитых трубочек, реже они отсутствуют (у двукрылых и первичнобескрылых) или объединены в крупный грибовидный орган. Открываются они своими отверстиями у основания семяизвергательного канала. Выделяемые ими секреты активизируют движение сперматозоидов и побуждают самку к ускоренному формированию яиц. Эти секреты у некоторых насекомых, заполняя половые пути самки, предотвращают повторное спаривание с другими самцами. У ряда насекомых эти железы служат для образования **сперматофоры** – капсулы, заполненной сперматозоидами. Сперматофора вводится самцом при спаривании в половое отверстие самки или прикрепляется к нему; сперматозоиды переходят из сперматофоры в половые пути самки. У сверчков и кузнечиков сперматофоры образуются до спаривания, у саранчовых – в момент спаривания, у тараканов и бабочек они формируются в половых путях самки из выделенных самцом секретов.

**Женские половые органы и оогенез.** Половая система самки состоит из пары гонад – **яичников**, пары **яйцеводов**, **непарного яйцевода**, **придаточных половых желез**, **семяприемников** и нередко **яйцевода**.

Парные яичники образованы серией **овариол** – яйцевых трубочек, в которых проходят все важнейшие процессы формирования яиц. Число овариол колеблется от 4 до 100 пар и более, а у термитов достигает 2400 пар. У самок тлей 1 яичник редуцирован, а оставшийся имеет всего одну яйцевую трубку.

Снаружи каждая яйцевая трубочка облачена слоем мышц, эпителием и оболочкой из соединительной ткани, которая называется *туника*. Вершина овариол продолжается в бесструктурный тонкий тяж – *филламент*, филламенты правого и левого яичников соединены друг и другом и закреплены в *дорзальной диафрагме*. Подразделяется овариола на вершинную часть – *гермарий*, и основную часть – *вителлярый*. В гермарии сосредоточены *первичные оогонии* и *префолликулярные клетки*. Развитие оогоний определяется типом овариол: всего различают 3 типа овариол: *паноистический, политрофический и телотрофический*.

**Паноистический тип**, наиболее примитивен и свойственен щетинкохвосткам, стрекозам, прямокрылым, трипсам. Данный тип отличается отсутствием питательных яиц.

**Политрофический тип** отличается присутствием питательных клеток, чередующихся с яйцевыми клетками; он характерен для отрядов насекомых с полным превращением – сетчатокрылым, чешуекрылым, перепончатокрылым, двукрылым и плотоядным жесткокрылым.

В яйцевых клетках **телотрофического типа** питательные клетки располагаются в вершинной части трубки, откуда питательный материал поступает к яйцевым клеткам по протоплазматическим тяжам. Он обнаружен у равнокрылых, клопов и жуков из подотряда разноядных.

Рост и развитие оогоний до яиц происходит за счет питательных веществ, которые образуются в питательных клетках, а также в фолликулярном эпителии путем поглощения из гемолимфы. По окончании развития яйца питание его прекращается, фолликулярный эпителий выделяет хитинообразующее вещество, которое образует наружную оболочку яйца *хорион*.

Сформировавшееся, но еще диплоидное яйцо поступает в парный, а затем и в непарный яйцевод. В непарный яйцевод выходит тонкий проток семязприемника. В семязприемнике, имеющем вид мешка, находятся сперматозоиды, которые попадают туда при спаривании. Во время яйцекладки яйцо, проходящее через непарный яйцевод, оплодотворяется и через половое отверстие выводится наружу. У некоторых насекомых имеется 2 половых отверстия: копулятивный и для вывода яиц. В непарный яйцевод выходит также проток придаточной железы, которая выделяет секрет для прикрепления яиц к субстрату, для обволакивания группы яиц и образования оотеки у таракана и кубышки у саранчи. У полового отверстия нередко развит яйцеклад.

Формируя яйца одновременно во всех овариолах яичника, самка способна откладывать последовательные партии яиц с интервалами, необходимыми для восстановления израсходованных запасов пластических и резервных веществ. Таким образом, жизнь самки разделена на последовательные *гонотрофические циклы* (gonos – размножение, trophos – питание). Наиболее гармоничны гонотрофические циклы у кровососущих комаров: они способны к развитию полной партии яиц лишь получив полную порцию крови, причем почти вся кровь идет на построение яиц. Если самки не удастся насо-

сать полную порцию крови развития яиц не наблюдается. За лето самка малярийного комара рода *Anopheles* проходит 5 гонотрофических циклов.

**Полиморфизм.** Многие насекомые обладают ярко выраженным половым диморфизмом, проявляющимся во внешних различиях между самцами и самками. Нередко особи противоположного пола имеют различные размеры тела (самки крупнее самцов), окраску и рисунок (самцы окрашены ярче), формы поведения, способы развития и пищевые предпочтения.

У ряда насекомых отмечен полиморфизм – существование нескольких внешне различающихся форм одного и того же вида. Различают половой и экологический полиморфизм. **Половой полиморфизм** обычно свойствен общественно живущим насекомым – пчелам, муравьям, осам, термитам. Половой полиморфизм вызван разделением функций между особями в семье. У пчел дифференциация ограничена трутнями (самцы), маткой (самка) и рабочими пчелами (неразвитые, или неполовозрелые самки). У муравьев также выделяются фуражиры, солдаты, разведчики и др. Для обозначения различных форм особей полиморфных видов используют термин **каста**. Каждая каста возникает в результате половых приспособлений и направленного воспитания личинок. **Экологический полиморфизм** возникает под воздействием внешней среды. Формы экологического полиморфизма весьма разнообразны. Наиболее часто экологический диморфизм проявляется в степени развития крыльев. У медведок, ряда сверчков и других прямокрылых, уховерток, клопов часто наблюдаются случаи, когда один и тот же вид представлен и длиннокрылыми и короткокрылыми формами. У жука-оленья наблюдается индивидуальная изменчивость по длине верхних челюстей и в форме головы самца.

**Сезонный полиморфизм** является частным случаем экологического полиморфизма. Наивысшего развития он достиг у тлей, где есть и обоеполые особи, бескрылые и крылатые партеногенетические формы, возникающие под воздействием сезонно-периодических факторов среды – длина фотопериода, температура, биохимические свойства кормовых растений.

Одним из вариантов экологического полиморфизма является **фазовый полиморфизм** прямокрылых и гусениц некоторых бабочек. Впервые он был описан Уваровым у саранчовых. При значительной скученности особей перелетной саранчи они приобретают черты и свойства «стадной фазы», которая отличается от «одионочной фазы» более темной пигментацией и более коренастым телом, повышенным уровнем метаболизма, активностью, способностью к продолжительной миграции и прожорливостью. И стадная и одионочные фазы способны преобразовываться в друг друга.