

## Лекция 6.

## Тема: ОРГАНЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ

1. Пищеварительный аппарат
2. Пищеварение
3. Органы выделения

## 1

Пищеварительный аппарат начинается в голове ротовым отверстием и заканчивается на последнем сегменте брюшка анальным отверстием; между этими отверстиями проходит кишечный канал.

**Кишечный канал** состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки. Передняя и задняя кишка произошли из наружного зародышевого листа, или эктодермы, путем впячивания эктодермы при развитии зародыша; средняя кишка происходит из внутреннего зародышевого листа - энтодермы.

Передняя, как и задняя, кишка выложены хитиновой интимой, которая является продолжением кутикулы тела; средняя кишка лишена такой кутикулярной выстилки. Длина кишечного канала различна у разных насекомых. Она более длинна у сосущих насекомых, чем у тех, которые питаются тканями растений или животных. У одних кишечный канал более или менее равен по длине телу, но у равнокрылых и у личинок высших мух он значительно длиннее тела.

*Передняя кишка* подразделяется на глотку, пищевод, зоб, мышечный желудок.

Глотка и пищевод служат для проведения пищи. Зоб – резервуар для накопления пищи. У сосущих имеет вид пузырьвидного придатка, соединенного с пищеводом с помощью стеблевидного протока; эта особенность свойственна многим двукрылым и чешуекрылым.

Мышечный желудок (проventрикул) имеет толстые мускулистые стенки и имеет изнутри сильные хитиновые зубцы. Функция: механическая переработка пищи и проталкивание в среднюю кишку; в других случаях он отфильтровывает плотные частицы пищи от жидкой части. Хорошо развит у прямокрылых, тараканов, жуков и др. грызущих насекомых, но редуцирован у пчел и у большинства двукрылых. У многих насекомых на границе передней и задней кишки выражена кольцевая складка, свисающая в полость средней кишки - это кардиальный клапан.

*Средняя кишка* не подразделяется на отделы, выложена изнутри железистым эпителием и нередко называется желудком. Форма ее довольно разнообразна: в виде недлинного прямого трубчатого или мешковидного образования, либо в виде длинной извитой трубки. Нередко она имеет несколько слепых отростков (дивертикулы), например у тараканов и саранчовых. Они, а также развитые иногда складки увеличивают поверхность эпителия средней кишки. Эпителий выделяет пищеварительные ферменты, постоянно изнашивается и возобновляется; регенерация клеток эпителия происходит за счет особых участков - крипт, где постоянно идет размножение клеток, чем и пополняется их убыль. Под эпителием располагаются мышечные стенки, состоящие из внутреннего

кольцевого и наружного продольного слоя мышц. Функции: выделение ферментов и участие в пищеварении, всасывание продуктов пищеварения и проталкивание непереваренных остатков пищи в заднюю кишку; помимо того, у многих насекомых происходит также выделение перитрофической оболочки - мягкой хитиноподобной мембраны, которая отделяет пищевую массу от кишечного эпителия.

*Задняя кишка* выстлана подразделяется на тонкую, толстую и прямую кишку. Начинается задняя кишка пилорическим клапаном, куда впадают трубчатые органы выделения - мальпигиевы сосуды, и место их впадения является показателем границы между средней и задней кишкой. Функция: отсасыванию воды из непереваренной пищевой массы и проталкиванию последней к анальному отверстию для вывода наружу. Отсасывание воды из задней кишки приобретает особо важное значение в тех случаях, когда насекомые не потребляют воду в натуральном виде, а получают ее только с пищей.

## 2

При питании с пищей извне поступают сложные высокомолекулярные вещества, обладающие большим запасом энергии. Они используются в организме для его роста и восстановления возникающих в процессе жизнедеятельности потерь. В результате использования высокомолекулярных веществ и их энергии возникают более простые, низкомолекулярные вещества с незначительным запасом свободной энергии, и эти вещества удаляются из организма разными путями, в том числе и пищеварительной системой, а также выделительной и дыхательной - это обмен веществ.

Пищевые вещества перерабатываются механическим и химическим путем.

Механическая переработка состоит в размельчении ее грызущими ротовыми органами при приеме; помимо того, у ряда насекомых принимает участие и мышечный желудок.

Химическая переработка представляет собой сложный процесс, в основе которого лежат процессы гидролиза трех основных веществ пищи - белков, жиров и углеводов. Они разлагаются на более простые вещества, образующие истинные растворы и способные проникать через стенки кишечника, т.е. всасываться. Помимо того, поступающие пищевые вещества обычно не сходны по своим свойствам с соответствующими веществами тела насекомого; необходима, следовательно, и здесь химическая переработка компонентов пищи - превращение их путем гидролиза в более простые соединения и уже из них синтезирование веществ собственного тела.

Гидролиз осуществляется с помощью ферментов (энзим), являющихся биологическими катализаторами. Пищеварительные ферменты делятся на 3 группы:

- протеолитические, или протеазы, расщепляющие белок пищи (триптаза);
- липолитические, или липазы, служащие для расщепления жиров;
- карболитические, или карбогидразы, гидролизующие углеводы (амилазы, гидролизующие крахмал, и разнообразные глюкозидазы, расщепляющие три- и дисахара до глюкозы)

Набор ферментов насекомого определяется его пищевым режимом. Так, у тараканов, которые питаются смешанной пищей, имеется набор всех трех групп ферментов, тогда как у насекомых-кровососов и хищников преобладают протеазы, а у растительноядных форм - карбогидразы.

Пища при приеме смачивается выделениями слюнных желез, содержащих амилазы; под действием последних крахмал пищи расщепляется до моносахара - глюкозы. Пищеварение начинается уже в передней кишке. В средней кишке гидролизу подвергаются все три составные части пищи - белки, жиры и углеводы. Под воздействием протеолитических ферментов белки расщепляются до аминокислот.

Аминокислоты и моносахара уже не являются коллоидальными веществами, легко диффундируют через клеточную оболочку и усваиваются стенками кишечника. Жиры под воздействием липаз расщепляются на глицерин и жирные кислоты, а последние со щелочами образуют соли, т.е. мыла; глицерин и мыла хорошо растворимы в воде и легко усваиваются стенками кишечника.

Специальные ферменты присутствуют в тех случаях, когда пища состоит из таких веществ, как древесина, воск, роговое вещество, или кератин, и пр. При этом переваривание пищи может происходить двумя способами: у одних насекомых собственными ферментами, у других - ферментами живущих в кишечнике симбионтов: бактерий и простейших. Такие микроорганизмы нередко играют большую роль и при переваривании обычной пищи. Гидролизируя пищу собственными ферментами для себя, кишечные симбионты тем самым создают возможность усвоения пищи и насекомыми-хозяевами.

Проникновение симбиотических микроорганизмов в тело насекомого происходит: извне вместе с принятой пищей или от матери через ее яичники (трансовариально). Кишечные симбионты найдены у личинок хрущей, у некоторых тараканов, очень характерны для термитов и пр. Термиты питаются древесиной, которая, как известно, содержит до 60% клетчатки; если простерилизовать термитов, они утрачивают способность усваивать стерильную клетчатку, но вновь приобретают эту способность при поступлении в кишечник симбионтов вместе с пищей.

Особой формой является *внекишечное (экстраинтестинальное)* пищеварение. Пищеварительные ферменты выводятся наружу для обработки источника пищи вне кишечника. Оно характерно для ряда хищных насекомых, но наблюдается и у некоторых растительноядных форм. Так, хищные личинки жуков божьих коровок и сетчатокрылых вводят в тело жертвы пищеварительные ферменты с помощью снабженных специальными каналами жвал; процесс переваривания содержимого жертвы происходит очень быстро и по тем же каналам происходит всасывание уже гидролизованной пищевой массы. В других случаях, например у жуков-жужелиц, пищеварительные ферменты отрыгиваются прямо на удерживаемую челюстями жертву.

Этот вид пищеварения есть и у вредителей хлебных злаков - клопов-черепашек и личинок шведской мухи. При этом в секрете слюнных желез названных насекомых, помимо карболитических ферментов, обнаружены и активные протеолитические ферменты. Клопы-черепашки вводят эти ферменты в зерна хлебных злаков с помощью хоботка пу-

тем прокола, тем самым производят биохимические изменения в содержимом зерна, которое затем и всасывается.

Близкое явление наблюдается у комара и других кровососов, которые вводят в ранку вещества, препятствующие свертыванию крови - антикоагулины.

Всасывание средней кишкой продуктов гидролиза является важнейшим процессом, подготовленным всей предшествующей деятельностью пищеварительной системы. 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 в его стенках и способствует поглощению последними продуктов гидролиза.

Несмотря на многообразие ферментов экскременты насекомых, особенно растительноядных, содержат большое количество непереваренных веществ. Так, клетчатка, исключая насекомых, специально приспособленных к питанию ею, остается нетронутой; нередко при целостности оболочек клеток остается непереваренным и содержимое клеток. В некоторых случаях остаются непереваренными даже зерна крахмала, очевидно, вследствие того, что они заключены в пектиновую оболочку. Известно также, что жидкие экскременты тлей, медяниц и червецов содержат избыток сахаров - медвяную росу. Такое неполное усвоение пищи - одна из причин большой прожорливости многих насекомых; например, личинки саранчовых в течение суток могут съесть в 2-2,5 раза больше пищи, чем вес их тела.

### 3

Выделительная система подразделена на 3 отдельные группы органов или желез - экскреторную систему, секреторную систему и эндокринную систему.

**Экскреторная система** обеспечивает удаление из организма ядовитых веществ; Они называются экскретами, а сам процесс их выделения - экскрецией.

Основными выделяемыми веществами являются азотистые вещества; они возникают в результате усвоения и распада белков пищи.

Органы выделения:

1. *Мальпигиевы сосуды* - слепые на свободном конце трубочки, прикрепленные своим основанием к кишечнику на границе между средней кишкой и задней. Стенки сосудов состоят изнутри из одного слоя эпителиальных клеток, снаружи одеты базальной перепонкой и часто имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую им подвижность. Их число колеблется в пределах 2-200 и более или менее характерно для разных систематических групп.

Такие низшие группы крылатых насекомых, как стрекозы и прямокрылые, имеют от 30-50 и до 200 трубочек, тогда как клопы, вши, двукрылые и блохи имеют всего 4 трубочки, жуки - 4-6, ручейники и бабочки - 6.

Однако некоторые специализованные низшие группы имеют уменьшенное число трубочек, например 2-8 у термитов и 8-20 у уховерток; с другой стороны, у многих жалящих перепончатокрылых их насчитывается более 100.

У тлей и некоторых первичнообескрылых, мальпигиевы сосуды отсутствуют.

Свободной частью мальпигиевы сосуды взвешены и как бы плавают в гемолимфе, отсасывая из нее продукты выделения.

У гусениц бабочек, у многих жуков и их личинок и у некоторых других насекомых конец трубочек фиксирован на задней кишке - *криптонефрия* и обеспечивает всасывание трубочками воды из задней кишки, дополняя функцию последней.

Омывая мальпигиевы сосуды, гемолимфа отдает им накапливающиеся в ней продукты обмена: азотистые вещества преимущественно в виде мочевой кислоты и ее солей - уратов, а также различные неорганические ионы. Они диффундируют в мальпигиевы сосуды, откуда выводятся в кишечник и удаляются вместе с экскрементами через анальное отверстие. Мальпигиевы сосуды аналогичны почкам позвоночных животных.

Иногда имеют дополнительную секреторную функцию, например, выделение прядильных веществ (шелка и иногда примесей к нему), идущих на образование кокона перед окукливанием у личинок настоящих сетчатокрылых и некоторых жуков. Эта функция мальпигиевых сосудов аналогична функции шелкоотделительных (слюнных) желез у гусениц бабочек.

Известны случаи выделения у отдельных видов насекомых некоторых пищеварительных ферментов и других веществ.

2. *Нижнегубные, или лабиальные, железы* выполняют выносящую экскреторную функцию, свойственны первичнообескрылым насекомым - подурам, двухвосткам и щетинохвосткам. Это парные образования с общим каналом, открывающимся у основания нижней губы. У подур и некоторых двухвосток мальпигиевы сосуды полностью отсутствуют.

3. *Жировое тело* - рыхлая ткань, обильно пронизано трахеями и заполняет промежутки между внутренними органами преимущественно в висцеральном синусе полости тела. По цвету может быть белым, желтым, оранжевым или зеленоватым. Клетки его богаты жировыми включениями и очень близки к гемоглобину - клеткам крови насекомых. У зимующих фаза 3 насекомых оно достигает очень сильного развития.

Функции: накопление питательных материалов и поглощение продуктов обмена. В течение личиночной жизни, а иногда и во взрослой фазе клетки жирового тела обогащаются питательными резервами в виде жиров, белков и углевода - гликогена. Эти запасы затем расходуются, особенно во взрослом состоянии, но также частью в фазе куколки и личинки; большие затраты запасов происходят в период зимовки насекомого. Функция - поглощение продуктов обмена - является в сущности уже выделительной: клетки жирового тела накапливают соли мочевой кислоты и другие экскреты, дополняя тем самым работу мальпигиевых сосудов.

В жировом теле многих насекомых обнаруживаются также включения микроорганизмов - бактерий и грибов, которые несомненно являются симбионтами и участвуют в обмене веществ. Эти симбионты располагаются в определенных местах жирового тела - *мицетомах*.

Весьма своеобразна функция жирового тела у некоторых светящихся насекомых: светящееся вещество - *люциферин* - находится в жировом теле или в органе свечения, обособленном из жирового тела. Выделение света происходит при окислении люциферина специфическим ферментом - люциферазой, действующим в присутствии кислорода.

Жировое тело производит внутриклеточное накопление экскретов, обычно в виде кристаллов. Они остаются в жировом теле либо пожизненно, либо после накопления передаются мальпигиевым сосудам, которые и выводят их из организма. Последний способ свойствен личинкам стебельчатых перепончатокрылых и высших двукрылых, а также гусеницам бабочек; освобождение жирового тела от экскретов происходит у них при окукливании.

4. *Нефроциты* - группы клеток, способные поглощать из полости тела введенные туда посторонние вещества: аммиачный кармин, белки, хлорофилл и другие вещества. Самая крупная совокупность нефроцитов локализована около спинного сосуда в перикардиальной полости - перикардиальные клетки.

Выделительным процессом можно считать *линьку*, при которой организм освобождается от азотистых веществ, хитин, основные красящие вещества - меланины - рассматриваются как экскреты.

**Секреторная система** представлена железами. Выделяемые ими вещества называются секретами, а процесс их выделения - секрецией.

Два типа секреции:

- с помощью экзокринных желез снабженных выводными протоками в различные органы или полости либо наружу;
- с помощью эндокринных желез, лишенных выводных протоков, которые выделяют гормоны непосредственно в кровь.

*Экзокринные железы:*

- Кожные железы
- Пищеварительные – слюнные, железы средней кишки
- Восковые
- Лаковые
- Шелкоотделительные
- Ядовитые
- Железы, выделяющие отталкивающие вещества – репелленты
- Железы, выделяющие пахучие привлекающие секреты – аттрактанты
- Химические стимуляторы, выделяемые насекомыми – феромоны (экзогормоны). Воздействуют на поведение и развитие особей, по физиологическому эффекту сходны с гормонами, но не имеют эндокринного происхождения. Действием феромонов объясняют поведение рабочих особей у таких общественных насекомых, как муравьи и термиты и пр., т.е. эти вещества участвуют в передаче химической информации.

*Эндокринные железы.* Гормоны транспортируются кровью во все части тела. В целом эндокринные железы регулируют развитие насекомых и связанные с ними явления - личиночный рост, линьки, торможение развития (диапауза), половое созревание и пр. Четыре вида

**1. Нейросекреторные клетки головного мозга** выделяют мозговой гормон, функции: контролирует и активизирует деятельность переднегрудных желез; при прекращении его выделения у личинок и куколок затормаживается рост и развитие, возникает диапауза. Мозговой гормон может аккумулироваться в прилежащих и кардиальных телах, также способствуя их активизации.

**2. Переднегрудные, или проторакальные, железы** – парные железы расположены в брюшной части переднегруди по бокам переднегрудного ганглия и связанных с последним нервами. Свойственны личинкам многих насекомых и выделяют личиночный гормон (экдизон). Функция: прекращает диапаузу, вызывает у личинки линьку и регулирует ее развитие.

**3. Прилежащие (добавочные) тела** располагаются над передней кишкой позади головного мозга. Выделяют ювенильный гормон (неотенин), свойственны всем крылатым насекомым и части двухвосток, как в личиночном, так и во взрослом состоянии.

Функции ювенильного гормона: способствует развитию личиночных органов и препятствует превращению во взрослую фазу, т.е. является ингибитором метаморфоза. При пересадке прилежащих тел в личинку последнего возраста линька во взрослую фазу замещается обычной линькой, и вместо взрослого насекомого возникает ненормально крупная личинка.

Изменение действия ювенильного гормона в течение развития личинки объясняют падением его концентрации в крови к последнему возрасту личинки, вследствие чего роль его затухает. Происходит это потому, что рост тела личинки опережает рост прилежащих тел, развитие личиночных органов ослабевает и затем останавливается. В связи с этим происходит ослабление роли проторакальных желез как личиночного органа; прекращается выделение личиночного гормона, линьки прекращаются, что и составляет характерную особенность взрослого насекомого. Минимальная концентрация ювенильного гормона отмечена у диапаузирующих куколок.

**4. Кардиальные тела** сходны с прилежащими телами, близко примыкают к ним, но расположены впереди последних, связаны нервами с головным мозгом и свойственны личинкам и имаго. У тараканов они регулируют секреторную деятельность проторакальных желез.

Личинки двукрылых имеют иные особенности эндокринной системы. Она у них представлена так называемой кольцевой железой, расположенной позади мозга в виде небольшого кольца вокруг аорты. Верхняя часть этой железы имеет железистые клетки, соответствующие прилежащим телам, а нижняя - кардиальным телам.