

РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ

Эмбриональное развитие насекомых

Типы яиц и способы кладки. Яйца насекомых относительно крупные и помимо цитоплазмы и ядра содержат желток, необходимый для питания и развития зародыша. В яйцах некоторых насекомых находятся симбиотические микроорганизмы.

Яйцо покрыто плотной оболочкой – **хорионом**, которая образовалась из секрета фолликулярных клеток. Она двухслойная, пронизана системой воздухоносных полостей и функционирует по принципу трахейных жабр. Под хорионом лежит проницаемая для жидкостей и газов желточная оболочка, которая формируется при оплодотворении и препятствует проникновению избыточных сперматозоидов. Изредка под хорионом отлагаются слой воска и дополнительная кутикула. Яйца насекомых некоторых живородящих и паразитических форм лишены хориона или сбрасывают его в начале развития.

На поверхности хориона часто находится **микропиле**, отверстие для прохождения сперматозоидов.

Яйца разнообразны по форме и размерам. Наиболее крупные до 15 мм в длину, самые мелкие до 0,05 мм.

Внешне яйца могут быть гладкими (саранчовые, тли), ребристой или иной скульптурой (совки и белянки из чешуекрылых), у клопов-щитников они снабжены крышечкой. По форме яйца могут быть овальными (многие жуки и бабочки), удлинёнными (саранчовые, кузнечики, мухи), полушаровидными (совки), бутылковидными (дневные бабочки), боченковидными (клопы). У медяниц и золотоглазок оно снабжено стебельком.

Откладываются яйца поодиночке или группами, открыто, погруженными в субстрат либо защищенными различными способами. Наиболее обычна открытая кладка на поверхности листьев и других частых растений; при этом яйца прикреплены к субстрату выделениями придаточных половых желез. При закрытой кладке яйца откладываются в ткань растения или в почву. Защищенная кладка характеризуется образованием общей оболочки или какого-либо прикрытия. Самцы непарного шелкопряда отложенные яйца перемешивает с войлочком из снятых с конца брюшка волосков, а яблонная моль покрывает группу яиц на ветке щитком из выделений придаточных половых желез. У тараканов яйца заключены в оотеку, а у саранчовых в кубышку.

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра и передвижения образовавшихся ядер к периферии яйца, где они образуют сплошной слой, который называется **бластодерма**. Бластодерма впоследствии дифференцируется на зародышевую и внезародышевую зоны. Клетки зародышевой зоны делятся более интенсивно и образуют на брюшной стороне яйца заро-

дышевую полосу. Образование зародышевой полосы является первым признаком оформления зародыша. Зародышевая полоска имеет явственное деление на голову и туловище (протокорм). Зародышевая полоса вследствие продолжающегося размножения клеток бластодермы дифференцируется на зародышевые слои *эктодерму, мезодерму и энтодерму*.

Развитие зародыша сопровождается *бластокинезом* – перемещением зародыша к новым участкам желтка в яйце. Одновременно с бластокинезом происходит образование зародышевых оболочек. Различают 2 основных способа бластокинеза.

У ортоптериодных (таракановые, богомолы, прямокрылые) и у насекомых с полным превращением зародыш растекается по длине яйца, а его головная часть остается в передней части; спереди и сзади зародышевая бластодерма образует над зародышем нарастающие складки. Складки сливаются и образуют над зародышем внутреннюю и внешнюю зародышевые оболочки. Первая носит название *сероза*, а вторая называется *амнион*.

У древнекрылых и гемиптериодных (клопы, равнокрылые, трипсы) хвостовой отдел зародыша загибается внутрь яйца, погружается в желток и увлекает за собой весь зародыш. Головной отдел оказывается в задней части, где происходит слияние зародышевых оболочек. Одновременно с образованием оболочек начинается *сегментация*. Сначала появляются зачатки глаз в виде пары выступов. В области будущей переднегруди возникает центр сегментации или дифференциации; от него вперед отчленяются головные сегменты, а назад сегменты груди и брюшка. На брюшной стороне появляются зачатки парных конечностей, на голове – усиков и ротовых органов.

Внутренние органы начинают закладываться с образованием мезодермы. Из эктодермы происходят все наружные покровы тела, ротовое и анальное отверстия, передняя и задняя кишка, трахеи, концевые части половой системы. Энтодерма вначале имеет вид узкого срединного тяжа, затем на его переднем и заднем конце развиваются выступы, направленные друг к другу, впоследствии они сливаются вместе и образуют замкнутую трубку, слившуюся с зачатками передней и средней кишки. Т.о., образуется эктодерма средней кишки. Мезодерма разрастается в пространстве между энтодермой и эктодермой и дает начало мышечной системе, жировому телу, спинному сосуду, оболочки половых желез.

Половые железы развиваются из клеток *полового зачатка*. Клетки полового зачатка обособляются на ранних стадиях развития яйца, иногда до дифференциации на зародышевые слои. Затем зачатки мигрируют в соответствующие части тела зародыша, покрываются клетками мезодермы и превращаются в половые железы.

Сформировавшийся зародыш заполняет все яйцо, характеризуется потемнением глаз, а иногда и концов ротовых органов. Личинка, готовая к вылуплению, начинает совершать интенсивные движения, набирает в трахеи воздух, заглатывает амниотическую жидкость. Вылупляющаяся личинка

прогрызает хорион, либо разрушает или пробуравливает его специальным органом в виде шипа или пиловидного образования на голове.

У некоторых видов личинки остаются в яйце на зимовку.

В большинстве случаев развитие насекомого в фазе яйца продолжается от нескольких дней до 2-3 недель. В случаях, когда яйца откладываются осенью и уходят на зимовку, фаза яйца может продолжаться 6-9 месяцев. При возникновении эмбриональной диапаузы, т.е. временной остановки развития зародыша, продолжительность фазы яйца также увеличивается.

Постэмбриональное развитие

Типы метаморфоза. Переход к самостоятельному существованию обычно начинается с выходом из яйца личинки 1 возраста, затем пройдя несколько линек и превращений, она достигает состояния имаго.

Постэмбриональное развитие сопровождается превращением, или *метаморфозом*. Сущность метаморфоза заключается в том, что развивающееся насекомое в течение своей жизни претерпевает существенную морфологическую перестройку, часто меняются и биологические особенности. Постэмбриональное развитие разделяют на 2 основные фазы: *личиночная и взрослая, или имагинальная*. В фазе личинки происходит *рост и развитие*, в имагинальной – *размножение и расселение*. У личинок насекомых между фазой личинки и имаго возникла промежуточная фаза куколки.

В соответствии с общим числом фаз развития различают 2 основных типа метаморфоза: *неполное и полное превращение*.

Неполное превращение характеризуется прохождением 3 фаз: яйцо – личинка – имаго. Вылупляющаяся из яйца личинка имеет сходство со взрослой формой. Личинки отличаются более маленькими размерами, у них неразвиты крылья, гениталии и некоторые другие, менее заметные признаки. Преобразование личинки обычно не сопровождается сколь-нибудь резкими изменениями образа жизни, повадок, пищевой специализации. Такие личинки носят название имагообразные, или первичные личинки. Типичное неполное превращение свойственно тараканам, прямокрылым, клопам.

Полное превращение характеризуется прохождением 4 фаз: яйцо – личинка – куколка – имаго. Личинка внешне несходна со взрослой фазой. Она лишена фасеточных глаз, видимых зачатков крыльев и зачастую имеет иной тип ротовых органов. Наиболее часто личинки и имаго ведут различный образ жизни. Большинство органов таких личинок носят временный характер и у имаго не встречаются. Это прежде всего брюшные ноги у личинок чешуекрылых и пилильщиков, иной ротовой аппарат (бабочки, мухи, осы, пчелы), шелкоотделительные или паутинные железы (гусеницы бабочек, личинки некоторых ос, пилильщиков). Такие личинки называют неимагообразными, или вторичными личинками.

Известны видоизменения полного и неполного превращения. К видоизменением неполного превращения относятся *гипоморфоз* и *гиперморфоз*; полного – *гиперметаморфоз*.

Гипоморфоз – это упрощенное неполное превращение и характерно для насекомых с неполным превращением, которые в процессе эволюции утратили крылья. Это вши, пухоеды, бескрылые представители саранчовых, кузнечиков, тараканов, клопов и др. Из-за отсутствия крыльев личинки и имаго трудно различимы. Отличия проявляются лишь в меньшем числе члеников в усиках, окраске тела, строению и сегментации церков.

Гиперморфоз является усложненной формой неполного превращения. Особенностью гиперморфоза является появление в конце фазы личинки покоящегося состояния, которое иногда называют псевдокуколкой.

Гиперметаморфоз представляет собой усложненной полное превращение. Для него характерно присутствие нескольких форм личинок, а иногда и куколок. Личинки 1 возраста обычно весьма подвижны, а в более старших возрастах становятся малоподвижными и червеобразными. Они отмечены у паразитических форм насекомых и связаны с различным образом жизни. Личинка, вышедшая из яйца, активно ищет хозяина, затем, найдя его, претерпевает линьку и превращается в паразитическую личинку. Гиперметаморфоз отмечен у жуков из семейства нарывников, у паразитических мух-жужжал и вееркрылых.

Фаза личинки. Жизнь личинки начинается после выхода из яйца. В это время личинка обычно беловатая или бесцветная и имеет мягкие покровы. У открытоживущих личинок окрашивание и затвердение покровов происходит очень быстро, личинка начинает активно питаться, расти и развиваться. Рост и развитие сопровождается периодическими линьками, т.е. сбрасыванием прежней кутикулы. Жесткие покровы кутикулы ограничивают рост личинки, в то время как ее масса возрастает относительно непрерывно и только сбрасывание кутикулы во время линьки позволяет насекомому увеличиваться в размерах.

Число линек у личинок разных видов насекомых неодинаково: от 3 (мухи) до 35 у поденок. После каждой линьки личинка вступает в следующую **стадию**, или **возраст**.

Учитывая, что растительоядные насекомые наиболее вредоносны в фазе личинки, определение возраста личинки необходимо для эффективного проведения защитных мероприятий.

У насекомых с неполным превращением возраст личинки легко определяется по ряду признаков – степень развития крыловых зачатков, число члеников в усиках и пр.

У личинок насекомых с полным превращением переход из одного возраста в другой проявляется в увеличении размеров тела, которые значительно варьируют. Поэтому для определения возраста измеряют размеры твердых не растягивающихся частей тела – ширину головной капсулы.

Как уже говорилось раньше, различают 2 основных типа личинок: имагообразные и неимагообразные.

Имагообразные личинки морфологически и биологически сходны во взрослой фазой, имеют фасеточные глаза и в старших возрастах зачатки кры-

льев, их туловище расчленено на грудь и брюшко, живут они в той же среде что и имаго и так же питаются. Старшие возрасты этих личинок с хорошо выраженными зачатками крыльев нередко называют **нимфами**. Особую модификацию составляют личинки поденок и стрекоз, они имагообразны, имеют фасеточные глаза и в старшем возрасте имеют зачатки крыльев, но живут в воде и обладают личиночными органами – жабрами. Такие личинки называются **наядами**.

Неимагообразные личинки резко отличаются от имаго как морфологически, так и биологически. У них отсутствуют сложные глаза и наружные зачатки крыльев, тело не имеет резкого расчленения на грудь и брюшко.

Неимагообразные личинки весьма разнообразны: их классификация достаточно условна. По внешнему виду они делятся на следующие группы:

- **камподеовидные** – подвижные, темно-окрашенные личинки с прогнатической головой и хорошо развитыми передними ногами (личинки некоторых жуков, сетчатокрылых и ручейников);

- **карабоидные** – близкие по внешнему виду к камподеовидным, но отличающиеся более короткими ногами (жуки жужелицы);

- **проволочники и ложнопроволочники** – упругие и жесткие личинки жуков-щелкунов и жуков-чернотелок, соответственно;

- **эрукоидные** – гусеницы многих бабочек, ложногусеницы пилильщиков и скорпионовых мух, которые кроме грудных ног обладают ложноножками на брюшке;

- **червеобразные** личинки лишены развитых конечностей, а иногда и обособленной головы, обычно малоподвижны (личинки некоторых перепончатокрылых, жуков-долгоносиков, блох, двукрылых);

- **циклопидные** несколько напоминают низших ракообразных (род Cyclops), это, прежде всего, личинки наездников, паразитирующих в яйцах.

Фаза куколки свойственна только насекомым с полным превращением. Личинка последнего возраста, закончив свой рост, прекращает питание, становится неподвижной, линяет последний раз и превращается в куколку.

Нередко перед окукливанием личинка окружает себя коконом. Обычно кокон делается из шелка, часто в состав кокона входят огрызки пищи или иной субстрат. Внутри кокона происходит окукливание. Кокон делают многие гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, наездников.

Личинки некоторых жуков и гусеницы бабочек окукливаются в почве и здесь же изготавливают себе округлую полость, укрепляют ее стенки экскрементами, образуя т.н. колыбельку. Часто личинки окукливаются в стеблях растений, свернутых листьях, но иногда встречается и открытое окукливание без кокона.

Классификация куколок довольно условна и определяется особенностями строения. Различают три типа куколок: открытые, покрытые и скрытые куколки.

Открытые, или **свободные куколки** имеют свободные, лишь прижатые к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья). Куколки могут

быть с подвижными или неподвижными жвалами. Первые отмечены у сетчатокрылых, скорпионовых мух, ручейников, которые используют подвижные верхние челюсти для выхода из кокона. У большинства жуков и перепончатокрылых, блох, веерокрылых и многих двукрылых жвалы неподвижны или редуцированы.

У **покрытых куколок** придатки спаяны с телом и полностью неподвижны. Открытые куколки характерны для большинства бабочек, для некоторых жуков и двукрылых.

Скрытые куколки встречаются только у высших двукрылых, такие куколки покрыты затвердевшей несброшенной личиночной шкуркой, которая играет роль кокона. Такой ложный кокон часто называют **пупарием**.

Фаза куколки продолжается от 6-10 дней до нескольких месяцев. К концу своего развития куколка заметно темнеет. Тело и ноги куколки начинают совершать конвульсивные движения, из-за которых куколочная шкурка прорывается и насекомое выходит наружу.

Фаза имаго. У насекомого, вышедшего из куколки и после последней линьки, крылья первое время остаются свернутыми. Спустя короткое время крылья распрямляются, покровы уплотняются и окрашиваются. В фазе имаго насекомые не линяют и не растут. Исключение составляют поденки и низшие насекомые – подуры, щетинкохвостки и двуххвостки. У поденок имеется 2 фазы имаго: субимаго и имаго. Первая неполовозрелая с короткой жизнью, затем происходит линька и насекомое превращается в половозрелое имаго. У низших насекомых линьки происходят в половозрелом состоянии.

Биологическая функция имаго, как уже говорилось выше, расселение и размножение. Эта функция видовой жизни и призвана обеспечивать существование.

Расселение осуществляется путем как активного так и пассивного перелета. **Активный перелет** свойствен крупным насекомым: стрекозы, саранчовые, бабочки, жуки. **Пассивный** – мелким насекомым, они легко переносятся на довольно большие расстояния ветром.

Переход имаго в половозрелое состояние часто сопровождается внешними изменениями. У самок увеличивается размер брюшка, изменяется окраска тела, оплодотворенные самки муравьев и термитов сбрасывают крылья. Наиболее сильные изменения в окраске тела отмечены у пустынной саранчи: неполовозрелые особи розового цвета, половозрелые – ярко-желтые. Функции расселения и размножения нередко приводят к редукции органов, отвечающих за вегетативные процессы. Так, взрослые поденки не питаются, не имеют челюстей и живут всего несколько дней. Имаго большинства видов насекомых гибнут осенью или после откладки яиц, в то время как царица термитов может прожить 25 лет. Примечательно, что у насекомых самки живут в 1,5 раз дольше, чем самцы.

Физиология метаморфоза. В процессе метаморфоза кроме внешних происходят и внутренние изменения.

При неполном превращении они происходят медленно и не сопровождаются коренной перестройкой организма, многие личиночные органы без изменений сохраняются у имаго.

Наиболее глубокие преобразования наблюдаются у насекомых с полным превращением в фазе куколки. Переход личинки в имаго сопровождается коренными изменениями в морфологической, физиологической и биологической организации. Изменения в фазе куколки складываются из 2 процессов: гистолиза (растворение тканей) и гистогенеза. При *гистолизе* разрушается кишечник, гиподерма, жировое тело и мускулатура личинки. Клетки гемолимфы гемоциты проникают в подлежащие распаду ткани и, захватывая псевдоподиями их фрагменты, растворяют в своей цитоплазме.

Гистолиз сменяется *гистогенезом* – созданием тканей. Источником пластических веществ для образования новых органов служат продукты распада, разносимые гемоцитами. Из гемоцитов они переходят к скоплениям недифференцированных эктодермальных клеток – *имагинальным дискам*, или *имагинальным зачаткам*, которые начинают интенсивно расти и дают начало органам взрослого насекомого. Имагинальные диски обособляются в течение жизни личинок. До перехода в фазу куколки диски сохраняются относительно неизменными, но с наступлением метаморфоза начинают интенсивно расти и выворачиваться под кутикулой куколки как формирующиеся ноги, усики, крылья и половые придатки.

В результате гистогенеза формируется мышечная система и другие внутренние органы, характерные для имаго.

Основой физиологии метаморфоза является эндокринная система. Течение метаморфоза определяется, прежде всего, концентрацией личиночного и ювенильного гормонов.

Биология размножения насекомых

Способы размножения. Размножение и развитие насекомых подчинены общим законам существования популяций и основаны на взаимодействии индивидов. Основным актом взаимодействия является слияние гамет самца и самки, т.е. оплодотворение. Оплодотворению предшествует длительный поиск самки и сложный брачный ритуал. Самцы некоторых видов насекомых приносят самкам перед спариванием пойманную жертву, другие сами становятся жертвой.

Большинство насекомых откладывает оплодотворенные яйца, из которых впоследствии вылупляются личинки. Однако насекомым свойственны и другие способы размножения: *живорождение, партеногенез, педогенез и полиэмбриония.*

Живорождение характеризуется тем, что эмбриональное развитие завершается в теле самки, в результате чего самка откладывает личинок или даже куколок. Сущность *простого живорождения* состоит в том, что вылупление личинки происходит в яйцевых трубках или в процессе прохожде-

ния по яйцеводам. Оно наблюдается у некоторых таракановых, трипсов, жуков и мух.

Более специализированной формой является *ложноплацентное живорождение*. При этом в непарном яйцеводе формируется образование, сходное с плацентой, через которое происходит питание яиц, лишенных хориона. Данный тип свойствен тлям.

Партеногенез, или *девственное размножение* характеризуется отсутствием оплодотворения. Наблюдается у отдельных представителей почти всех отрядов, кроме стрекоз и клопов.

При изоляции самок в период размножения *возникает популяционный партеногенез*. Так у пустынной саранчи в данном случае развиваются особи женского пола, поддерживающие плотность популяции до появления самцов. У австралийской саранчи самцы вообще неизвестны.

Вариантом популяционного партеногенеза является *циклический партеногенез*, свойственный тлям, орехотворкам и галлицам. Циклический партеногенез предполагает попеременное чередование обоеполых и партеногенетических поколений.

Большинство перепончатокрылых обладает *избирательным партеногенезом*, при котором из неоплодотворенных яиц развиваются самцы, а из оплодотворенных – самки.

Педогенез, или *детское размножение* является одной из форм партеногенеза и представляет собой размножение в фазе личинки. Сущность педогенеза состоит в том, что в яичниках личинки происходит партеногенетическое развитие яиц, вылупившиеся личинки поедают тело матери, разрывают его, выходят наружу и переходят к самостоятельному существованию. Некоторые из личинок, в свою очередь, продуцируют многочисленных потомков, другие окукливаются и дают начало половозрелым самцам и самкам. Педогенез значительно повышает продуктивность исходных особей.

Полиэмбриония, или *многозародышевое размножение* представляет собой размножение в фазе яйца. Оно свойственно паразитическим перепончатокрылым и веерокрылым. При полиэмбрионии в тело хозяина откладывается 1 яйцо. Яйцо своеобразно делится и разрастается в длинную цепочку из многих десятков яиц. Каждое яйцо дает свою личинку, которые развиваются до куколок, из которых выходят взрослые особи. Яйца насекомых, размножающихся с помощью полиэмбрионии, очень мелкие и извлекают питательные вещества из гемолимфы хозяина. Полиэмбриония обеспечивает резкое увеличение численности потомков при минимальных затратах питательных веществ паразита.

Поиск полового партнера. Задача привлечения и выбора полового партнера решается у насекомых разными способами. Встреча самца и самки обеспечивается применением различных опознавательных видовых сигналов – звуковых, зрительных и химических.

Звуковые сигналы в виде стрекотания типичны для прямокрылых и певчих цикад. Каждый вид имеет только ему свойственный набор звуков.

Зрительные опознавательные сигналы проявляются в яркой окраске тех или иных частей тела или всего тела в целом. У бабочек ярко окрашена верхняя сторона крыльев, у одних саранчовых – задние голени и бедра, у других – задние крылья. У ряда видов бабочек с внешне одинаково окрашенными крыльями обнаружены резкие половые отличия в интенсивности ультрафиолетового излучения.

Наиболее широко распространены **химические видовые сигналы** – выделение половых аттрактантов. Феромоны, наряду с привлекающими действием, стимулирует созревание девственных самок, содействует развитию восприимчивости, а нередко и повышению плодовитости.

Конечный акт стереотипа сексуального поведения – спаривание и введение сперматозоидов в половые пути самки. У богомоллов и некоторых кузнечиков спаривание завершается поеданием части сперматофора или выполнившего свои функции самца. **Оплодотворение** у насекомых отличается большим разнообразием форм.

У низших форм насекомых, которые живут в почве или гнилой древесине оплодотворение происходит без спаривания. Самцы рассеивают капельки спермы и сперматофоры в местах обитания видов. Самка захватывает сперму или сперматофоры половым отверстием.

У высших, или крылатых насекомых имаго живут преимущественно в воздушной среде. В низших отрядах крылатых насекомых оплодотворение сопровождается выделением сперматофоры, которая сразу подхватывается половыми придатками самки. Это характерно для тараканов, богомоллов, длинноусых прямокрылых, сетчатокрылых. В высших группах крылатых насекомых сперматофора либо вводится непосредственно в половое отверстие самки (саранчовые, часть клопов, жуков, перепончатокрылых, чешуекрылые) либо сперма вводится в половые пути самки при копуляции (термиты, клопы, трипсы, двукрылые).

В ряде случаев наблюдается повторное спаривание. При спаривании самки с несколькими самцами гаметы от разных партнеров имеют различные шансы на участие в оплодотворении яиц. Обычно преимуществом обладает сперма первого партнера, однако у клопов-белостоматид, самцы которых вынашивают на себе отложенные яйца, самка использует для оплодотворения яйца последнего полового партнера.

Выбор места откладки яиц. Вслед за оплодотворением сформированных яиц самка выбирает подходящий для откладки субстрат.

Лишь небольшая часть насекомых просто разбрасывает свои яйца, не заботясь о их дальнейшей судьбе, у некоторых в отсутствии подходящего субстрата яйца растворяются в овариолах.

При выборе мест откладки яиц самки руководствуются окраской и размером будущего жилища личинки, текстурой поверхности яиц, вкусом и запахом субстрата.

Обычно насекомые приклеивают свои яйца к поверхности субстрата секретом придаточных желез, который также препятствует испарению

влаги и склеивает мелких паразитов-яйцеедов. Многие насекомые покрывают кладки яиц щитками и коконами, а часто собственными экскрементами или ядовитыми волосками со своего тела.

Нередко отложенные яйца охраняют сидящие на них самки (уховертки, некоторые клопы и др.).

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НАСЕКОМЫХ

Понятие о поколении. Цикл развития насекомого, начиная с фазы яйца и заканчивая взрослой фазой, достигшей половой зрелости, называется **поколение**, или **генерация**. Продолжительность генерации зависит от наследственной ритмики жизненного цикла и влияния внешних условий. Нередко в течение года формируется только одно поколение (моновольтинные циклы): после выхода с мест зимовки половые партнеры отыскивают друг друга, самки откладывают яйца и осенью обычно погибают. Развивающиеся потомки достигают к концу лета фазы имаго или куколок, и с наступлением холодов уходят на зимовку.

Гораздо чаще в течение одного года сменяется несколько поколений (поливольтинные циклы). Существуют виды, у которых развитие одного поколения продолжается несколько лет. Обычно это наблюдается у видов, личинки которых живут в почве. Так, хлебный жук-кузька развивается в течение 2 лет, майский хрущ в течение 3-4 лет, а северо-американская 17-летняя цикада в течение 17 и даже 25 лет.

Если после откладки яиц родители быстро погибают, а сам период откладки яиц был непродолжительным, то поколение последующее четко ограничено от предыдущего. При продолжительной жизни имаго и растянутым периодом яйцекладки поколения могут накладываться друг на друга и их разграничение весьма затруднительно.

Сезонное развитие и годичный цикл. Для разработки мероприятий по борьбе с вредителями и использованию полезных видов очень важно учитывать особенности сезонного прохождения той или иной фазы развития. Особенно важно различать период зимовки и период активной жизни. У одних насекомых зимовка происходит в фазе яйца (многие саранчовые, кузнечики, тли, непарный шелкопряд), у других в фазе личинки или куколки (многие бабочки и жуки), у третьих – во взрослой фазе (клопы-черепашки, долгоносики). Поэтому период активной жизни вида может приходиться на различные сезоны года в зависимости от зимующей фазы и числа поколений. Сезонное развитие может быть неодинаковым даже для видов с одним и тем же числом генераций. Так, у клопов-черепашек, у которых зимуют имаго, взрослая фаза приходится на весну и конец лета-начало осени, а у саранчи (зимующая фаза – яйцо) взрослые особи в умеренном климате появляются только летом и живут до осени. Следовательно, каждому виду свойствен определенный **годичный цикл**.

Часто годичный цикл осложняется чередованием обоеполюх и партеногенетических поколений и временной остановкой развития – диапаузой.

Чередование, или смена обоеполых и партеногенетических поколений называется *гетерогонией* и отмечено у тлей и орехотворок. Особенно сложен годовой цикл у тлей, где одно обоеполое поколение дает начало многим партеногенетическим поколениям. За год тля дает 10-15 поколений.

Многолетние наблюдения за годичным циклом видов позволяет установить средние и крайние календарные даты появления и развития отдельных фаз и связать их с фазами развития растений, длиной дня, средними температурами воздуха. Ежегодные наблюдения позволяют установить конкретные, ежегодно повторяющиеся явления в жизни насекомых в зависимости от условий среды, т.е. выяснить *фенологию вида*.

Для наглядности изображение годичного жизненного цикла применяют графические схемы с условными обозначениями отдельных фаз развития. Такие схемы называются *фенологическими календарями* и широко используются для прогноза сроков появления и развития вредных и полезных видов насекомых.

Понятие о диапаузе. Диапауза представляет собой долговременное торможение метаболизма и всех видов активности в ответ на сезонные изменения климата.

Диапаузу не следует смешивать с оцепенением, которое возникает под влиянием высокой и низкой температуры. При тепловом и холодном оцепенении физиологические процессы также затормаживаются, однако оцепенение не носит такого приспособительного характера как диапаузы. При оцепенении питательные вещества расходуются неэкономно, при продолжительном оцепенении в организме происходят патологические изменения, в результате чего насекомое погибает. Диапауза позволяет пережить длительные неблагоприятные периоды, благодаря экономному расходованию резервов.

При диапаузе происходит задержка роста и развития эндокринной системы. Механизм возникновения диапаузы очень сложен. Основными факторами, определяющими возникновение диапаузы, являются длина дня, температура и влажность воздуха, биохимическое состояние кормовых растений.

Из указанных факторов наиболее совершенным является фотопериод. В странах с умеренным климатом сокращение светового дня сигнализирует о наступлении осени, а затем и зимы.

Температура и влажность воздуха, биохимическое состояние растений довольно изменчивы и не всегда надежны, при резком отклонении от нормы могут быть неблагоприятными для вида.

Типы диапаузы. Насекомые, находящиеся в диапаузе, прекращают питание, мышечная активность резко снижается, насекомые часто становятся неподвижными или малоподвижными. У насекомых уменьшается скорость дыхания и потребление кислорода, что обеспечивает экономное расходование запасных питательных веществ, вследствие чего диапауза может длиться от нескольких месяцев до 1-2 и более лет.

Низкий уровень метаболизма увеличивает устойчивость к действию неблагоприятных внешних условий. В странах с засушливым летом в период диапаузы увеличивается устойчивость к сухости воздуха, в странах с холодной зимой – увеличивается холодостойкость. Диапаузирующие насекомые устойчивы к действию токсичных веществ, что необходимо учитывать в практике борьбы с вредителями с.-х. культур.

Наступлению диапаузы предшествует период активного питания и запаса питательных веществ, которые откладываются в жировом теле в виде гликогена и белково-жировых гранул. Одновременно происходит уменьшение содержания воды.

Согласно фазам развития различают эмбриональную, личиночную, куколочную и имагинальную диапаузы.

Эмбриональная, т.е. диапауза в стадии яйца, свойственна многим саранчовым, тутовому шелкопряду.

Личиночная, или **ларвальная**, т.е. диапауза в стадии личинки, характерна для многих бабочек: боярышнице, яблонной плодовой жорке, луговому мотыльку.

Куколочная, или **пупальная** диапауза в фазе куколки отмечена у капустной и репной белянок, капустной и хлопковой совки, капустной и свекловичной мухи.

В **имагинальную** диапаузу впадают только половозрелые взрослые насекомые. У самок она характеризуется рассасыванием яиц. Имагинальная диапауза свойственна ряду клопов, колорадскому жуку и многим листоедам, свекловичному долгоносику.

Различают также **обязательную**, или **облигатную**, и **необязательную**, или **факультативную** диапаузы. **Обязательная диапауза** характерна для моновольтинных видов и обеспечивает прохождение в течение года только одной генерации, она обеспечивает синхронизацию жизненного цикла насекомых с сезонной сменой внешних условий.

Так, у саранчовых облигатной является эмбриональная диапауза. В умеренном климате яйца откладываются летом или ранней осенью. После непродолжительного эмбрионального периода яйца впадают в диапаузу, хотя внешние условия благоприятны для развития яиц. Если яйцекладки собрать в начале осени и перенести в теплое помещение они останутся в диапаузирующем состоянии длительное время. Для отрождения личинок из диапаузирующих яиц необходимо воздействие пониженных температур.

У клопов-черепашек – вредителей хлебных злаков обязательной является имагинальная диапауза. Имаго летом питается на созревающих хлебных злаках, это обеспечивает сильное развитие жирового тела, накопив достаточно запасов, жуки мигрируют в леса, зарываются в лесную подстилку и впадают в диапаузу. Весной клопы выходят из диапаузы, перелетают на всходы озимых и после дополнительного питания становятся половозрелыми и приступают к размножению.

У бабочек боярышницы и златогузки гусеницы отрождаются в конце лета, непродолжительное время питаются, к началу осени собираются в гнезде и задолго до листопада впадают в диапаузу. Диапауза гусениц младшего возраста обеспечивает перенос основного роста и питания гусениц в весенний период, когда молодые листья содержат больше питательных веществ по сравнению с закончившей рост осенней листвой.

Обязательная диапауза не выгодна для поливольтинных видов. В этом случае рост и развитие одного или нескольких поколений происходят без диапаузы, но при приближении или наступлении неблагоприятных условий включаются механизмы диапаузы. Такая диапауза называется *факультативной*.

Основным регулирующим и программирующим фактором при факультативной диапаузе является продолжительность светового дня, т.е. фотопериод.

подавляющее большинство насекомых активно при длинном дне и уходят в диапаузу при сокращении фотопериода. У обитателей тропиков фотопериодические реакции проявляются при длинном дне, т.е. активны эти насекомые при коротком дне. Среди короткодневных наиболее известны тутовый шелкопряд. Кукурузный мотылек, капустная и репная белянка диапаузируют при средних значениях фотопериода, оставаясь активными при коротком и длинном дне.

У насекомых, распространенных повсеместно, проявляется определенная лабильность (подвижность) фотопериодических реакций в соответствии с зональными изменениями климата. Так, совка на широте Санкт-Петербурга уходит в диапаузу при 19-часовом дне, а на побережье Черного моря при 15-часовом.

Помимо фотопериода факультативная диапауза наблюдается и под воздействием температуры и влажности воздуха. Так, гессенская муха в более влажном климате и достаточно влажном лете развивается без диапаузы и за сезон дает от 3 до 5 генераций, а в степных районах и сухим летом куколки весеннего поколения вступают в диапаузу, из которой выходят осенью, а летние поколения выпадают.

В последние годы было установлено, что некоторые виды насекомых могут иметь несколько форм диапаузы: эмбриональную и куколочную. Зимует пяденица в фазе яйца, куколочная диапауза происходит летом, обеспечивая вылет бабочек поздней осенью.

У колорадского жука отмечено несколько форм диапаузы. Колорадский жук способен впасть в зимнюю и летнюю диапаузу, испытывать повторную и затяжную диапаузу (суперпаузу), длящуюся несколько лет или временно прерывать свою активность, впадая в разные формы физиологического покоя.

Множественность форм диапаузы представляет собой совершенный эколого-физиологический механизм, увеличивающий экологическую пла-

стичность виды, обеспечивает высокую численность особей и расширение ареала.

Выход из диапаузы, или реактивация. Наиболее широко распространенным механизмом реактивации является воздействие пониженных температур.

Охлаждение у диапаузирующих куколок стимулирует деятельность нейросекреторных клеток головного мозга, которые начинают выделять активационный гормон. Гормон через аксоны переносится к кардиальным клеткам и через них попадают в кровь, активизируя обмен веществ и переднегрудные железы. Последние выделяют гормон экдизон, который способствует линьке и выходу имаго. При отсутствии охлаждения нейросекреторные клетки мозга остаются неактивными и куколка продолжает диапаузировать. Т.о. короткий фотопериод способствует переходу куколок в диапаузу, а зимнее охлаждение реактивирует куколку.

Воздействие пониженных температур реактивирует и выход из диапаузы яиц. Нейросекреторные клетки насекомых выделяют гормон диапаузы, который попадая в гемолимфу самки и через яичники передается яйцам, под воздействием этого гормона яйца впадают в диапаузу, развитие яиц тормозится. Предполагается, что охлаждение разрушает гормон диапаузы, что и обеспечивает выход яйца из диапаузы.

Важное значение для реактивации имеют и повышенные температуры. Так для выхода имаго колорадского жука из диапаузы требуется воздействие высоких температур. При 25⁰ выход жуков из почвы, дополнительное питание и последующее размножение происходит за 2-3 месяца, а при температуре 38⁰ за 3 недели.

У озимой совки короткий фотопериод вызывает диапаузу, а высокие температуры весеннего периода обеспечивают выход из диапаузы.

Установлено, что высокие температуры тормозят возникновение диапаузы даже при коротком дне. Благодаря этому эффект короткого дня в южных широтах ослабляется, что обеспечивает возможность развития здесь дополнительных генераций. Это явление отмечено у колорадского жука, хлопковой совки.

Реактивация может происходить под воздействием повышенной влажности, как у гессенской мухи и южно-африканской бурой саранчи.

Т.о. механизм реактивации определяется теми условиями среды, в которых существует те или иные виды насекомых.