

Лекция 20.

Тема: ОТРЯД ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ

1. . Общая характеристика отряда
2. Подотряд сидячебрюхие
3. Подотряд стебельчатые

1

Тело от очень маленького (примерно 0,5 мм) до умеренно крупного. Голова свободная, подвижно соединена с грудью, обычно с 3 маленькими глазками.

Ротовые органы всегда с развитыми верхними челюстями. Однако последние только в немногих случаях сохранили свою исходную грызущую функцию - у пилильщиков-хищников, муравьев и некоторых ос; в других случаях верхние челюсти служат для захватывания и удержания добычи, для прогрызания кокона при выходе имаго и пр., либо приобрели совершенно новую функцию - участие в разнообразных строительных работах.

В соответствии с особенностями питания и биологии взрослых отмечаются два типа ротового аппарата - грызущий и сосущий. Первый характерен для пилильщиков, разнообразных наездников, части ос и для муравьев, но далеко не всегда характеризует особенности питания; лишь хищный образ жизни, который, видимо, является исходным для перепончатокрылых, функционально соответствует морфологическим особенностям грызущих ротовых органов. Но многие пилильщики, наездники и другие обладатели грызущих ротовых частей питаются или способны питаться нектаром цветков, а наездники - также гемолимфой насекомого-хозяина, выступающей из ранки при яйцекладке. У многих высших форм питание нектаром стало основным, в связи с чем ротовой аппарат существенно изменился и усовершенствовался в выполнении этой функции. Прежде всего, задача приема пищи полностью перешла к нижней губе и тесно сближенным с ней нижним челюстям, т. е. к лабио-максиллярному комплексу; последний к тому же сильно удлинился и превратился в хоботок. Это изменение вызвало также редукцию внутренней лопасти нижних челюстей, челюстных щупалец и наружных лопастей (придаточных язычков) нижней губы; но внутренние лопасти последней образовали длинный язычок, а губные щупальца сильно удлинились за счет первых члеников. При приеме пищи наружные лопасти максилл плотно прилегают к язычку; образуется трубка - хоботок, через который с помощью мускулатуры глотки всасывается нектар.

Усики разнообразны, часто нитевидные или коленчатые, но могут быть и перистыми, четковидными и пр.

Грудь перепончатокрылых существенно отличается от других насекомых необычной специализацией. Переднегрудь небольшая, но ее спинка сзади часто образует два боковых выступа, которые вклинились между среднеспинкой и ее плеуритами; эти выступы переднеспинки либо достигают крышечек у основания передних крыльев, либо нет, что имеет значение в систематике.

Вошедший в состав груди I брюшной сегмент получил название проподеум, или промежуточный сегмент. Наиболее сильно в груди развита среднегрудь, так как связанные с нею передние крылья выполняют в полете основную нагрузку.

Крылья, если развиты, перепончатые, прозрачные, в числе 2 пар, но образуют функционально двукрылое состояние, так как задняя пара прочно сцеплена с передней и меньше ее. Крылья отличаются сильно измененным жилкованием в связи с развитием серии поперечных жилок и ячеек; те и другие имеют свои названия и в целом жилкование играет большую роль в диагностике и систематике отряда. У мелких форм жилкование может быть сильно редуцировано. Полет таких высших групп, как пчелиные и осы, весьма совершенен и сопровождается большим числом колебательных движений в секунду - в пределах 110-240. Полная бескрылость наблюдается нечасто и особенно характерна для касты рабочих среди муравьев.

Брюшко соединяется с грудью двумя способами: всем своим широким основанием или с помощью тонкого стебелька. В связи с этим различают сидячее брюшко, характерное для всего подотряда сидячебрюхих, и стебельчатое, свойственное подотряду стебельчатых. Стебелек представляет собою сужение II и иногда также III сегмента брюшка (I сегмент вошел в состав груди) и может быть очень длинным, как у ряда ос; у пчелиных и общественных ос стебелек очень короткий и в этих случаях брюшко часто называют не стебельчатым, а висячим. У муравьев стебелек отличается тем, что снабжен пластинкой или имеет 1-2 вздутия - узелка. Характерным придатком брюшка ♀ перепончатокрылых является яйцеклад у низших форм и жало у высших. Яйцеклад этот первичен, т. е. образован парными придатками VIII и IX стернитов брюшка, как у ортоптероидных насекомых. Он может быть коротким или длинным, у некоторых наездников даже превышает длину тела; у пилильщиков он несколько специализован - его нижние створки зазубрены и в целом он приспособлен для надпиливания растительных тканей и откладки в образовавшуюся ранку яиц. Жало вполне гомологично яйцекладу, но имеет уже новую функцию - поражение жертвы и защиту от врагов; в связи с этим его створки, кроме кроющей верхней пары, превратились в три острые иглы с замкнутым каналом между ними, служащим для выведения яда. Последний образуется в специальной железе и с помощью жала используется для парализации или умерщвления добычи, необходимой для выкармливания потомства. Пчелиный (и осиный) яд - сильно действующее биологически активное вещество и в последнее время его препараты используются в медицине при лечении ревматизма и сходных заболеваний. Смена функции яйцеклада и образование стебельчатого брюшка - показатели прогрессивной эволюции отряда, перехода ряда его представителей в высший этап, так как сопровождалась переходом от растительного образа жизни личинок к паразитизму, к выкармливанию потомства на заранее заготовленном корме из парализованных насекомых и пр. Именно переход к этим новым формам выкармливания личинок и потребовал более гибкого брюшка, вооруженного эффективным оружием нападения; это, в свою очередь, способствовало выработке у стебельчатых сложных инстинктов и забот о потомстве.

Слюнные железы медоносной пчелы выделяют, кроме слюны, также «молочко» - богатое белками и липидами вещество для выкармливания личинок и обладающее стимулирующим действием; в нем содержится феромон, постоянное его присутствие в корме личинки обеспечивает развитие из нее половозрелой ♀, т. е. матки. У пчелиных и муравьев зоб способен к сильному растяжению и служит для накопления запаса меда, при этом у некоторых особей муравьев он так сильно наполняется и растягивается, что их брюшко становится громадным и приобретает шаровидную форму; такие медоносные особи играют роль своего рода живых резервуаров и используют мед для подкармливания личинок, но, истратив его, превращаются в нормальных рабочих.

У высших стебельчатых, например, у пчелиных, число грудных ганглиев сокращается до 2, а брюшных - до 2-6. Надглоточный узел высших перепончатокрылых отличается сильным развитием грибовидных, или стебельчатых тел, которые являются главным ассоциативным центром, т. е. играют важную роль в осуществлении условных рефлексов.

Ноги интересны тем, что у сидячебрюхих и части стебельчатых вертлуги кажутся двухчлениковыми и долгое время считались таковыми; в действительности же их второй членик, или вертлужок, является придатком бедра. Передняя пара ног снабжена приспособлением для чистки усиков - глубокой вырезкой на первом членике лапки, ограничиваемой подвижной шпорой; усики при очистке протягиваются через эту вырезку. Задние ноги у пчелиных специализованы, приспособлены для собирания и переноса цветочной пыльцы в гнездо.

Яйца обычно овальные, иногда со стебельком, обычно откладываются на пищевой субстрат - в ткани растения, на жертву или внутрь ее. Личинки двух основных типов: у бесстебельчатых, или сидячебрюхих, они в большинстве гусеницеобразны, имеют 3 пары грудных и 6-8 брюшных ног, хорошо выраженную округлую голову и называются ложногусеницами; у стебельчатых они лишены ног, имеют маленькую голову и обычно червеобразны. Однако некоторые паразитические виды в I возрасте имеют необычных по строению личинок: они либо снабжены сильными щетинками, зубцами или другими придатками, облегчающими им передвижение, либо имеют необычную форму, например сильно вздутую головогрудь и пр. Такие личинки после нахождения жертвы и прикрепления к ней линяют и превращаются в обычных безногих червеобразных личинок. Следовательно, в данном случае у одного и того же паразитического вида имеются два типа личинок; очевидно это случаи гиперметаморфоза. Взрослая личинка перед окукливанием часто делает шелковистый или более твердый кокон, но многие не имеют его. Куколка обычно свободная, перед выходом из кокона производит на его верхнем конце с помощью жвал кольцевой надрез. Взрослые особи у общественных видов характеризуются полиморфизмом.

По образу жизни и типам приспособления к среде перепончатокрылые достигают большого разнообразия, представляют большой интерес и имеют громадное значение в природе и для человека. Среди них есть типичные фитофаги - потребители в фазе личинки тканей листьев, плодов и скелетных частей растений (пилильщики и

рогохвосты); есть также галлообразователи (орехотворки). Огромное число форм использует для питания нектар и цветочную пыльцу, причем у пчелиных этими продуктами выкармливается и потомство; в связи с этим способом питания перепончатокрылые приобрели в природе выдающуюся роль как опылители высших цветковых растений и способствовали прогрессивной эволюции последних. Большое число форм - паразиты различных фа з других насекомых: личинок, куколок, яиц; это наездники, хальцидовые, проктотрупоиды и др., приносящие пользу истреблением вредителей. Многие стебельчатые, именно разнообразные осы - изошренные хищники-охотники за насекомыми и другими членистоногими, которых они различными способами используют для выкармливания своих личинок. Наконец, многие стебельчатые, как ряд видов пчел, ос и муравьев, ведут общественный образ жизни и устраивают большие гнезда. Сложные взаимоотношения в природе, особенно при питании и размножении, породили возникновение своеобразных инстинктов, забот о потомстве и разных форм сложного поведения. В целом перепончатокрылые совместно с двукрылыми являются высшим этапом развития класса насекомых, его эволюционным венцом; несколько уступая двукрылым в морфологическом совершенстве, в быстроте индивидуального развития и в широте использования разнообразных природных ресурсов, перепончатокрылые превосходят их высоко развитой психической жизнью. Для человека перепончатокрылые имеют очень большое значение. Прежде всего, исключительно велика их роль как опылителей культурных растений, без чего продукция семян и плодов была бы во многих случаях невозможной или резко сниженной. Существенна роль медоносных пчел как производителей меда и воска. Большое значение в истреблении вредных насекомых имеют многие паразитические формы; из них некоторые используются для биологической борьбы с вредителями, но предстоит еще немало сделать, чтобы найти методы более широкого и эффективного использования паразитических видов в защите растений. Есть среди перепончатокрылых и вредные формы, повреждающие растения - такие, как пилильщики и отчасти рогохвосты и орехотворки; иногда на полях и в домах вредят муравьи.

Отряд подразделяется на 2 подотряда - сидячебрюхих и стебельчатых.

2

Подотряд сидячебрюхие (бесстебельчатые) отличается сидячим брюшком, личинки с хорошо развитой головой и нередко с брюшными ногами, почти исключительно растительноядные.

Над-во пилильщики - яйцеклад не выдается, пильчато зазубрен.

Сем-во настоящие пилильщики. Яйца откладываются одиночно или цепочкой в пропил, сделанный яйцекладом в ткани листа или другого органа растений. Личинки с хорошо развитыми грудными и 6-8 парами брюшных ног - ложногусеницы. Например, смородину и крыжовник повреждают желтый крыжовниковый пилильщик и ряд других видов; в лесном хозяйстве сильно вредят сосновый и другие пилильщики.

С-во стеблевые пилильщики; личинки живут в стеблях и ветках, лишены брюшных ног и имеют грудные в зачаточном состоянии. Сильно вредит хлебный пилильщик; его личинка вызывает полегание и снижение урожая хлебов.

Надс-во рогохвосты - конец брюшка рогохвостов снабжен твердым отростком; личинки живут в древесине, лишены брюшных ног и с острым шипом на заднем конце тела, делают широкие ходы и причиняют технический вред древесине. Широко распространен большой хвойный рогохвост; его личинки заселяют стволы ослабленных деревьев.

3

Подотряд стебельчатые - отличаются стебельчатым брюшком, личинки безногие, с маленькой головой, белые. Сюда относится свыше 10 надсемейств, среди них 3 надсемейства паразитических форм наездников, хальцидовых и проктотрупоид, а также муравьи, осы и пчелиные.

Надс-во наездники - члениковые усики не коленчатые, не менее, чем из 16 члеников, передние крылья с глазком и замкнутыми ячейками, брюшко нередко с длинным яйцекладом. Громадное число видов, паразитирующих на различных насекомых и пауках.

С-во настоящие наездники включает довольно крупных, хорошо заметных представителей. Паразиты многих чешуекрылых, перепончатокрылых, в меньшей степени жесткокрылых, двукрылых и других насекомых, а также пауков; например, наездники из рода рисса паразитируют в личинках рогохвостов, усачей и других насекомых, живущих в древесине.

С-во брахониды отличается обычно меньшими размерами. Большое число видов, многие-паразиты гусениц бабочек; например, апантелес откладывает до 30-60 яиц в гусениц капустной и других белянок.

Надс-во хальцидовые - мелкие, часто металлически окрашенные насекомые, крылья с упрощенным жилкованием, лишены замкнутых ячеек, без глазка (птеростигмы), усики коленчатые, не более чем из 15 члеников, с удлинённым основным члеником и с 1-3 колечками перед жгутиком, яйцеклад ♀ выходит из-под вершины брюшка. Известно более 8 тыс. видов, но в действительности их значительно больше. Преимущественно внутренние или наружные паразиты различных мелких насекомых, включая кокцид, тлей, двукрылых и пр., некоторые являются яйцеедами, т.е. паразитами яиц, например трихограмма, используемая в борьбе с яблонной плодовой жоркой и другими вредителями. Известный паразит афелинус был интродуцирован в СССР и другие европейские страны из США для борьбы с кровяной тлей; некоторые другие виды используются в биологической борьбе с кокцидами. Некоторым (род *Ageliaspis* и др.) свойственна полиэмбриония, в результате которой из одного отложенного яйца в теле хозяина возникает множество зародышей и затем личинок паразита. Немногие хальцидовые стали фитофагами, например, люцерновая и клеверная толстоножки, личинки которых живут в семенах этих бобовых и снижают их семенную продукцию; в косточках абрикоса, сливы, вишни, миндаля и др. живут и вредят личинки миндального семяеда, в семенах желтой акации - акациевый семяед.

Надс-во проктотрупоиды - переднеспинка по бокам достигает основания передних крыльев, яйцеклад отходит от вершины брюшка. Большая и мало изученная группа мелких и мельчайших паразитов; многие являются паразитами яиц, например, яйцееды-теленомусы и асолюкусы заражают яйца клопов-черепашек, поэтому их используют в борьбе с ними.

Надс-во орехотворки - усики не коленчатые, содержат не более 16 члеников, передние крылья без птеростигмы, но с замкнутыми ячейками. Мелкие невзрачные формы, в большинстве паразиты растений - галлообразователи, некоторые - паразиты насекомых, немногие виды являются инквилинами, или нахлебниками. Развитие ряда видов сопровождается сменой партеногенетического и обоеполого поколений. Яйца галлообразователей откладываются в различные части растений в листья, почки и пр.; вылупившиеся личинки выделяют ростовые вещества - ауксины и стимулируют местную пролиферацию, т. е. разрастание ткани. В результате образуется галл - местное тканевое новообразование растения, служащее местообитанием личинки. Галлы разнообразны по форме и специфичны, поэтому по ним могут определяться виды орехотворок. Некоторые из галлов на дубе богаты таннином и прежде использовались для производства чернил. Вредоносное значение галлообразователей обычно ничтожно вследствие чисто местной реакции растения; но в условиях парковых и декоративных насаждений галлы ухудшают декоративность насаждений.

Надс-во муравьи - усики коленчатые, обычно 12-13-члениковые, брюшной стебелек с пластинкой, называемой чешуйкой, или 1-2 узелками. Общественные полиморфные насекомые; разделяются на касты бескрылых рабочих и крылатых ♂ и ♀, иногда есть также крупноголовые рабочие - солдаты. Известно свыше 5 тыс. видов, распространенных повсеместно. Строят гнезда-муравейники в земле, в трухлявой древесине и пр. Используют для питания различных животных и растительные остатки, широко распространено питание сладкими выделениями тлей, некоторые являются хищниками и истребляют насекомых, другие растительноядны и могут вредить всходам растений или собирать высеянные семена. Муравьи участвуют и в почвообразовательном процессе. Широко распространен в лесах рыжий муравей, делающий конусовидные муравейники; он и его родичи истребляют вредителей леса, и поэтому делаются попытки использования этих муравьев для борьбы с вредными насекомыми. Другие хищные муравьи издавна использовались в мандариновых садах Южного Китая для борьбы с вредными гусеницами и другими насекомыми. В недавнее время в Южную Европу был завезен из Южной Америки серьезный вредитель - аргентинский муравей, уничтожающий в домах сладости и различные продукты; сходным образом, но в значительно меньшей степени вредят в сельских местах у нас некоторые местные виды.

Надс-во оособразные - боковые стороны переднеспинки сзади достигают крыловых крышечек, тело обычно голое, реже в волосках. Обширная и разнообразная группа, подразделяется на ряд семейств.

С-во сколии - насекомые обычно крупных размеров, тело и ноги в косматых волосках; биологически тесно связаны с личинками пластинчатоусых жуков. ♀

отыскивает в земле личинку, с помощью жала парализует ее, но не убивает, а откладывает на нее яйцо; вылупившаяся личинка осы постепенно съедает свою жертву. Полезны как истребители личинок хрущей и других пластинчатоусых, поэтому делаются попытки их применения, а местами и применяют в борьбе с названными вредителями.

С-во складчатокрылые (веспондные) осы отличается продольно складывающимися передними крыльями, тело голое или в негустых волосках. Делятся на общественных и одиночных ос, которые заготавливают провизию из убитых насекомых и ими выкармливают личинок. Крупная оса - шершень и ее родичи делают бумажные гнезда и часто выкармливают личинок домашними пчелами, чем причиняют вред пчеловодству. Этот же и другие виды могут обгладывать зрелые плоды, особенно виноград, чем также вредят. Своеобразны распространенные на юге и в тропиках цветочные осы, которые, подобно пчелам, имеют хоботок и выкармливают свое потомство медом и пыльцой.

Надс-во роющие (сфекоидные) осы - хорошо отличаются кольчатой переднеспинкой, которая сзади по бокам не достигает крыловых крышечек. Известно до 10 тыс. видов, все они относятся к числу одиночных ос, являются охотниками, выкармливающими свое потомство парализованными или убитыми насекомыми и пауками. Гнездо делается обычно в виде норки в земле, куда и приносится добыча. Большинство видов и родов специализовано на розыске определенных видов добычи; осы аммофилы парализуют обычно гусениц совок и пядениц, сфексы - саранчовых и кузнечиков, пчелиный волк - пчел.

Розыск, парализация или умерщвление жертвы и все последующие действия сфекоидных ос сопровождаются сложным поведением и в целом представляют собой разнообразные формы материнского инстинкта и заботы о потомстве.

Надс-во пчелиные - переднеспинка кольчатая, как у роющих ос, но тело в волосках, первый членик задней лапки сильно увеличен и превращен в пятку - аппарат для собирания цветочной пыльцы; потомство выкармливается медом и пыльцой. Громадная группа наиболее высоко организованных перепончатокрылых, у которых низшие формы питания (хищничество, паразитизм и фитофагия) заменены питанием пыльцой и нектаром, т. е. антофилией. У пчел она достигла наивысшей ступени развития в результате сопряженной эволюции этих насекомых и высших цветковых растений; пчелиные получили богатый источник пищи, а растения - возможность более экономного перекрестного опыления без затраты огромного количества пыльцы. Аромат и окраска цветков являются выработанными в процессе эволюции растений специальными сигналами для привлечения пчелиных. Известно свыше 12 тыс. видов, в том числе из СССР не менее 1,5 тыс. Биологически подразделяются на 3 группы - одиночных, общественных пчел и пчел-кукушек. Многочисленные одиночные пчелы состоят только из ♂ и ♀, каждая ♀ сама строит гнездо и собирает провизию для выкармливания личинок; наиболее обильны видами роды *Andrena* и *Halictus*, играющие существенную роль в опылении многих видов растений. Общественные пчелы уже полиморфны, помимо ♂ и ♀ имеют многочисленных рабочих - неполовозрелых ♀, выполняющих всю работу по строительству гнезда и заготовке провизии для выкармливания потомства и кормления

продуцирующей яйца самки, или матки. Представитель - медоносная пчела издавна культивируется человеком для получения меда и воска, громадна ее роль и в опылении растений.

Шмели (семейство Bombidae) - также общественные пчелы, но в отличие от медоносной пчелы их община (семья) существует только один сезон. Пчелы-кукушки являются паразитами, не строят своих гнезд, а откладывают яйца в гнезда других пчел; утрата способности самостоятельно строить гнезда и выкармливать потомство представляет собою несомненно позднейшее, т. е. вторичное биологическое свойство, и сопряжена с редукцией собирательного аппарата на задних ногах. Пример - представители рода *Psithyrus*, внешне сходны со шмелями, паразитами которых и являются.