

## Лекция 10.

### Тема: РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ.

1. Типы яиц и способы кладки.
2. Постэмбриональное развитие

A. Метаморфоз

B. Видоизменения превращения

C. Стадия личинки

D. Стадия куколки

E. Стадия имаго

### Введение

В течение индивидуального развития (онтогенеза) насекомые проходят два периода:

- развитие внутри яйца (эмбриональное)
- развитие после выхода из яйца, или постэмбриональное.

Развитие у насекомых сопровождается прохождением 3 или 4 фаз: яйца, личинки, куколки (не у всех) и взрослой фазы (имаго).

**Метаморфоз (развитие с превращением)** - тип онтогенеза, при котором развитие протекает с превращением одних фаз в другие, а не является простым ростом и увеличением размеров тела.

### 1.

**Яйцо** - крупная клетка, содержит протоплазмы и ядра, дейтоплазму (желток), необходимый для питания и развития зародыша. В яйце нередко находятся симбиотические микроорганизмы, получаемые от матери трансовариально, т.е. через яичники. Яйцо снаружи покрыто хорионом – оболочкой. Он имеет явственную микроскульптуру, которая часто очень характерна и тогда служит признаком для различения родов и даже видов насекомых по фазе яйца. Под хорионом лежит желточная оболочка яйца. На поверхности находится микропиле - отверстие, служащее для прохождения сперматозоидов при оплодотворении.

Размеры и внешний вид яйца разнообразны. У некоторых тлей, трипсов, мельчайших перепончатокрылых яйца имеют всего 0,02-0,03 мм длины, тогда как у крупных саранчовых - могут достигать 8-10 мм и более.

По скульптуре

- гладкие, без макроскульптуры (саранчовые, тли и др.),

- с резкой ребристой или иной скульптурой (совки и бабочки из чешуекрылых, палочники и др.);
- с крышечкой (клопы-щитники).

По форме:

- овальные (многие жуки и бабочки),
- удлинёнными (саранчовые, кузнечики, мухи),
- полушаровидными (совки),
- бутылковидными (дневные бабочки),
- бочковидными (некоторые клопы),
- со стебельком (у медяниц, сетчатокрылых — златоглазок, хальцид и др.).

Форма откладки яиц:

- поодиночке или группами,
- открыто или погруженными в субстрат, либо защищенные различными способами.

## 2

### А

Постэмбриональное развитие включает две фазы - личиночную и взрослую (имагинальную). В фазе личинки происходит рост и развитие особи, в фазе имаго - размножение и расселение. В других случаях между этими двумя фазами возникает промежуточная фаза - куколка.

2 типа метаморфоза:

*Неполное превращение (гемиметаболия)* характеризуется прохождением 3 фаз — яйца, личинки и взрослой фазы. Личинки внешне сходны со взрослыми особями и имеют сложные глаза, такие же как у взрослых ротовые органы и в более старших возрастах - хорошо выраженные и видимые снаружи зачатки крыльев. Личинки у многих насекомых с неполным превращением ведут сходный образ жизни со взрослыми особями и могут встречаться совместно с последними. Вследствие своего большого сходства с фазой имаго личинки названы имагообразными (первичными).

*Полное превращение (голометаболия)* весь цикл развития сопровождается прохождением четырех фаз - яйца, личинки, куколки и имаго. Личинки внешне несходны со взрослой фазой. Вследствие несходства со взрослыми особями личинок этого типа называют неимагообразными (вторичными). Личинка всегда лишена фасеточных глаз, видимых зачатков крыльев и часто имеет не такой тип ротовых органов, как взрослые особи. Личинки живут в иных условиях среды, чем взрослые. Большинство органов личинок имеет временный, провизорный характер, выполняя функции чисто личиночной жизни. От этих органов у взрослого насекомого обычно не остается и следа:

- ✓ брюшные ноги (личинки бабочек и пилильщиков),

✓ ротовой аппарат, особенно в тех случаях, когда взрослая фаза имеет иной тип питания (бабочки, мухи, пчелы, осы и др.),

✓ шелкоотделительные, или паутинные железы (гусеницы бабочек, личинки некоторых ос, наездников, пилильщиков и пр.).

Основная черта биологии - способ превращения - важнейший критерий в классификации насекомых.

Метаморфоз сопровождается и внутренними изменениями. Важную роль при метаморфозе играют гормоны.

Переход в состояние имаго у насекомых с полным превращением требует коренной перестройки всей морфолого-физиологической и биологической организации насекомого. Эта перестройка происходит главным образом в фазе куколки и состоит из двух процессов — гистолиза и гистогенеза.

*Гистолиз* - уничтожение личиночных органов. Происходит распад внутренних органов, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец — гемоцитов. Они начинают функционировать как пожирающие клетки, т. е. фагоциты, повышенная активность которых приводит к разрушению и поглощению вещества тканей. При этом происходят и химические изменения в тканях, возникающие под воздействием ферментов гемоцитов. В основном гистолиз протекает на фазе куколки, но начинается он еще в конце жизни личинки последнего возраста. Гистолиз захватывает мышечную систему (предкуколка становится неподвижной), пищеварительную систему. Но не затрагивает нервной, половой систем и спинного сосуда.

*Гистогенез*. Источником для образования новых тканей и органов служат продукты гистолиза, т.е. недифференцированный исходный материал. Важную роль при гистогенезе играют имагинальные зачатки — группы гиподермальных клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы. Они закладываются еще в раннем личиночном состоянии. Некоторые из них явно увеличиваются с ростом личинки; например, зачатки крыльев имеют вид глубоких подкожных впячиваний — имагинальных дисков, которые после каждой линьки становятся крупнее, но остаются снаружи незаметными. При последней личиночной линьке эти диски вывертываются наружу образовавшаяся куколка уже оказывается снабженной имагинальными органами.

Внутренние жизненные процессы куколки не затормаживаются, а протекают с большой результативностью. Одним из показателей этой внутренней жизни куколки является ее дыхание.

Мозговой гормон через аксоны мозга переносятся к кардиальным телам, а последние передают его в кровь. Он стимулирует у личинок обмен веществ, а также переднегрудные железы, которые начинают выделять гормон линьки - экдизон,

необходимый для нормального развития личинки, способствующий развитию у нее гонад, дифференциации тканей и линьке. Прилежащие тела выделяют у личинки ювенильный гормон, который препятствует линьке во взрослую фазу и стимулирует рост и развитие личиночных органов. С ростом тела личинки роль ювенильного гормона постепенно затухает; происходит это потому, что рост тела личинки опережает рост прилежащих тел. Ослабление роли ювенильного гормона способствует ослаблению и прекращению деятельности переднегрудных желез, которые существуют лишь у личинок и куколок, а во взрослой фазе дегенерируют. Благодаря такой дегенерации прекращается поступление в кровь личиночного гормона, линьки прекращаются, насекомое вступает в фазу имаго.

## В

Первичные формы метаморфоза:

**Анаморфоз** характерен для одного из отрядов первичнобескрылых насекомых — протур, или бессяжковых (Protura). Их личинки внешне очень сходны со взрослыми, но имеют меньшее число брюшных сегментов; с развитием личинки происходит нарастание дополнительных сегментов на вершине брюшка, но полное их число достигается лишь во взрослой фазе.

**Протометаболия** характеризуется линькой во взрослом состоянии, некоторым сходством личинки со взрослой фазой, но отсутствием подразделения личиночного тела на грудь и брюшко. Установлен для одного из низших отрядов — щетинохвосток, подур и двуххвосток. В остаточном состоянии протометаболия сохранилась и у самых низших из крылатых насекомых — поденок.

**Гипоморфоз** - упрощенное неполное превращение и характерен для тех крылатых насекомых с неполным превращением, которые в процессе эволюции утратили крылья и являются вторично бескрылыми: вши, пухоеды, бескрылые представители саранчовых, кузнечиков, сверчков, тараканов, палочников, сеноедов, клопов и др. Вследствие отсутствия крыльев взрослые и личинки очень сходны и иногда даже трудно отличимы друг от друга. Отличия: меньшие размеры, меньшее число члеников в усиках, окраска тела, строению и сегментации церков и пр. Образ жизни у такой же, как и у взрослых насекомых.

**Гиперморфоз** – усложнение неполного превращения, характерен для алейродид, трипсов и самцов кокцид. Особенность - появление в конце фазы личинки покоящегося состояния, называемого иногда ложнокуколкой или даже куколкой. Но это покоящаяся старшая личинка с зачатками крыльев - нимфами. Вероятно может рассматриваться и как переходная к полному превращению модификация метаморфоза.

**Гиперметаморфоз** - усложнение полного превращения (избыточное полное превращение). Особенность - присутствие нескольких форм личинок, а иногда и куколок. Вылупившиеся из яйца личинки I возраста подвижны, а в последующих возрастах становятся малоподвижными, червеобразными. Столь резкие отличия между молодой и старшими личинками связаны с разным их образом жизни: первые после выхода из яйца активно бегают, ищут добычу, но, разыскав ее линяют, превращаясь в паразитических личинок, биологическая функция которых уже состоит в росте и питании.

Избыточное полное превращение характерно для жуков из семейства нарывников (Майковых), паразитических мух-жужжал, веерокрылых и в др. случаях.

### С

Сразу после вылупления личинка нередко лишена своей нормальной окраски, обычно бесцветная или беловатая и имеет мягкие покровы. У открыто живущих личинок окрашивание и затверждение покровов происходит очень быстро и личинка приобретает нормальный вид. Создаются стимулы питания. Рост и развитие сопровождается у них периодическими линьками — сбрасыванием кожной кутикулы; благодаря линькам происходит увеличение тела и наружные его изменения.

Число линек в течение развития личинки неодинаково у разных насекомых и изменяется от 3 (мухи) или 4-5 (многие прямокрылые, клопы, бабочки и др.) до 25 у поденок. Линьки разделяют между собою возраста личинок. В соответствии с числом линек находится и число личиночных возрастов. Увеличение массы тела с каждой последующей линькой иногда подчиняется простой геометрической прогрессии со знаменателем 2. Вес личинки при пяти возрастах увеличится в пятом возрасте в 16 раз по сравнению с первым возрастом. Гусеницы тутового шелкопряда за пять возрастов своего развития увеличиваются в весе в 10000 раз!

У насекомых с неполным превращением возраста личинок обычно хорошо различаются по ряду признаков — степени развития крыловых зачатков, числу члеников в усиках и пр. Например, личинка I возраста саранчи имеет 13-члениковые усики и лишена явственных крыловых зачатков, тогда как личинка V возраста имеет 23-26-члениковые усики и хорошо развитые крыловые зачатки. Следовательно, развитие личинок здесь сопровождается существенными внешними их изменениями.

Для определения возраста у личинок с полным превращением измеряют размеры твердых, не растягивающихся частей тела, например ширину головной капсулы.

Старшие возраста имагообразных личинок с хорошо выраженными зачатками крыльев нередко называют нимфами.

Особую модификацию составляют личинки поденок, стрекоз и веснянок; они также имагообразны, имеют фасеточные глаза и в старших возрастах зачатки крыльев,

но живут в воде и обладают провизорными (специально личиночными) органами — жабрами и др. - это наяды.

Виды неимагообразных личинок:

*Камподеовидные* (внешне сходны с *Camptodea* из отряда двухвосток - *Diplura*) - подвижные, обычно темноокрашенные личинки с плотными покровами и тремя парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой и часто со щетинками на заднем конце тела (жуки-жужелицы, плавунцы и др., сетчатокрылые, некоторые ручейники).

*Червеобразные* - малоподвижные, часто светлоокрашенные личинки, лишенные брюшных и грудных ног (двукрылые, многие перепончатокрылые - наездники, пчелы, осы, муравьи и др., долгоносики и некоторые другие жуки) или с тремя парами коротких грудных ног (многие жуки).

*Гусеницеобразные* - умеренно подвижные личинки с тремя парами коротких брюшных ног и 2-8 парами брюшных ног (личинки скорпионовых мух, гусеницы бабочек, ложногусеницы пилильщиков).

## Д

Закончив свой рост, личинка последнего возраста названных насекомых прекращает питание, становится неподвижной, линяет в последний раз и превращается в куколку. Иногда предкуколочное состояние покоя обозначается как особая стадия — предкуколка.

Характерная особенность куколки — неспособность питаться и, очень часто, пребывание в неподвижном состоянии. Живет за счет запасов, накопленных личинкой, фаза внешнего покоя. В фазе куколки происходят интенсивные процессы внутренней перестройки личиночной организации на имагинальную. Внешне куколка, хотя и не похожа на имаго, но уже имеет ряд признаков взрослой фазы — наружные зачатки крыльев, ноги, усики, фасеточные глаза и пр.

Кокконы делают многие гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, наездников и др.

**Открытые (свободные) куколки** — имеют свободные, лишь прижатые к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья). Выделяют две группы — с подвижными жвалами и с неподвижными или редуцированными жвалами. Первые являются примитивными, используют подвижные верхние челюсти для выхода из кокона и сами могут совершать движения; свойственны сетчатокрылым, скорпионовым мухам, ручейникам и зубатым молям. Куколки с неподвижными жвалами, не имеют возможности применить последние при выходе из кокона; сюда

относятся куколки большинства жуков и перепончатокрылых, блох, веерокрылых и многих двукрылых.

**Покрытые куколки** — имеют тесно прижатые и спаянные с телом имагинальные придатки вследствие того, что при последней линьке личинка выделяет секрет, который при затвердевании покрывает куколку твердой оболочкой. Свойственны большинству бабочек, и некоторым двукрылым, некоторым жукам (например, божьим коровкам) и хальцидам.

**Скрытые куколки** — покрыты затвердевшей несброшенной личиночной шкуркой, которая, следовательно, играет роль оболочки, или ложного кокона - пупарием. Внутри находится типичная открытая куколка; в связи с этим некоторые авторы считают этот тип всего лишь модификацией открытых куколок. Свойственны лишь высшим двукрылым.

Продолжительность развития куколки у разных насекомых неодинакова и может исчисляться в одних случаях 6-10 днями (у ряда мух), а в других — многими месяцами. К окончанию своего развития куколка обычно заметно темнеет и становится готовой к линьке во взрослую фазу. Тело и ноги куколки начинают совершать конвульсивные движения, благодаря чему куколочная шкурка прорывается на спинной стороне тела и в области ног; насекомое затем выходит наружу.

## Е

Спустя короткое время после выхода из куколки насекомое расправляет свои крылья, его покровы уплотняются и окрашиваются; возникает вполне сформировавшееся взрослое насекомое.

У низших насекомых линьки и рост во взрослой фазе составляют обычное явление; при этом одна или несколько линек наблюдается и в половозрелом состоянии, например у самок после яйцекладки. Это свойство линять во взрослой фазе является показателем примитивного состояния.

Биологическая функция взрослой фазы - в расселении и размножении.

Расселение взрослых насекомых совершается как путем активного, так и пассивного перелета.

Переход имаго в половозрелое состояние и половое созревание иногда сопровождается внешними изменениями — изменением окраски тела, увеличением у самки размеров брюшка вследствие сильного развития яичников, наполненных яйцами, а у оплодотворенных самок термитов и муравьев — сбрасыванием крыльев. Изменение окраски у пустынной саранчи: в неполовозрелом состоянии она розоватого цвета, в половозрелом — ярко желтая. У некоторых других саранчовых половозрелость сопровождается порозовением задних крыльев или появлением на них темного пятна. Для крестоцветных клопов также характерно изменение окраски в

течение жизни имаго; молодые имаго не имеют красного пигмента, который появляется лишь в конце лета или после зимовки, а с наступлением половозрелости сильно развивается черный пигмент.