

## **КРОВЕНОСНАЯ, ДЫХАТЕЛЬНАЯ И НЕРВНАЯ СИСТЕМЫ**

### **Кровеносная система насекомых**

**Строение кровеносной системы и кровообращение.** Кровеносная система насекомых, в отличие от позвоночных, незамкнута и состоит из спинного сосуда с сегментарно расположенными камерами, клапанами и остиями. *Спинной сосуд*, прилегающий изнутри к тернитам брюшка, подразделяется на задний отдел - *сердце*, состоящее из серии пульсирующих камер и передний отдел – *аорту*, имеющую вид простой трубы. Камеры сердца метамерны, отделены друг от друга *клапанами*, стенки камер состоят из кольцевых мышц миокарда с вплетенными продольными и косыми волокнами соединительной ткани. Каждая камера имеет пару боковых входных отверстий – *устьиц* или *остий*, через которые происходит всасывание крови из полости тела внутрь. Задний конец сердца замкнут. Под сердцем находится крыловидные мышцы, имеющие удлиненно-треугольную форму и входящие в состав верхней диафрагмы.

**Кровообращение** происходит благодаря пульсации камер сердца и работе диафрагм, при этом кровь движется по спинному сосуду *сзади наперед*. При расширении камеры – *диастоле*, кровь входит в нее через остии, а при сокращении – *диастоле*, создающееся давление раскрывает передние клапаны и движет кровь вперед. Аорта является проводящим сосудом, достигает спереди головы, где и изливается в полость головы.

При сокращении крыловидных мышц верхняя диафрагма несколько опускается вниз, благодаря чему увеличивается окологердечная полость, куда устремляется кровь. Отсасывающая работа сердца и работа верхней диафрагмы способствует тому, что в задней части тела кровяное давление имеет тенденцию к уменьшению, а в передней части, из-за непрерывного излияния крови, к повышению. Это способствует циркуляции крови.

Подвижные придатки (усики, ноги, крылья) снабжены дополнительными пульсирующими органами – *ампулами и мембранами*, расположенными у основания соответствующих придатков. Так, крыловые ампулы нагнетают кровь в жилки костального края крыла, затем кровь возвращается в тело по системе медиальных и анальных жилок.

**Кровь**, или *гемолимфа* составляет от 5 до 40% массы тела и состоит из жидкой плазмы и кровеносных телец – *гемоцитов*. Обычно гемолимфа бесцветна, реже – желтая или зеленая, а у некоторых насекомых красная (личинки комаров-звонцов, некоторых оводов и клопов-гладышей). Плазма

содержит неорганические соли, питательные вещества, ферменты, гормоны, пигменты и мочевую кислоту. Реакция крови слабнокислая или нейтральная, рН – 6-7.

Гемоциты представляют собой бесцветные амебообразные клетки, лишенные оболочки. Они весьма многообразны по форме, величине и функциям. Гемоциты обычно оседают на стенках органов и лишь перед наступлением линьки и метаморфоза свободно плавают в плазме с фрагментами тканей. Большое число гемоцитов оседает вдоль боковых стенок спинного сосуда, образуя гнезда клеток, это так называемые *перикардальные клетки*, или *нефроциты*, которые извлекают из крови посторонние вещества и накапливают их в своей плазме, не выводя наружу.

Функции крови насекомых весьма разнообразны. Основные из них – разнос по телу питательных веществ и снабжение ими тканей, а также поглощение из тканей вредных продуктов обмена и перенос их органами выделения. Кровь содержит гормоны, играющие большую роль в регуляции физиологических процессов. Кровь обеспечивает химическое взаимодействие между органами и связывает организм в единое целое. Такое взаимодействие через жидкую среду называется *гуморальная регуляция*.

Кроме того, гемолимфа обеспечивает осмотическое и гидростатическое напряжение стенок тела, органов и клеток. Благодаря наличию гемоцитов-фагоцитов, способных заглатывать твердые тела и бактерии, кровь обеспечивает иммунитет насекомых. Кровь может нести также и защитную функцию: у некоторых саранчовых, кузнечиков и других насекомых кровь выбрызгивается для самозащиты, а у жуков-нарывников в крови есть вещество *кантаридин*, которое вызывает на коже человека и теплокровных опухоли.

### Дыхательная система насекомых

**Строение дыхательной системы.** Дыхательная система насекомых своеобразна и характеризуется тем, что снабжение органов и тканей кислородом достигается путем диффузии через покровы тела и стенки трахей. Состоит дыхательная система из большого числа *трахей*, сильно разветвленных трубок, пронизывающих все тело, и *трахеол*, трахейных капилляров, которые образуют мельчайшие разветвления трахей. Трахеи открываются наружу особыми отверстиями – *дыхальцами*, или *стигмами*. У ряда насекомых отдельные крупные трахейные стволы образуют сильные расширения – *воздушные мешки*.

Трахеи возникли путем сегментарных впячиваний эктодермы, изнутри выложены хитиновой интимой, соответствующей кутикуле кожи, и

подстилаются слоем клеток гиподермы. На внутренней поверхности трахеи хитиновая интима образует нитевидные спиральные утолщения, *тенидии*, которые препятствуют сплющиванию трахей при движении. Расположение трахей различно у разных насекомых, у крылатых возникает ряд продольных стволов с перемычками между ними.

Внутри тела трахеи многократно ветвятся, утончаются и постепенно переходят в трахеолы. Они проникают между отдельными органами, дольками жирового тела и внутрь отдельных клеток.

*Дыхальца*, или *стигмы* открываются на плеюритах средне- и заднегруди и 8 первых сегментах брюшка. Трахейная система с 10 парами дыхалец характерна для большинства имаго и личинок насекомых с неполным превращением, и называется она *голопнейстической*. У ряда высших насекомых, особенно, личинок и куколок, число дыхалец сокращается и возникает *гемипнейстическая* система, которая в свою очередь подразделяется на ряд типов в зависимости от количества дыхалец. Существует также *аннейстическая* система, характеризующаяся отсутствием дыхалец: воздух проникает через поверхность тела или особые выпячивания – *трахейные жабры*. Обнаружена данная система у личинок, живущих в воде, у личинок некоторых паразитических насекомых-наездников и мух-тахин.

Дыхальца бывают *простыми* или *сложными*. *Простое дыхальце* представляет собой отверстие, иногда снабженное замыкательными створками, как устьица на растениях. *Сложные дыхальца* погружены под покровы, на которых развиваются сложные запирающие клапаны, ограничивающие доступ воздуха в расположенную под ним полость, которая часто заполнена густыми фильтрующими волосками или снабжена пористой пластинкой, предназначенной для предохранения трахей от заливания водой, очистки воздуха от пылевидных частиц, проникновения паразитов, для сокращения потерь влаги, конденсирующейся на внутренней поверхности пластинки.

**Дыхание.** При дыхании воздух через дыхальца проникает в крупные трахейные стволы и далее по разветвлениям трахей через трахеолы поступает к клеткам и тканям насекомого. Поступление воздуха в трахеи происходит либо *пассивно*, путем диффузии, либо *активно* с помощью дыхательных движений брюшка. Ритм дыхательных движений зависит от вида насекомого, его состояния и внешних условий. Например, медоносная пчела в покое совершает до 40 дыхательных движений, в полете – до 120.

Закрывание и открывание дыхалец контролирует диффузию газов и водяных паров при дыхании. Установлено, что избыток углекислого газа и

недостаток кислорода удлиняет период открытия дыхалец, что обуславливает более высокий эффект газообразных пестицидов в средах с избытком углекислого газа и недостатком кислорода.

Во время дыхательных движений те или иные дыхальца открываются или закрываются, выполняя дыхательную или выдыхательную функции. Дыхательная система обеспечивает не только поступление кислорода, но и удаление из него углекислого газа. Это достигается при дыхательных движениях или с помощью диффузии через кожу. Углекислый газ диффундирует по тканям в 35 раз быстрее кислорода, поэтому легко выводится через кожу и трахеи.

Биохимия дыхания представляет собой окислительный процесс, идущий за счет кислорода и сопровождающийся выделением углекислого газа. Процесс окисления идет при участии окислительных ферментов-**оксидаз**. В процесс дыхания окисляются образовавшиеся при переваривании сахара, жирные кислоты и аминокислоты. При этом освобождается тепловая энергия, которая идет на поддержание жизнедеятельности организма.

Процесс дыхания часто называют **газообменом**, т.е. при дыхании поглощаемые и выдыхаемые продукты газообразны. При этом соотношение между объемом выделенного углекислого газа и объемом поглощенного кислорода, или **дыхательный коэффициент**, не постоянен и зависит от окисляемых субстратов. Дыхательный коэффициент при окислении углеводов равен 1, жиров – 0,8 и белков – 0,7.

**Особые формы дыхания.** Не все насекомые обладают трахейной системой: некоторые мелкие формы из первичнобескрылых, а также личинки внутренних паразитов лишены трахей и дышат через кожу. Некоторые личинки паразитических насекомых включают свою трахейную систему в трахейную систему хозяина.

Наиболее разнообразное дыхание имеют водные насекомые: одни из них дышат атмосферным воздухом, другие – с помощью жабр, используя растворенный в воде кислород. У жуков плавунцов дыхальца расположены на спинной стороне брюшка. Жук выставляет наружу конец брюшка, отгибает его от надкрылий и создает запас воздуха в образовавшейся полости.

Для личинок многих водяных насекомых характерно жаберное дыхание. Трахейные жабры имеют вид наружных ветвистых или пластинчатых образований, расположенных на месте дыхалец, дыхальца при этом отсутствуют. У личинок низших стрекоз в жабры превращены хвостовые придатки; у высших стрекоз имеются внутренние жабры, расположенные на прямой кишке. Личинка через анальное отверстие

периодически набирает и выпускает воду, которая омывает жаберные лепестки и прямую кишку, отдает кислород и поглощает углекислый газ. У личинок комаров отмечено 2 типа водяного дыхания – с помощью 4 трахейных жабр на конце брюшка или с помощью дыхательной трубки на 8 сегменте брюшка, в которую открываются дыхальца.

### **Нервная система насекомых**

**Строение нервной системы.** Нервная система регулирует все функции организма, является посредником между органами чувств и другими органами. Нервная система дифференцирована, имеет сложное строение и подразделяется на **центральную, периферическую и симпатическую** нервную системы.

Основной структурный элемент нервной системы – **нейрон**. Это специализированная нервная клетка с собственной оболочкой и набором внутриклеточных органелл. От ее тела отходит длинный отросток – **аксон**, и короткие, ветвящиеся отростки – **дендриты**. Дендриты, получая нервные импульсы, переводят их на аксон, по которому нервное возбуждение распространяется без затухания на другие нейроны или мышцы и железы.

В зависимости от функций нейроны подразделяются на **сенсорные**, или чувствительные; **ассоциативные, моторные**, или двигательные.

**Сенсорные** нейроны обычно расположены вне центральной нервной системы и входят в состав органов чувств, или **рецепторов**. Возникающее в сенсорных нейронах возбуждение передается по отросткам в нервный центр. **Ассоциативные** нейроны входят в состав нервных центров, перерабатывают поступающую в центр информацию. **Двигательные** нейроны также входят в состав нервных центров, а их аксоны заканчиваются в том или ином органе, снабженном мышцами или железами, получившем название **эффектора**. Двигательные сенсоры переносят возбуждение от ассоциативных нейронов к эффекторам. Передача возбуждения от одного нейрона в другой или в иннервируемый орган достигается через синапсы – область соприкосновения отростков нейрона с другими клетками. Таким образом формируется трехнейронная рефлекторная дуга, которая, которая обеспечивает целесообразное реагирование на стимулы. Часто рефлекторные дуги насекомых включают по несколько ассоциативных нейронов, обеспечивая тем самым сложные формы реагирования.

**Центральная нервная система** образована двойной цепью ганглиев, соединенных между собой продольными тяжами, или **коннективами**, и поперечными, или **комиссурами**. Система ганглиев подразделяется на 2 отдела: головной и брюшной. **Головной отдел** состоит из крупного **надглоточного узла**, расположенного над кишечником и менее развитого

*подглоточного узла*, расположенного под кишечником. Они соединены между собой тяжами и образуют *окологлоточное кольцо*. *Брюшной отдел* состоит из серии ганглиев, образующих *брюшную нервную цепочку*.

Наиболее сложен по строению и выполняемым функциям надглоточный узел, или *головной мозг*. Он состоит из 3 слившихся ганглиев, из которых наиболее сильно развит и наиболее сложен по строению передний отдел, или *протоцеребрум*. В нем развито несколько ганглиозных центров, из которых наиболее сильное развитие получила пара *стебельчатых, или грибовидных тел*. Они являются высшим *ассоциативным центром*, где замыкаются условно-рефлекторные связи. Их разрушение ведет к утрате приобретенных навыков, но безусловные рефлексы сохраняются. В чашечках стебельчатых тел расположены многочисленные ассоциативные нейроны, аксоны которых проходят в 2 стебельках, где образуют контакты с аксонами других центров головного мозга. Степень развития стебельчатых долей коррелирует со сложностью поведения насекомых. Так, у муравьев эти тела занимают 1/5 часть объема мозга, у рабочих особей пчел они развиты сильнее, чем у маток и трутней. С протоцеребрумом связаны также пара крупных оптических долей, воспринимающих сенсорную информацию от сложных глаз и глазков насекомого.

*Средний отдел* (дейтоцеребрум) иннервирует усики, а *задний отдел* (триптоцеребрум) – головную капсулу и верхнюю губу.

*Подглоточный ганглий* иннервирует ротовые органы, передний отдел кишечника.

*Брюшная нервная цепочка* у наиболее примитивных насекомых (прямокрылые, таракановые и др.) состоит из 3 грудных и 8 брюшных ганглиев, причем последний состоит из 2-3 объединенных ганглиев. У высших насекомых происходит слияние нервных ганглиев и уменьшение их численности. Чем меньше число узлов, тем выше организовано насекомое. Так у высших мух-тахин (настоящие мухи) и высших жуков (пластинчатоусые) все узлы нервной цепочки объединены в 2-3 и даже 1 нервный узел.

*Симпатическая нервная система* также называется висцеральной, регулирует работу внутренних органов и мышечной системы насекомых. Она подразделяется на 3 отдела: рото-желудочный, брюшной и хвостовой.

*Рото-желудочный* включает лобный ганглий, лежащий впереди головного мозга и отходящий от него под головным мозгом возвратный нерв, который заканчивается желудочным ганглием. Рото-желудочный отдел иннервирует наличник, верхнюю губу, область передней кишки, сердце и

аорту. С рото-желудочным отделом анатомически связаны прилегающие и кардиальные тела.

**Брюшной, или центральный** отдел представлен **непарным нервом**, который простирается в виде тонкого тяжа между коннективами брюшной нервной цепочки с парой боковых отростков в каждом сегменте. Непарный нерв регулирует работу крыловых мышц и дыхалец.

**Хвостовой, или каудальный** отдел образован 2 нервами, отходящими от последнего ганглия брюшка, иннервирует заднюю кишку и органы размножения насекомых.

**Периферическая нервная система** образована из нервов, отходящих от ганглиев центральной и симпатической нервной системы. С помощью периферической нервной системы связывается центральная и симпатическая нервные системы. К периферической нервной системе относят разбросанные по телу чувствительные нейроны, часто со свободными нервными окончаниями.

**Возбуждение и торможение** составляет основу нервной деятельности организма. Возбуждение проводится из одной части тела в другую с помощью нервов 2 типов: **двигательные**, или **эфферентные**, и **чувствительные**, или **афферентные**. Чувствительный нерв получает возбуждение от рецептора, а двигательный нерв передает возбуждение эффектору. Путь, по которому нервное возбуждение прошло от рецептора к эффектору носит название **рефлекторная дуга**, а ответная реакция на раздражение получила название **рефлекс**. Работа эффекторов проявляется в виде мышечных движений.

Возбуждение имеет электрохимическую природу. Медиатором нервного возбуждения является **ацетилхолин**, с помощью которого возбуждение через синапсы передается соседним клеткам и распространяется дальше.

Для нормальной передачи возбуждения необходимо удаление избытка ацетилхолина, в противном случае возбуждение будет чрезмерным. Удаление ацетилхолина производится с помощью фермента ацетилхолиназы. Фосфорорганические инсектициды блокируют активность ацетилхолиназы.

Торможение является обратным процессом, осуществляется с помощью центров торможения и возникает при чрезмерном возбуждении.

**Поведение насекомых. Рефлексы.** Насекомые отличаются высокоразвитой способностью воспринимать с помощью разнообразных рецепторов сигналы из внешней среды и отвечать на них сложной совокупностью целесообразных реакций. Проявления жизнедеятельности,

выражающиеся в совокупности разнообразных действий, называют *поведением*. В основе поведения лежат *безусловные и условные рефлексы*.

*Безусловные рефлексы* согласно Павлову – это врожденные реакции, т.е. рефлексы с которыми насекомое рождается, наследуя их от родителей. Врожденные, или безусловные рефлексы проявляются как однозначные ответы на раздражители. Серии безусловных рефлексов определяют стереотипы пищевого и сексуального поведения насекомых, поведения при выборе мест откладки яиц и инстинкта при строительстве гнезд, при завивке коконов и т.п.

К числу простых рефлексов относят движения, связанные с избранием оптимального местообитания и положения, реакции на такие раздражители как свет, тепло, запах и пр.

Движения и ориентацию тела по отношению к источнику раздражения называют *таксисами*, или *тропизмами*. Некоторые исследователи разделяют понятие таксис и тропизм. *Таксисом* они называют алгоритмы наведения на цель и способы ориентации вне зависимости от природы ориентирующего стимула, а *тропизм* – как собственное отношение к этим стимулам, связанное с внутренней мотивацией их выбора. В соответствии с набором стимулов и отношением к ним насекомых различают *положительные и отрицательные фото-, гео-, хемо-, гигро- и термотропизмы*. Механизм формирования тропизмов недостаточно ясен, однако широко используется в практике защиты растений от вредителей: это наложение на штамбы плодовых деревьев ловчих поясов (отрицательный геотропизм гусениц плодожорок), вылов насекомых светоловушками и приманками с феромонами.

Таксисы насекомых – это, прежде всего, двигательные рефлексы, физиологическая основа таксисов недостаточно ясна. Они весьма разнообразны, существуют несколько классификаций таксисов. Наиболее простая объединяет понятие таксис и тропизм, т.е. *фото-, гео-, хемо-, гигро- и термотаксисы*.

У насекомых довольно широко распространено явление рефлекторной неподвижности, которое сопровождается общим торможением и приводит к тому, что насекомое впадает в состояние полной иммобилизации. Такая рефлексия неподвижности называется *танатозом* и характерна для многих жуков, клопов, гусениц чешуекрылых при потере соприкосновения с субстратом.

Инстинкты представляют собой цепи последовательных рефлексов, которые возникают в ответ на изменение физиологического состояния организма. Побудительными мотивами могут быть голодание, созревание



половых продуктов или изменение в концентрации гормонов, соответствующих достижению определенных фаз и стадий развития.

Безусловные рефлексы вырабатываются в процессе эволюции в определенных условиях среды как приспособление к этой среде. Однако условия среды изменчивы, отсутствие способности перестраивать свои реакции в соответствии с изменившимися условиями может привести к неблагоприятным и даже последствиям. Способность перестраивать свои реакции определяется уровнем эволюционного развития организмов и проявляется в выработке условных рефлексов.

**Условные рефлексы** вырабатываются в течение жизни особи и носят временный характер. Возникают условные рефлексы под воздействием 2 одновременных раздражителей – безусловного и условного, или сигнального; исчезают они при отсутствии повторяющихся воздействий условного раздражителя.

Физиологической основой условных рефлексов является временная ассоциативная связь, возникающая между различными центрами высшего ассоциативного отдела центральной нервной системы. Наиболее заметно проявление условных рефлексов у общественных насекомых – пчел, ос, муравьев и термитов. Эти насекомые способны запоминать место нахождения источника пищи, дорогу до него. Органы чувств при этом воспринимают встречающиеся на пути различные зрительные, обонятельные и другие сигнальные раздражители; согласно этим раздражителям насекомое способно неоднократно повторить свой путь.

Таким образом, в жизнедеятельности организмов следует различать 2 вида поведения – **видовое**, или низшее, складывающееся из безусловных рефлексов, и **индивидуальное**, или высшее, основанное на приобретении организмом индивидуального опыта на основе временных связей, или условных рефлексов.