

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Е. В. Стрелкова, С. Н. Козлов

ВРЕДИТЕЛИ И БОЛЕЗНИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

ВРЕДИТЕЛИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
по образованию в области сельского хозяйства в качестве
учебно-методического пособия для студентов учреждений
высшего образования, обучающихся по специальности
1-74 02 04 Плодоовощеводство*

Горки
БГСХА
2017

УДК 632(075.8)

ББК 44.7я73

С84

*Рекомендовано методической комиссией
агроэкологического факультета 23.03.2016 (протокол № 7)
и Научно-методическим советом БГСХА 31.03.2016 (протокол № 7)*

Авторы:

кандидаты сельскохозяйственных наук, доценты

Е. В. Стрелкова, С. Н. Козлов

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Т. П. Брукиш*;

кандидат сельскохозяйственных наук *С. И. Ярчаковская*

Стрелкова, Е. В.

С84 Вредители и болезни сельскохозяйственных культур. Вредители сельскохозяйственных культур : учебно-методическое пособие / Е. В. Стрелкова, С. Н. Козлов. – Горки : БГСХА, 2017. – 308 с.

ISBN 978-985-467-695-1.

Рассмотрены вопросы морфологии (внешнее строение), анатомии (внутреннее строение) и физиологии (процессы, протекающие в организме) насекомых, клещей, слизней, нематод и грызунов. Приведены особенности биологии вредителей, их поведения, размножения и жизненного цикла. Представлена классификация рассматриваемых вредных объектов. Описаны влияние абиотических факторов на насекомых, их биологические ритмы, экология популяций, включая динамику численности, роль насекомых в экосистемах.

Для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по специальности 1-74 02 04 Плодоовощеводство.

УДК 632(075.8)

ББК 44.7я73

ISBN 978-985-467-695-1

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2017

ВВЕДЕНИЕ

Сельскохозяйственные культуры повреждают такие представители животного мира, как насекомые, клещи, нематоды, слизни и грызуны. Повреждая возделываемые человеком растения, вредители не только снижают урожайность, но и нередко очень серьезно ухудшают качество продукции. При этом потери от вредителей могут достигать 5–50 %, а в благоприятные для их роста и развития годы урожай культуры может быть потерян полностью. Мировые потери от деятельности насекомых, клещей, слизней и других вредителей составляют четвертую часть от ущерба, наносимого всеми вредными организмами. И за последние десятилетия они увеличились более чем в два раза, даже несмотря на увеличение более чем в десять раз объема защитных мероприятий.

Среди вредителей растений по количеству видов насекомые составляют подавляющее большинство. Класс насекомых необычайно многообразен и по числу входящих в него видов превышает общее количество видов остальных животных. В настоящее время установлено около 1,5 млн. видов насекомых, но в действительности их численность может достигать 2 млн. Изучением насекомых занимается **энтомология** (от греч. *entomon* – насекомое, *logos* – наука). Насекомые представляют собой отдельный класс (Insecta) типа членистоногих животных (Arthropoda). Насекомым присущи такие признаки, как присутствие одной пары усиков, ведение наземного образа жизни и, как приспособление к нему, трахейная дыхательная система. По этим признакам насекомых выделяют в отдельный подтип трахейнодышащих (Tracheata). Нередко насекомых также относят к подтипу челюстных, или мандибулярных (Mandibulata), для которого характерно не только наличие усиков, но и превращение трех следующих за усиками пар ротовых конечностей в ротовые органы, из которых особенно сильно развиты верхние челюсти, или мандибулы.

В соответствии с практическим значением для человека насекомых можно условно разделить на полезных и вредных. К числу полезных можно отнести энтомофагов: насекомых, снижающих численность и вредоносность фитофагов; обитателей почвы и лесной подстилки, участвующих в процессе почвообразования; опылителей растений, поставщиков ценных продуктов питания (мед) и сырья для промышленности (воск, шелк и т. д.).

Что касается энтомофагов (хищники и паразиты), то они имеют очень важное значение в истреблении вредных насекомых. Многие из них используются в биологической защите растений. Большая группа насекомых участвует в почвообразовании. Вместе с клещами и кольчатыми червями они разрушают опад и растительную подстилку, разрыхляют почву своими ходами, способствуют лучшей ее вентиляции и обогащению перегноем. Уничтожение трупов и экскрементов животных, осуществляемое представителями другого фаунистического комплекса видов насекомых, имеет большое санитарное значение. Так, из-за отсутствия насекомых, разлагающих навоз, начали погибать пастбища в Австралии, и лишь завоз и акклиматизация жуков-навозников позволили поправить положение. Насекомые опыляют до 80 % растений. Нередко из-за недостатка опылителей заметно снижается урожай плодов и семян таких ценных культур, как яблоня, груша, гречиха, подсолнечник, клевер, люцерна. От насекомых человек получает мед, воск, маточное молочко, прополис (медоносные пчелы), шелк и чесучу (тутовый, дубовый шелкопряды), шеллак (лаковый червец), красящее вещество кармин (кошенилевый червец).

К вредным относят растительноядных насекомых, которые наносят существенный вред растениям, разрушителей древесины, кровососущих насекомых, которые могут переносить опасные заболевания человека и домашних животных и др. Так, имеется немало видов, питание которых связано с человеком и позвоночными животными. Многие кровососы не только беспокоят людей своими укусами, но и переносят возбудителей опасных болезней. Так, вши передают сыпной и возвратный тиф, блохи – чуму, малярийный комар – малярию, муха цеце – сонную болезнь и т. д. Сельскохозяйственные животные страдают от оводов и слепней.

В связи с таким многообразным значением насекомых энтомология в XVIII в. выделилась из зоологии в отдельную отрасль знаний. При этом различия в сферах приложения накопленных знаний привели к выделению ряда самостоятельных научных дисциплин – общую, сельскохозяйственную, лесную, медицинскую, ветеринарную энтомологию, пчеловодство и шелководство.

Общая энтомология – теоретическая дисциплина, служащая научным фундаментом для перечисленных выше прикладных дисциплин. В свою очередь, общая энтомология подразделяется:

- на морфологию, изучающую наружное строение насекомых;
- анатомию и физиологию, рассматривающих внутреннее строение и обмен веществ в организме;

- биологию, дающую представление о размножении и цикле развития насекомых;
- экологию, изучающую связь насекомых с внешней средой;
- систематику, определяющую место насекомых в животном мире и их классификацию.

Сельскохозяйственная энтомология – агрономическая дисциплина, изучающая насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам, реакцию растений на повреждения и меры борьбы с вредителями.

Основная производственная задача сельскохозяйственной энтомологии – повышение урожая и качества сельскохозяйственных культур за счет устранения потерь урожая от деятельности вредителей.

Предметом исследования сельскохозяйственной энтомологии являются:

- насекомые, способные нанести вред (снижение урожайности и ухудшение качества сельскохозяйственной продукции);
- повреждаемые растения и то, как они реагируют на повреждения;
- условия внешней среды, влияющие на размер ущерба от насекомых.

Таким образом, характер повреждения растений зависит не только от прожорливости вредителя, но и от ответной реакции культуры на повреждение, которое обусловлено сортовыми особенностями, уровнем агротехники, уровнем питания и другими факторами. Поэтому в решении своей основной задачи энтомология тесно связана с другими дисциплинами: растениеводством, овощеводством, земледелием, химической защитой растений и т. д.

1. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НАСЕКОМЫЕ – *INSECTA*

1.1. Морфология насекомых

Класс насекомых является самым крупным из всех классов животного мира по количеству входящих в него видов. Высокая плодовитость, короткий период развития одного поколения, возможность активного расселения на значительные расстояния с помощью крыльев обеспечили насекомым исключительное богатство видов.

Тело насекомых состоит из сегментов, обычно достаточно четко объединенных в три отдела – голову, грудь и брюшко (рис. 1).

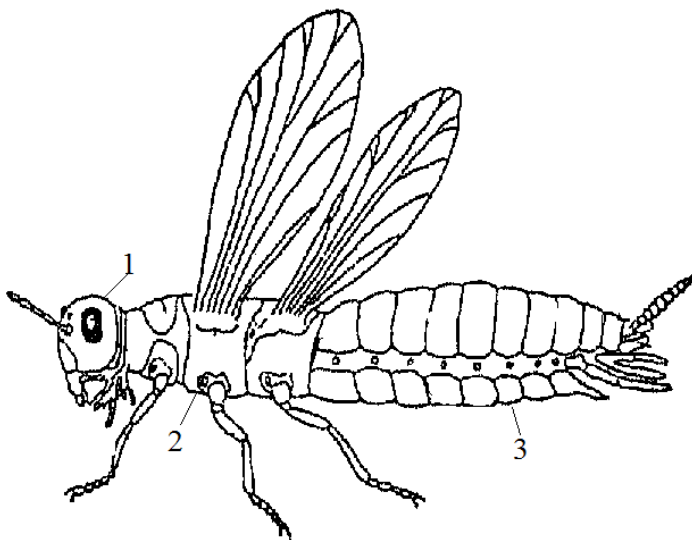


Рис. 1. Тело насекомого: 1 – голова; 2 – грудь; 3 – брюшко

Голова и ее придатки.

Строение головы. Голова (caput) представляет собой сильно уплотненную черепную коробку, образованную из слившихся пяти, а по мнению некоторых морфологов, даже шести – восьми сегментов. Она несет пару сложных глаз и часто до трех простых глаз, или глазков, а также подвижные придатки – усики и ротовые органы.

Поверхность головы состоит из отдельных участков, иногда обособленных между собой швами (рис. 2). Различают лоб (frons) между глазами, который кверху переходит в темя (vertex) и далее назад – в затылок (occiput); к низу ото лба расположен наличник (clypeus), граничащий внизу с верхней губой (labrum); сбоку под глазами находятся щеки (genae), к ним снизу примыкают верхние челюсти (mandibulae).

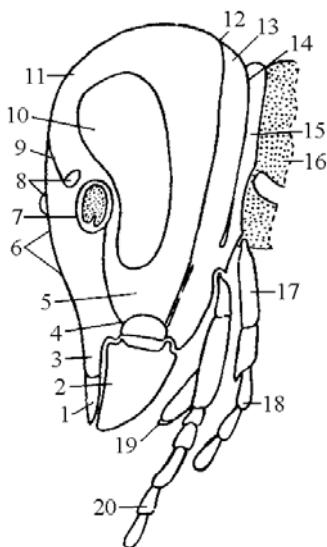


Рис. 2. Голова насекомого:
 1 – верхняя губа; 2 – верхняя челюсть; 3 – наличник; 4 – лобно-наличниковый шов; 5 – щеки; 6 – лоб; 7 – усиковая ямка; 8 – глазок; 9 – теменной шов; 10 – сложный глаз; 11 – темя; 12 – затылочный шов; 13 – затылок; 14 – заднезатылочный шов; 15 – заднезатылок; 16 – шейная мембрана; 17 – нижняя губа; 18 – нижнегубной щупик; 19 – нижняя челюсть; 20 – нижнечелюстной щупик

Форма головы насекомых разнообразна: округлая (мухи), сжатая с боков (саранча, кузнечик), вытянутая в виде головотрубки (долгоносики). Различны и типы постановки головы: прогнатический, гипогнатический и опистогнатический. При прогнатическом типе головы, характерном для хищных насекомых (жужелицы, стафилины), ротовые части направлены вперед и ось головы совпадает с осью тела; при гипогнатическом, характерном для растительноядных (саранчовые, многие виды клопов, жуков), – под прямым углом вниз; при опистогнатическом (цикадовые, медяницы, трипсы) – ротовые части направлены под острым углом вниз и назад и приближаются к передним ногам (рис. 3).

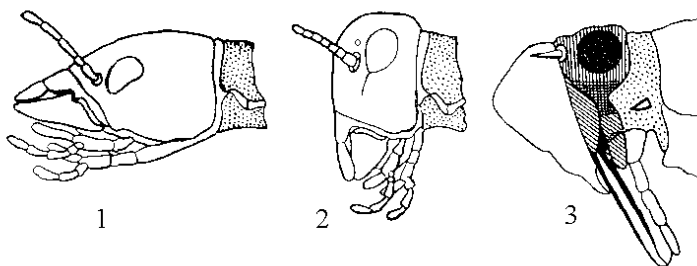


Рис. 3. Типы постановки головы:
1 – гипогнатический; 2 – прогнатический; 3 – опистогнатический

Глаза. Органы зрения представлены сложными и простыми глазами – дорсальными и латеральными. Сложные, или фасеточные, глаза (oculi) в числе одной пары расположены по бокам головы и состоят из множества (до нескольких сотен и даже тысяч) зрительных единиц – омматидиев, или фасеток. В связи с этим у некоторых насекомых (стрекозы, самцы мух и пчел) глаза настолько велики, что занимают большую часть головы. Сложные глаза имеются у большинства взрослых насекомых и у личинок с неполным превращением из подкласса, за исключением некоторых групп паразитических, пещерных видов и обитателей муравейников, у которых они вторично исчезли. Из представителей подкласса первичнобескрылых сложные глаза имеются лишь у щетинохвосток.

Простые дорсальные глаза, или глазки (ocelli), обычно в числе трех расположены в виде треугольника на лбу и темени между сложными глазами. Иногда средний глазок исчезает и остаются только два боковых, реже наблюдается исчезновение парных при сохранении среднего глазка. Как правило, глазки встречаются у взрослых, хорошо летающих насекомых, однако они отсутствуют у многих чешуекрылых и двукрылых и обнаружены у личинок стрекоз-поденок.

Простые латеральные глаза, или стеммы (stemmata), образуют две парные группы, располагающиеся по бокам головы. Число глазков варьируется от 6 до 30. Присущи главным образом личинкам насекомых с полным превращением, реже встречаются у взрослых насекомых, лишенных фасеточных глаз (отряд подур, веерокрылых, блох и др.).

Усики. Усики, или антенны (*antennae*), представлены одной парой членистых образований, расположенных по бокам лба между или впереди глаз в усиковых ямках. Они служат органами осязания и обоняния. Усик состоит из утолщенного основного членика (*scapus*), ножки (*pedicellus*) и жгутика (*flagellum*).

Строение усиков разнообразно у отдельных видов и групп (рис. 4), и этот признак используется при определении (диагностике) насекомых. Так, щетинковидные усики с многочисленными члениками, постепенно утончающимися к вершине, характерны для представителей отряда таракановых, подотряда длинноусых у прямокрылых и т. д. (кузнечики, медведки, тараканы); булавовидные с несколькими утолщенными или расширенными к вершине члениками, образующими булаву, – для представителей группы семейств дневных, или булавоусых, чешуекрылых (бабочки-белянки, крапивница); пластинчато-булавовидные с булавой из вытянутых в одну сторону пластинок – для майских и других хрущей; нитевидные – все членики по длине усика в основном одинаковой толщины (саранчовые, бабочки пяденицы и огневки); четковидные – членики короткие и широкие, основание каждого из них сужено (жуки-чернотелки); пиловидные – верхний угол каждого членика усика с одной стороны несколько оттянут (некоторые шелкокуны и златки); гребневидные, или гребенчатые, – каждый членик усика с одной стороны имеет сравнительно длинный отросток (некоторые шелкокуны); перистые – каждый членик усика имеет двусторонние выросты, и усик напоминает перо птицы (бабочки-шелкопряды); головчатые – вершина усика значительно утолщена и резко отделена от остальных члеников усика (жук-мертвоед); коленчатые – первый членик усика значительно длиннее остальных, составляющих жгутик, и направлен под углом к ним (коленчато-булавовидный у долгоносиков и коленчато-гребневидный у жука-оленья); веретеновидные – постепенно утолщены посередине (бабочки-пестрянки); щетинконосные – три коротких и широких членика различной формы, последний со щетинкой (домашняя муха); неправильные – членики усиков не сходны между собой по форме и величине, часто асимметричны (некоторые мягкотелки). Часто строение усиков бывает разным у самцов и самок одного вида.

Число члеников усиков также варьируется в зависимости от вида или возраста личинок насекомых с неполным превращением. Так, у представителей различных подотрядов отряда равнокрылых они колеблются от 3 члеников у цикадовых до 11 у некоторых кокцид. Усики

взрослых саранчовых состоят из 33 члеников, а у личинок количество члеников колеблется от 13 у 1-го возраста до 23–26 – у 5-го возраста.

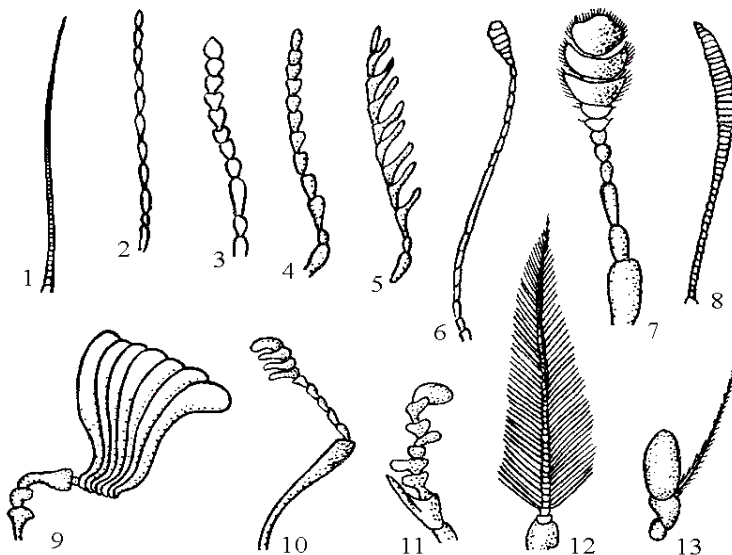


Рис. 4. Типы усиков: 1 – щетинковидный у таракана; 2 – нитевидный у саранчовых; 3 – четковидный у жука майского хруща; 4 – пиловидный у жуков-златок; 5 – гребневидный у жуков-щелкунов; 6 – булавовидный у дневных чешуекрылых; 7 – головчатый у жуков-мертвоедов; 8 – веретеновидный у чешуекрылых пестрянок; 9 – пластинчато-булавовидный у жуков-хрущей; 10 – гребенчато-коленчатый у жуков-рогачей; 11 – неправильный у жуков-вертячек; 12 – перистый у бабочек-шелкопрядов; 13 – щетинконосный у круглешовных двукрылых

Ротовые органы. Ротовые органы претерпели значительные изменения от грызущего типа при питании твердой пищей до различных модификаций сосущего типа при приеме жидкой пищи (нектар, сок растений, кровь и пр.). Различают грызуще-лижущие, колюще-сосущие, сосущие и лижущие типы ротовых органов.

Грызущие ротовые органы (рис. 5) состоят из парных нерасчлененных верхних челюстей (mandibulae), парных расчлененных нижних челюстей (maxillae) и непарной расчлененной нижней губы (labium).

Сверху ротовые органы прикрыты верхней губой (labrum), представляющей собой складку кожи.

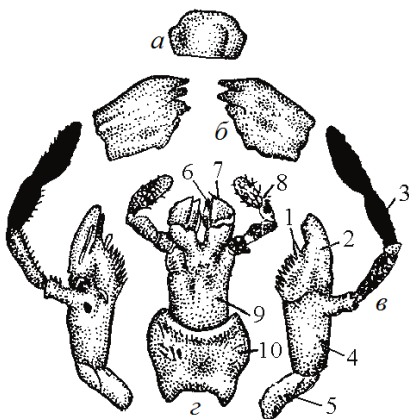


Рис. 5. Грызущие ротовые органы черного таракана: *а* – верхняя губа; *б* – верхние челюсти; *в* – нижние челюсти; *з* – нижняя губа; 1 – внутренняя жевательная лопасть; 2 – наружная жевательная лопасть; 3 – челюстной щупик; 4 – стволик; 5 – основной членик; 6 – язычок; 7 – придаточный язычок; 8 – губной щупик; 9 – подбородок; 10 – подподбородок

Верхняя челюсть состоит из основного членика (cardo), стволика (stipes), пары жевательных лопастей – наружной (galea) и внутренней (lacinia). Стволик несет челюстной щупик (palpus maxillaris), состоящий из одного – семи члеников.

Нижняя губа слилась по срединной линии у основания и подразделяется на подподбородок (submentum), подбородок (mentum), две пары язычков, гомологичных жевательным лопастям нижних челюстей, – внутренних (glossae) и наружных (paraglossae). От подбородка отходят также нижнегубные щупики (palpi labiales).

Верхняя губа, обе пары челюстей и нижняя губа расположены вокруг рта и замыкают предротовую полость. В эту полость вдается языкообразный мясистый орган – подглоточник (hypopharynx). Он расположен под глоткой и делит предротовую полость на два отдела – передний и задний. В передний отдел открывается ротовое отверстие, т. е. начало пищеварительного тракта, в задний впадает проток слюнных желез.

Ротовые органы грызущего типа распространены наиболее широко и встречаются у представителей надотрядов ортоптероидных, колептероидных, нейрптероидных, у части перепончатокрылых насекомых и др.

Грызуще-лижущие ротовые органы претерпели значительные изменения в связи с высасыванием или слизыванием нектара с цветков

растений (пчелиные, некоторые осы). Нижние челюсти и нижняя губа превратились в хоботок, и их отдельные части – стволник, наружная жевательная лопасть нижних челюстей, подбородок, щупики и слившийся в одно целое язычок нижней губы – сильно удлиннились (рис. 6). Одновременно редуцировались нижнечелюстные щупики и наружные язычки. Вместе с тем здесь еще сохраняются общие черты ротовых частей основного грызущего типа – расширенные верхние челюсти и деление на членики нижних челюстей и нижней губы.

Колюще-сосущие ротовые органы характерны для насекомых, питающихся клеточным соком растений (полужесткокрылые, равнокрылые) и кровью животных (вши, блохи, некоторые двукрылые) с проколом субстрата (рис. 7).

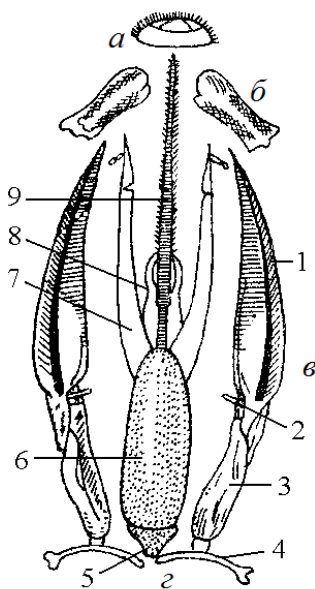


Рис. 6. Грызуще-лизущие ротовые органы шмеля: *а* – верхняя губа; *б* – верхние челюсти; *в* – нижние челюсти; *г* – нижняя губа; 1 – наружная жевательная лопасть; 2 – щупик; 3 – стволник; 4 – основной членик; 5 – подподбородок; 6 – подбородок; 7 – губной щупик; 8 – наружный язычок; 9 – внутренний язычок

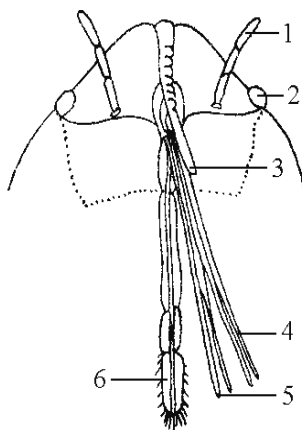


Рис. 7. Голова клопа черепашки с колюще-сосущими ротовыми органами: 1 – усик; 2 – глаз; 3 – верхняя губа; 4 – верхние челюсти; 5 – нижние челюсти; 6 – нижняя губа

Так, у клопа черепашки верхние и нижние челюсти представлены тонкими и длинными колющими щетинками, заключенными в длинный членистый хоботок, образованный нижней губой.

При питании хоботок упирается в субстрат, коленообразно изгибается назад и первая пара колющих щетинок (верхние челюсти) прокалывает покровы и проникает в ткань растения. Вторая пара щетинок (нижние челюсти) на внутренней стороне имеет по два продольных желобка. При плотном соприкосновении обеих щетинок образуется два внутренних канала.

По одному из них в ткань растения нагнетается слюна, по другому – всасывается пища.

Сосущие ротовые органы свойственны чешуекрылым, которые питаются жидкой пищей без прокола субстрата. Верхние челюсти у них отсутствуют, нижние образуют длинный, нечленистый, спирально свернутый хоботок (рис. 8). Нижняя губа в виде небольшой непарной пластинки несет длинные, обычно трехчлениковые щупики.

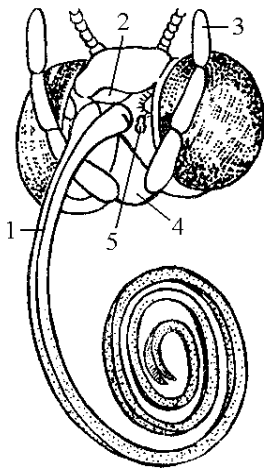


Рис. 8. Сосущие ротовые органы бабочки: 1 – нижние челюсти (хоботок); 2 – верхняя губа; 3 – нижнегубной щупик; 4 – нижняя губа; 5 – нижнечелюстной щупик

Лижущие, или мускоидные, ротовые органы встречаются у круглошовных двукрылых, питающихся жидкой пищей, включая нектар цветков, также без прокола субстрата. Они лишены верхних челюстей. Основная конусообразная часть ротовых органов – рострум – представляет собой вырост головы, в состав которого входят остатки нижних челюстей (рис. 9).

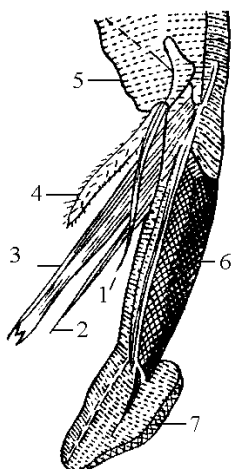


Рис. 9. Мускоидные ротовые органы журчалки: 1 – нижняя челюсть; 2 – подглоточник; 3 – верхняя губа; 4 – челюстной шупик; 5 – рострум; 6 – гаустеллум; 7 – лабеллум

За рострумом следует втягиватель, или гаустеллум, соответствующий нижней губе. На вершине гаустеллума расположены две подвижные створки сосальца, или лабеллума, на концевой поверхности имеющего фильтрующий орган – псевдотрахеи. В зависимости от положения створок лабеллума и выдвижения зубов мухи могут питаться жидкой или твердой пищей или пить воду (рис. 10).

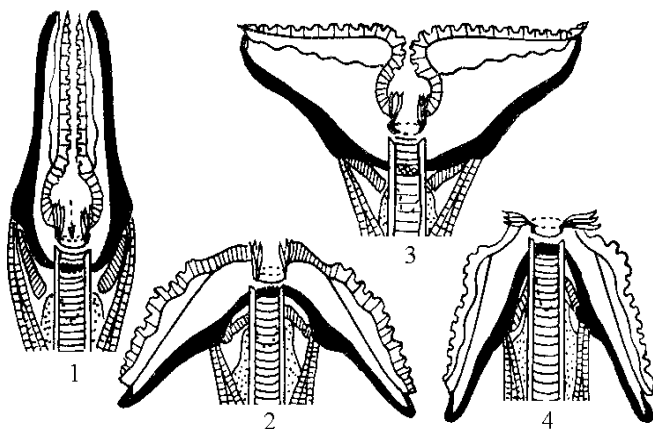


Рис. 10. Основные положения створок лабеллума: 1 – положение покоя; 2 – скребущее; 3 – фильтрационное; 4 – питьевое

Грудь и ее придатки. Скелетной основой сегмента тела является кутикулярное кольцо; серия таких колец и образует скелет груди и брюшка. Каждое кутикулярное кольцо подразделяется на четыре отдельных склерита: спинное, или верхнее, или дорсальное, полукольцо – тергит; брюшное, или нижнее, или вентральное, полукольцо – стернит и пара первоначально мягких боковых стенок – бочков, или плейритов (рис. 11).

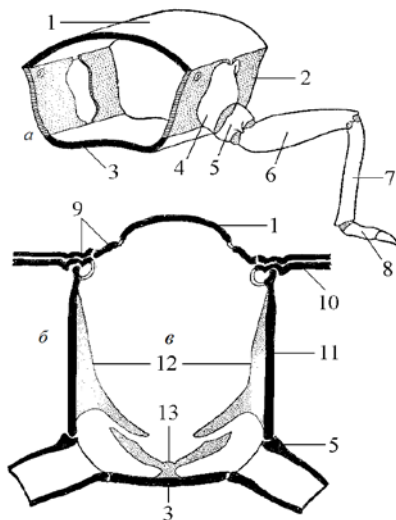


Рис. 11. Схема строения грудного сегмента насекомого: *а* – общий вид; *б* – поперечный разрез; *в* – внутренний скелет; 1 – спинка; 2 – плейрит; 3 – грудка; 4 – предтазик (субкоста); 5 – тазик; 6 – бедро; 7 – голень; 8 – лапка; 9 – аксиллярные склериты; 10 – крыло; 11 – плейральный столбик; 12 – плейральный гребень; 13 – фурка

Вследствие того что у насекомых грудь почти всецело берет на себя локомоторную функцию, мускулатура грудных сегментов усиливается и усложняется, увеличиваются размеры сегментов, особенно их диаметр, усложняется наружный скелет. В целом скелетно-мышечный аппарат груди оказался сильно измененным и осложненным, первичные склериты (тергиты, стерниты и плейриты) подразделились на серии вторичных склеритов (рис. 12).

Грудь насекомых (thorax) состоит из трех сегментов. Спинное полукольцо каждого сегмента, т. е. их тергит, имеет название «спинка», или «нотум» (notum), соответственно нижнее, или вентральное, полукольцо, т. е. стернит, обозначается термином «грудка», или «стернум» (sternum). Для обозначения принадлежности всех

этих частей к какому-либо из сегментов груди используются приставки: передне-, средне-, задне- (pro-, meso-, meta-).

Соответственно этому различаются переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь (prothorax, mesothorax, metathorax), когда речь идет о том или ином сегменте груди в целом; для обозначения полуколец прибегают к терминам: переднеспинка (pronotum), переднегрудка (prosternum) и т. д. Каждый сегмент груди несет по одной паре ног, а у крылатых насекомых средне- и заднегрудь несут также по паре крыльев; в связи

с этой особенностью оба сегмента вместе обозначаются термином «птероторакс» (pterothorax). Естественно, что переднегрудь устроена проще, чем каждый сегмент птероторакса. У некоторых насекомых переднегрудь может быть в целом сильно развитой, особенно если передняя пара ног приспособилась к выполнению специальной функции; например, у богомолов (Mantoptera) переднегрудь сильно удлинена, подвижна и несет большие хватательные ноги (рис. 13). У насекомых с несовершенным полетом и у более примитивных групп сильное развитие получает переднеспинка (тараканы, прямокрылые, жуки и др.). В высших же группах с совершенным полетом переднегрудь сильно уменьшается в размерах, например у чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Своеобразно строение груди у высших перепончатокрылых – наездников, пчел, ос, муравьев и др. Их грудь отделена от брюшка явственным сужением, или перехватом, в виде стебелька, поэтому они и называются стебельчатобрюхими или просто стебельчатыми. Оказывается, в состав их груди вошел 1-й сегмент брюшка, а стебелек образовался за счет 2-го или даже 2-го и 3-го сегментов брюшка. Поэтому, строго говоря, стебелек разделяет не грудь и брюшко, а 1-й и 2–3-й сегменты брюшка. Вошедший в состав груди 1-й сегмент брюшка обозначается как промежуточный сегмент, или пропodeум (propodeum).

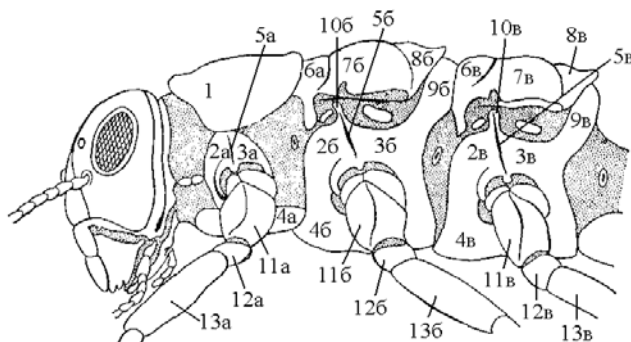


Рис. 12. Схема строения и подразделения на склериты груди насекомого (по Шванвичу): 1 – переднеспинка; 2 – эпистерн; 3 – эпимер; 4 – грудка; 5 – плейральный шов; 6 – предшит средне- и заднеспинки; 7 – щит средне- и заднеспинки; 8 – щитик средне- и заднеспинки; 9 – заспинка средне- и заднеспинки; 10 – плейральный столбик; 11 – тазик передних, средних и задних ног; 12 – вертлуг передних, средних и задних ног; 13 – бедро передних, средних и задних ног

Примечание. Индексы а, б, в обозначают принадлежность к передне-, средне- и заднегрудди соответственно.

Плейриты груди устроены сложно, сильно склеротизованы, т. е. уплотнены, и над основанием каждой ноги имеют явственный плейральный шов; этот шов является наружной частью плейрального гребня – глубокой внутренней складки кутикулы, которая сильно укрепляет стенку плейритов и составляет часть внутреннего скелета (эндоскелета) груди (см. рис. 11).

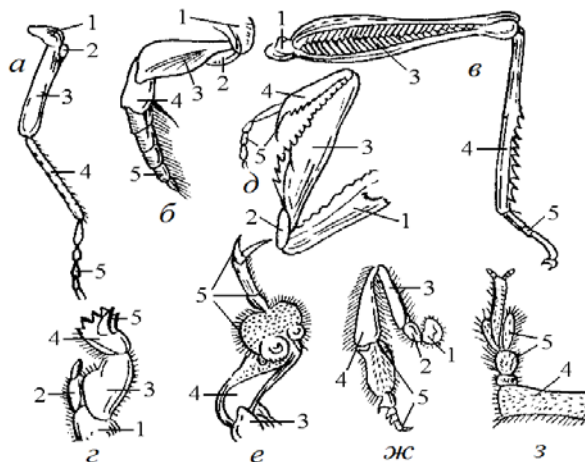


Рис. 13. Строение и типы ног: *а* – бегательная у саранчи; *б* – плавательная у жука-плавунца; *в* – прыгательная у саранчи; *г* – копательная у медведки; *д* – хватательная у богомола; *е* – присасывательная у жука-плавунца; *жс* – собирательная у рабочей пчелы; *з* – ходильная у жука-долгоносика; 1 – тазик; 2 – вертлуг; 3 – бедро; 4 – голень; 5 – лапка

Плейральный шов делит плейрит на два склерита: передний – эпистерн и задний – эпимер. Особенности их строения используются в диагностике насекомых. На верхнем крае каждого плейрита птероторакса, у окончания плейральных швов, находится небольшой вырост – столбик (*columella*); на нем лежит основание крыла.

Согласно субкоккальной теории Р. Е. Снодграсса, плейрит представляет собой производное части примитивной ноги; основание такой ноги в виде предтазика, или субкокса (*subcoxa*), отделилось от последующего сегмента – тазика, или коксы (*coxa*), и вошло в состав боковой стенки – плейрита. Появление плейритов способствовало сильному укреплению боковых стенок тела и самих сегментов, создало условия для совершенствования работы ног, а в последующем и работы крыльев.

В соответствии с этой теорией плейриты представляют собой более позднее образование в сегменте, чем конечности, а также тергит и стернит. Однако, согласно теории Э. Г. Беккера, первоначально плейральная зона была представлена перепонкой со склеритами; часть этих склеритов вошла в боковые края тергитов и стернитов, а часть – в состав первичной ноги, дав начало тазику и вертлугу.

Возникновение крыльев потребовало выработки мощной мускулатуры и прикрепительных поверхностей на внутренней стороне скелета средне- и заднегруди, или птероторакса. Такими прикрепительными поверхностями становятся фрагмы – сильно склеротизованные складки кутикулы спинки груди, вдающиеся в полость тела и образующие часть эндоскелета груди. Они образуются на границе между сегментами груди, а задняя фрагма – между заднегрудью и 1-м сегментом брюшка. Фрагмы стали местом прикрепления сильной продольной мускулатуры. Это, в свою очередь, повлекло за собой сильное усложнение скелета птероторакса, а именно спинки средне- и заднегруди; на них возникла система швов, т. е. складок, которые дифференцировали спинку на ряд вторичных участков (рис. 12, 14). Основной из них составляет щит, или скутум (scutum), впереди него располагается предщит, или прескутум (prescutum), а сзади расположен щиток, или скутеллум (scutellum). Помимо того, задняя часть спинки перед фрагмами утончается, превращается в мембранозный пояс; лежащая позади него узкая краевая полоска спинки обособляется в особый скелет – заспинку, или постнотум (postnotum).

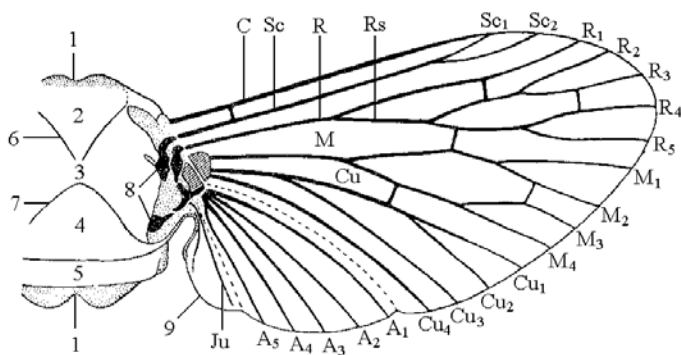


Рис. 14. Схема среднеспинки и прикрепления крыла: 1 – передняя и задняя фрагмы; 2 – предщит; 3 – щит; 4 – щитик; 5 – заспинка; 6 – парапсидальный шов; 7 – У-образный шов; 8 – аксиллярные пластинки; 9 – югальная область

Благодаря всем этим особенностям спинные отделы груди приобретают необходимую при движении крыльев подвижность и гибкость.

Строение и типы ног. Нога у насекомых состоит из тазика (соха), вертлуга (trochanter), бедра (femur), голени (tibia) и лапки (tarsus). Лапка у разных групп насекомых имеет один – пять члеников и заканчивается двумя коготками (реже одним). У двукрылых между коготками расположена пара лопостевидных подушечек, или пульвилл (pulvilli), и иногда развит непарный эмподий (empodium).

В соответствии с образом жизни и уровнем специализации отдельных групп насекомых у них встречаются различные типы ног (см. рис. 13). Так, бегательные ноги с удлинёнными тонкими члениками характерны для тараканов, клопов, жуков жужелицы и других быстро бегающих насекомых; ходильные ноги с более короткими члениками и расширенными, часто 4-члениковыми, лапками наиболее типичны для жуков-листоедов, усачей, долгоносиков, трубновертов, короедов.

Приспособление к условиям жизни или к способам передвижения способствовало специализации передних или задних ног. Так, у медведок, которые большую часть жизненного цикла проводят в почве, возникли копательные передние ноги с укороченными и расширенными бедрами и голенью и недоразвитой лапкой. Передние ноги хищного насекомого богомола стали хватательными. Находясь в засаде, он быстро захватывает жертву и усаживает между удлинёнными бедром и голенью с шипиками. Задние ноги саранчовых, кузнечиков, сверчков преобразовались в прыгательные, характеризующиеся сильными утолщёнными бедрами и отсутствием вертлуга. У водных насекомых (жуки-плавунцы, водолюбы и др.) задние, а иногда и средние ноги выполняют функцию гребных, т. е. плавательных, чему способствуют уплощённость голеней и лапок и длинные волоски, создающие гребную поверхность; у самцов водных насекомых на расширенных члениках лапок расположены присоски, за что этот тип ног получил название присасывательных. Наиболее сложно устроен собирательный тип ноги у пчелиных. На расширенной наружной стороне голени расположена корзиночка в виде углубления, окруженного двумя рядами упругих волосков; она предназначена для цветочной пыльцы. На внутренней стороне первого членика лапки находится щеточка из поперечных рядов жестких волосков, которые служат для сбора и удерживания пыльцы. Отсюда через пыльцевые щипчики, образованные шипиками верхнего края голени и основания первого членика лапки, пыльца попадает в корзиночку.

Строение и типы крыльев. Крылья насекомых обычно представлены двумя парами и являются придатками средне- и заднегруди. Реже

бывает развита лишь пара передних крыльев (некоторые виды поденок, самцы кокцид, двукрылые, или мухи), а иногда только пара задних (самцы веерокрылых). У многих насекомых крылья недоразвиты или отсутствуют (первичнобескрылые, вши, блохи и др.).

Крыло представляет собой двухслойную складку покровов тела, которые сближаются и затвердевают, образуя эластичную пластинку. Между складками расположены жилки. Жилкование крыла, т. е. форма, число и расположение жилок, очень разнообразно у различных групп насекомых и служит важным признаком при их определении.

К основным продольным жилкам относятся: костальная, или коста (costa – сокращенно C), субкостальная, или субкоста (subcosta – Sc), радиальная, или радиус (radius – R), медиальная, или медиа (media – M), кубитальная, или кубитус (cubitus – Cu), и анальная, или анализ (analis – A). На второй паре крыльев в заднем секторе, позади анальных жилок, могут быть югальные жилки (Ju), входящие в состав складывающейся задней части крыльев – веера. Многие из этих жилок делятся, образуя от двух до пяти ветвей (рис. 15). Кроме продольных на крыльях встречаются и поперечные жилки. Их называют дисканальными или обозначают по прилегающим продольным жилкам.

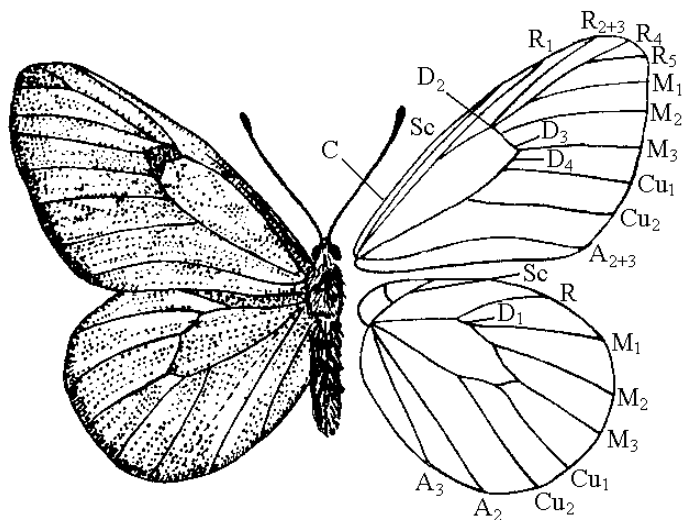


Рис. 15. Жилкование крыльев бабочки боярышницы: C – костальная жилка; Sc – субкостальная жилка; D₂₋₄ – дискальные жилки; R₁, R₂₊₃, R₄, R₅ – радиальные жилки; M₁₋₃ – медиальные жилки; Cu₁₋₂ – кубитальные жилки; A₂, A₂₊₃, A₃ – анальные жилки

Продольные и поперечные жилки делят всю площадь крыла на ячейки, названия которых определяются ограничивающими ячейки жилками. Ячейка называется замкнутой, если она ограничена жилками со всех сторон, и открытой, если с одной стороны ограничена краем крыла.

На пластинке крыла различают три угла: основание, задний угол, вершину. Стороны треугольника, образованные крыльями крыла, также имеют свои названия. Передний, или костальный, край расположен между основанием и вершиной крыла, наружный – между вершиной и задним углом, задний, или внутренний, край – между основанием и задним углом крыла.

Строение крыла – один из основных признаков, характеризующих такую крупную систематическую единицу, как отряд насекомых. В связи с этим все многообразие встречающихся крыльев классифицируют по трем признакам: по консистенции (однородные или разнородные), количеству замкнутых ячеек (сетчатые или перепончатые) и степени опушения пластинки крыла чешуйками и волосками (голые или покрытые).

По консистенции передняя пара крыльев может быть умеренно уплотненной, или кожистой, но еще с хорошо заметным жилкованием (прямокрылые, богомолы, тараканы) и сильно уплотненной, или роговой, когда жилкование с верхней стороны крыла обычно незаметно (жесткокрылые). Такие крылья называют надкрыльями, или элитрами. У полужесткокрылых кожистая или роговая консистенция имеется лишь у основания передних крыльев, и их называют полунадкрыльями, или полуэлитрами.

По количеству замкнутых ячеек крылья называют сетчатыми в том случае, если поперечных жилок много (стрекозы, сетчатокрылые, прямокрылые и др.); если поперечных жилок, а следовательно, и замкнутых ячеек мало (менее 20), такие крылья называют перепончатокрылыми (равнокрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые).

Если пластинка крыла почти сплошь покрыта чешуйками (бабочки, или чешуекрылые) или короткими многочисленными волосками (ручейники), крылья называют покрытыми; если волосков или чешуек мало или их нет совсем, их называют голыми.

На основании приведенной классификации можно в краткой, но достаточно подробной форме охарактеризовать крылья любого отряда насекомых. Так, у представителей прямокрылых крылья голые, разнородные, первая пара кожистая, вторая сетчатая; у жесткокрылых крылья голые, разнородные, первая пара роговая (элитры), вторая пере-

пончатая; у перепончатокрылых крылья голые, однородные, перепончатые; у чешуекрылых крылья однородные, перепончатые, покрытые чешуйками; у ручейников крылья однородные, перепончатые, покрытые волосками, и т. д.

Полет насекомого складывается из двух движений крыльев: пропеллирующего – по направлению вперед и элеваторного – вверх. Большая часть взмахов обеспечивает слияние элеваторного и пропеллирующего эффектов в единый аэродинамический эффект, что позволяет насекомому лететь вперед, устойчиво удерживаясь в воздухе. При этом частота взмахов крыльев сильно варьируется, составляя у капустной белянки 12 взмахов, у майского жука 46, у бражника 85, у шмеля 240, у комара-дергуна 1046 взмахов в секунду.

Брюшко и его придатки.

Строение брюшка. Брюшко (abdomen) является третьим отделом тела, состоит из ряда более или менее сходных сегментов и у взрослых насекомых лишено ног. Сегменты брюшка устроены проще грудных и состоят из верхнего полукольца, или тергита (tergum), нижнего полукольца, или стернита (sternum), соединенных более или менее обширной мембраной. Обособленные твердые плеуральные склериты, как в груди, здесь отсутствуют.

Максимальное число сегментов брюшка составляет 12, включая и хвостовой компонент – тельсон (telson), который несет анальное отверстие и лишен придатков. Однако в таком виде брюшко сохранилось лишь у представителей отряда бессяжковых (Protura) из первичнобескрылых насекомых и у зародышей. У других насекомых в связи с олигомеризацией брюшка число видимых сегментов сокращается до девяти-десяти (прямокрылые), а у высших групп (некоторые перепончатокрылые, двукрылые) даже до четырех – шести.

Нередко в брюшке утрачивается соответствие между числом тергитов, причем оно бывает неодинаковым даже у различных полов одного вида. Так, у самца черного таракана десять тергитов и девять стернитов, у самки – восемь и семь соответственно.

У некоторых групп перепончатокрылых (пчелы, осы, наездники) первый сегмент брюшка вошел в состав груди, образуя промежуточный сегмент, или пропodeум (propodeum). Поэтому фактически 1-м сегментом брюшка у этих насекомых является 2-й, который бывает часто суженным и вытянутым, образуя различной длины стебелек. У муравьев в состав стебелька, кроме 2-го сегмента, входит и 3-й сегмент.

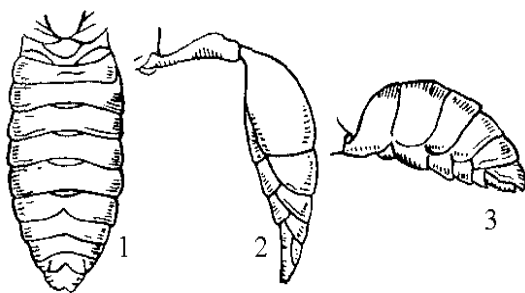


Рис. 16. Типы брюшка у насекомых:
1 – сидячее; 2 – стебельчатое; 3 – висячее

По характеру сочленения с грудью различают три типа брюшка: сидячее брюшко прикреплено к заднегрудь всем своим основанием, не образуя перетяжки, и характерно для большинства насекомых; висячее имеет короткую перетяжку за счет проподоума

(пчелиные); стебельчатое брюшко – длинную перетяжку (роющие осы, наездники, муравьи) (рис. 16).

На 8-м и 9-м сегментах брюшка расположены наружные половые придатки, или гениталии. В связи с этим указанные сегменты называют генитальными, предшествующие им 1–7-й сегменты – прегенитальными, а последние два сегмента (10-й и 11-й) – постгенитальными.

Придатки брюшка. На прегенитальных сегментах брюшка придатки встречаются лишь у наиболее примитивных первичнобескрылых насекомых. Так, у бессяжковых, или протур, на 1–3-м сегментах брюшка сохранились рудиментарные ноги, у некоторых ногохвосток, или подур, на 1-м сегменте имеется брюшная трубка, на 3-м – зацепки и на 4-м – прыгательные вилки. У многих двуххвосток, или диплур, и щетинохвосток, или тизанур, на различных сегментах брюшка, включая и постгенитальные, встречаются втяжные мешочки и удлиненные нечленистые придатки – грифельки.

Из придатков постгенитальных сегментов у первичнобескрылых насекомых, кроме указанных выше, можно обнаружить пару церков на 10-м и 11-м сегментах брюшка. У представителей семейства камподий (Campodeidae) из отряда диплур, или двуххвосток, они длинные и членистые, у семейства япигид (Japygidae) – короткие, нечленистые, клещеобразные. У многих тизанур, кроме длинных членистых церков, имеется многочлениковая хвостовая нить.

Из придатков постгенитальных сегментов у высших, или крылатых, насекомых встречаются грифельки (stylus – Sty) и церки (cerci). Грифельки в числе одной пары сохранились у самцов тараканов и кузне-

чиков (рис. 17, *а*). Длинные членистые церки имеются у поденок, короткие – у таракановых. А у уховертков церки превратились в крупные нечленистые клещи (рис. 17, *б*). Кроме этого тергит 11-го сегмента образует анальную пластинку или эпипрокт, лежащий над анальным отверстием, а остатки стернита – пару пластинок по его бокам – парапроктов (рис. 17, *в*). У таракановых, однако, эпипрокт называют анальной пластинкой (рис. 17, *а*).

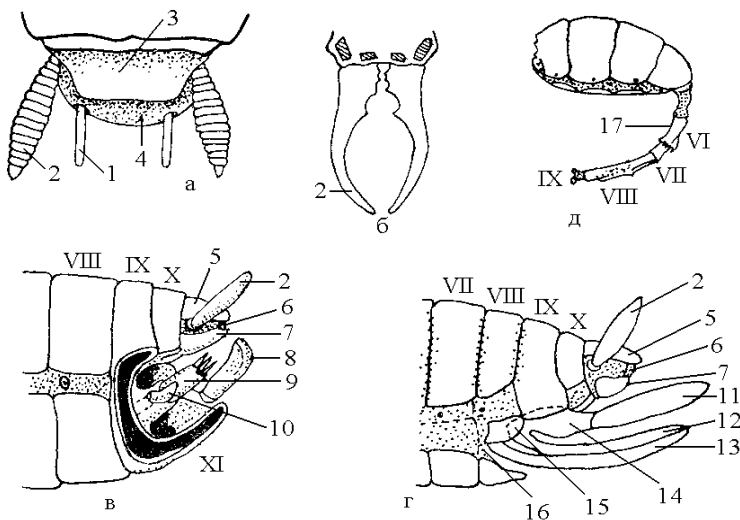


Рис. 17. Придатки брюшка у насекомых: *а* – самец таракана; *б* – самец уховертки; *в* – вершина брюшка самца кузнечика с гениталиями; *г* – то же, самки с яйцекладом; *д* – брюшко самки комнатной мухи; 1 – грифелек; 2 – церк; 3 – анальная пластинка; 4 – генитальная пластинка; 5 – эпипрокт; 6 – анальное отверстие; 7 – парапрокт; 8 – вальва; 9 – пенис; 10 – парамера; 11 – третья пара створок яйцеклада; 12 – вторая пара створок яйцеклада; 13 – первая пара створок яйцеклада; 14 – вторая яйцекладная пластинка; 15 – первая яйцекладная пластинка; 16 – половое отверстие; 17 – ложный яйцеклад; VI–XI – соответствующие сегменты брюшка

К придаткам генитальных сегментов относятся яйцеклад у самки и гениталии у самца. Яйцеклад у представителей отряда прямокрылых, например, состоит из трех пар в разной степени развитых створок: первая пара отходит от первой парной яйцекладной пластинки

8-го сегмента брюшка, вторая и третья пары – от основания и вершины второй парной яйцекладной пластинки 9-го сегмента брюшка. Все три пары створок, складываясь вместе, образуют различной формы яйцеклад. У самок кузнечика он имеет саблевидную форму, у сверчков – копьевидную и т. д.

Разнообразны яйцеклады у самок перепончатокрылых. У пилильщиков край первых створок зазубрен и самки пропиливают отверстие в листе или стебле для откладки яйца. У наездников створки иногда вытянуты в длину настолько, что яйцеклад в несколько раз превышает размер тела. Так, у одного из перуанских наездников из группы *Pimplini* длина тела 2 см, а яйцеклад 15 см. У жалящих перепончатокрылых (пчелы, осы, муравьи) яйцеклад превратился в жало. Морфологически жало есть яйцеклад со всеми его характерными компонентами. Однако этот орган утратил функцию откладки яиц и служит только для защиты и нападения.

У других насекомых (жесткокрылые, двукрылые) возникает вторичный, или ложный, яйцеклад (рис. 17, д). Он образуется из уменьшенных в диаметре последних сегментов брюшка, вдвигающихся друг в друга, за что иногда называется телескопическим.

Гениталии у самцов представлены весьма разнообразными деталями, происхождение которых в ряде групп недостаточно изучено, но широко используется в систематике для распознавания близких видов. Так, почти всегда выражен копулятивный орган, или фаллус (*phallus*), его срединная, обычно непарная, склеротизованная часть называется пенисом (*penis*). На основании фаллуса расположена пара боковых лопастевидных образований – парамер (*parameres*). Встречаются также парные створки 9-го сегмента – вальвы (*valvae*), служащие для захвата конца брюшка самки при спаривании.

Кожные покровы и их производные. Кожные покровы служат опорой для мышечной системы, обеспечивают регуляцию водного режима, дыхания и выделения, защищают тело от механических повреждений, проникновения вредных веществ. С кожными покровами связана окраска тела насекомых. Значение имеют также производные кожных покровов – наружные придатки (волоски, чешуйки, шипы) и внутренние, или эндоскелетные, выросты и железы (восковые, лаковые, пахучие, ядовитые и т. д.).

Кожные покровы состоят из трех компонентов: кутикулы, гиподермы и тонкой базальной перепонки (рис. 18).

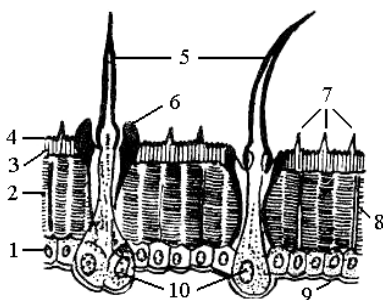


Рис. 18. Схема строения кожного покрова насекомого: 1 – гиподерма; 2 – эндокутикула; 3 – экзокутикула; 2 + 3 – прокутикула; 4 – эпикутикула; 5 – сочлененные волоски; 6 – кольцевой валик у основания волоска; 7 – шипики; 8 – поровый канал; 9 – базальная перепонка; 10 – трихогенная клетка

Кутикула хорошо развита у наземных насекомых, непроницаема для воды и плохо смачивается водой, т. е. гидрофобна. (Непроницаемость для воды препятствует пересыханию тела в воздушной среде.) Содержит воск и липоиды, которые обеспечивают гидрофобность. Однако для ядов, растворимых в жирах, эпикутикула барьером служить не может в связи с ее липоидной структурой.

Внутренний слой, или прокутикула, в толщину достигает нескольких сот микрометров, содержит 30–40 % воды. Прокутикула мягкая и прозрачная, но часто наружная часть ее сильно склеротизируется, т. е. становится твердой и темной, образуя янтарного цвета экзокутикулу, тогда как внутренний слой сохраняет свои свойства неизменными и называется эндокутикулой. Эндокутикула прозрачна и состоит из многочисленных пластинок, имеющих волокнистое строение, что обеспечивает растяжимость кутикулы. Экзокутикула сильно склеротизована.

Биохимическую основу прокутикулы составляют хитин (25–60 %) и белки. Хитин представляет собой полимерное соединение из числа азотсодержащих полисахаридов. Стоек к химическим воздействиям, нерастворим в щелочах и органических растворителях (спиртах, эфирах). Слабые кислоты на него не действуют, а сильные растворяются. Белок составляет 25–50 % сухого вещества прокутикулы, может образовывать соединения с дубильными веществами. Задубленный белок плотный, темный, лишен гибкости, благодаря чему становится склеротизованным.

Кутикула – наружная часть кожи, не имеющая клеточного строения и представляющая собой продукт выделения гиподермы. Она образует наружный скелет насекомого, служит опорой для прикрепления мышц и, следовательно, выполняет механическую функцию. Кутикула эластична и гибка, но часто подвергается уплотнению или склеротизации.

В кутикуле выделяют два основных слоя – наружный и внутренний.

Наружный слой, или эпикутикула, тонкий, 1–5 мкм. Эпикутикула

В результате склеротизации образуется два слоя – темный (экзокутикула) и светлый (эндокутикула). Твердость кутикулы разнообразна: у одних насекомых (жуки) на теле она образует темный панцирь, у других (личинки и имаго тлей) очень гибкая.

Прокутикула пронизана тончайшими (менее 1 мкм) поровыми каналами, которые тянутся от гиподермы до эпикутикулы и содержат отростки плазмы гиподермальных клеток. На 1 мм тела насекомых приходится многие тысячи каналов. Они служат путями, по которым происходит продвижение веществ из гиподермы к эпикутикуле и к поверхности экзокутикулы.

Гиподерма состоит из одного слоя клеток, образует кожный эпителий, подстилающий кутикулу. Функция гиподермы заключается в выделении и образовании кутикулы, а также в выделении линочной жидкости, которая растворяет старую эндокутикулу перед линькой насекомого.

Базальная перепонка подстилает гиподерму, не имеет клеточной структуры. Служит границей между кожными покровами и полостью тела.

Производные кожи. Кожные покровы образуют ряд производных – различные придатки, эндоскелетные образования и железы; окраска тела также связана с кожей.

Придатки кожи разнообразны и подразделяются на два основных типа – скульптурные и структурные образования. К скульптурным относят чисто кутикулярные образования, без участия гиподермы – шипики, или хетоиды, а также бугорки, бороздки и вдавленные точки на кутикуле. Плотная поверхность кутикулы способствует развитию скульптур.

Структурные образования являются производными кожи, т. е. ее кутикулы и гиподермы. Это волоски и щетинки – хеты (*chaetae*). Волоски тонкие и по всей длине одинаковые. Щетинки к основанию утолщены. Происходят из двух клеток гиподермы (см. рис. 18). Волосок выделяется тригенной клеткой, а его основание окружено мягкой перепонкой, образованной другой специализированной клеткой гиподермы. Иногда волосок вместе с перепонкой окружен валиком, образующим бугорок волоска (рис. 18), который также выделяется специальной клеткой. Если к основанию волоска подходит нервная клетка, он становится чувствительным. Таким образом, производные кожи играют роль в регуляции температуры тела, а также роль чувствительных придатков, к которым присоединяются отростки нервных клеток.

Нередко на ногах насекомых располагаются шипы и шпоры – сильные выступы, выложенные изнутри гиподермой. Они могут фиксироваться на теле неподвижно, а могут быть сочленены подвижно. Расположение щетинок, волосков является наследственным признаком. Видоизменение хет представляют собой чешуйки у бабочек. Чешуйки встречаются также у жуков-долгоносиков и некоторых первичнобескрылых.

Эндоскелетные образования – это серия внутренних выростов кутикулы, служащих для прикрепления мышц и поддержки некоторых внутренних органов. Особенно сильно эндоскелет развит в голове и груди, что обеспечивает прочность и надежную фиксацию ротовых органов и крыльев. Эндоскелет головы называется тенториумом.

Кожные железы могут быть одно-, двух- или многоклеточными.

Восковые железы свойственны тлям, кокцидам, пчелам; у тлей и кокцид они расположены по всему телу, а у пчел – на некоторых стернитах брюшка.

Пахучие железы особенно характерны для клопов, располагаются у них на груди или брюшке.

Ядовитые железы свойственны, например, гусеницам некоторых бабочек и находятся у основания волосков.

Шелкоотделительные железы характерны для личинок некоторых бабочек.

Окраска тела подразделяется на два типа – пигментную, или химическую, и структурную, или оптическую. Пигментная зависит от пигмента, расположенного в кутикуле, гиподерме или в крови и жировом теле.

Основным пигментом насекомых является меланин. Это вещество белкового характера, возникающее на основе фенолов. Имеет цвет от желтого и светло-бурого до черного. Данное вещество представляет собой продукт обмена веществ. Меланин поглощает солнечные лучи и поэтому имеет значение в поддержании температуры тела и изменении активности насекомых.

Желтый и красный цвет тела насекомых определяют каротиноиды. Их источником является каротин растений, который в мало измененном виде откладывается в коже и может находиться в крови насекомых.

Желтая и красная окраска растительных насекомых обеспечивается нерастворимыми в воде каротиноидами. Так, колорадский жук, питаясь листьями картофеля, поглощает каротины, которые, не перевариваясь, накапливаются в гемолимфе личинок или надкрыльях жука, придавая им красный цвет. К водорастворимым пигментам, также

находящимся в растениях, относятся флавоноиды, которые обеспечивают насекомым желтую окраску.

Зеленый цвет обусловлен пигментом инсектовердином.

Структурная окраска возникает вследствие особенностей строения кутикулы и расположения на ней чешуек. Она обусловлена явлениями дифракции или интерференции, т. е. связана с особенностями разложения и отражения света. Структурная окраска свойственна жукам и чешуекрылым. Так, у бабочки медведицы на краях чешуек образуется дифракционная решетка. Видимый цвет в ней в зависимости от положения глаза наблюдателя переходит от фиолетового до красного и обратно.

1.2. Анатомия и физиология насекомых

1.2.1. Полость тела, расположение внутренних органов и жировое тело

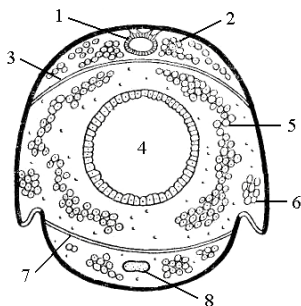


Рис. 19. Схема поперечного разреза тела насекомого: 1 – спинной сосуд; 2 – перикардиальные клетки; 3 – верхняя диафрагма; 4 – кишечник; 5 – жировое тело; 6 – энциты; 7 – нижняя диафрагма; 8 – брюшная нервная цепочка

Полость тела заполнена внутренними органами и подразделена двумя тонкостенными горизонтальными перегородками (диафрагмами) на три расположенных друг под другом отдела (рис. 19).

Верхняя диафрагма отделяет верхний, или перикардиальный (т. е. околосердечный), отдел, в нем расположен орган кровообращения – спинной сосуд. Нижняя диафрагма отделяет лежащий под ней нижний, или перинейральный (т. е. околонервный), отдел. В нем расположена часть центральной нервной системы – брюшная нервная цепочка. Между верхней и нижней диафрагмами расположен средний, или висцеральный (т. е. внутренностный), отдел. В нем находятся органы обмена –

пищеварительная и выделительная системы, жировое тело, органы размножения. Дыхательная система представлена воздухоносными трубками – трахеями и трахеолами. Они пронизывают стенки всех внутренних органов и не связаны с каким-либо отделом полости тела.

Жировое тело. Это рыхлая ткань, которая пронизана трахеями и заполняет промежутки между внутренними органами. По цвету жировое тело может быть белым, желтым, оранжевым, зеленоватым. Клетки желтого тела богаты жировыми включениями и близки к гемоцитам – клеткам крови насекомых. Клетки жирового тела неоднородны и в зависимости от характера включений делятся на четыре группы: трофоциты, уратные клетки, мицетоциты, хромоциты.

Трофоциты, или питательные клетки, составляют основную массу жирового тела. При питании насекомого в них откладываются резервные вещества в виде полисахарида гликогена и жиров и осуществляется синтез белков. В период голодания эти вещества расходуются. Уратные клетки служат для накопления мочевой кислоты и ее солей, особенно в период метаморфоза, когда мальпигиевы сосуды перестают функционировать (рис. 20). В мицетоцитах, или бактериоцитах, живут внутриклеточные симбиотические микроорганизмы – бактерии. Особенно часто такие клетки встречаются в жировом теле тараканов. Хромоциты содержат гранулы пигментов и участвуют в образовании окраски у тех видов насекомых, которые имеют прозрачные, лишенные пигментов покровы.

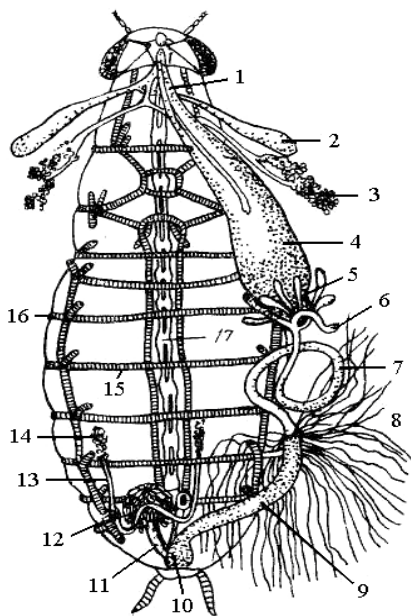


Рис. 20. Внутренние органы самца черного таракана: 1 – пищевод; 2 – резервуар слюнной железы; 3 – слюнная железа; 4 – зоб; 5 – мышечный желудок; 6 – слепые отростки средней кишки; 7 – средняя кишка; 8 – мальпигиевы сосуды; 9 – тонкая кишка; 10 – прямая кишка; 11 – семяизвергательный канал; 12 – придаточная железа; 13 – семяпровод; 14 – семенник; 15 – трахейный ствол; 16 – дыхальца; 17 – брюшная нервная цепочка

Таким образом, к функциям жирового тела относятся: накопление и расходование запасных питательных веществ, накопление и выведение экскретов, создание необходимых условий существования для симбионтов (впрочем, у многих насекомых симбионты живут и в отделах кишечника), иногда окраска тела. Кроме этого лопасти жирового тела вместе с трахеями составляют эластичную массу, поддерживающую органы насекомого. У насекомых, обладающих способностью свечения, в клетках жирового тела или в обособленных органах накапливается светящееся вещество люциферин.

Степень развития жирового тела и характер пищевых резервов в нем служат важными показателями физиологического состояния насекомого. Имеются попытки использования этих показателей для прогнозирования выживаемости зимующих насекомых и их потенциальной плодовитости на примере клопов вредной черепашки и других насекомых.

1.2.2. Нервная система насекомых и органы чувств

Нервная система регулирует все функции организма, являясь посредником между органами чувств и другими органами, и тем самым регулирует работу организма в целом. Через органы чувств организм воспринимает информацию из внешней среды и адекватно на нее реагирует. У насекомых нервная система дифференцирована и ее подразделяют на центральную, периферическую и симпатическую. Основу нервной системы составляют нервные клетки – нейроны, снабженные двумя видами отростков (рис. 21).

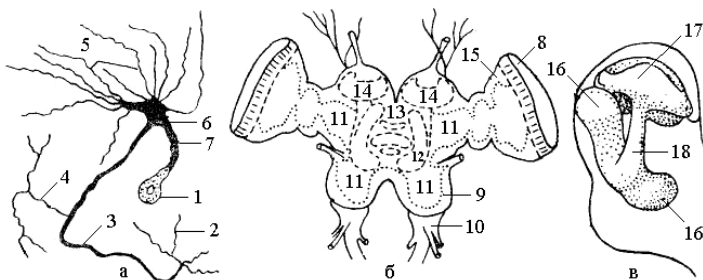


Рис. 21. Элементы нервной системы насекомых: а – нейрон; б – головной мозг саранчи; в – схема грибовидного тела мозга таракана; 1 – нервная клетка; 2 – концевые разветвления аксона; 3 – аксон; 4 – коллатеральная ветвь аксона; 5 – дендриты; 6 – главное мозговое разветвление; 7 – клеточный отросток; 8 – протоцеребрум; 9 – дейтоцеребрум; 10 – тритоцеребрум; 11 – нейропил; 12 – центральное тело; 13 – протоцеребральный мост; 14 – грибовидные тела; 15 – зрительная доля; 16 – лопасти ножки грибовидного тела; 17 – чашечка грибовидного тела; 18 – ножка грибовидного тела

Различают три типа нейронов – чувствительные, двигательные и ассоциативные (рис. 22).

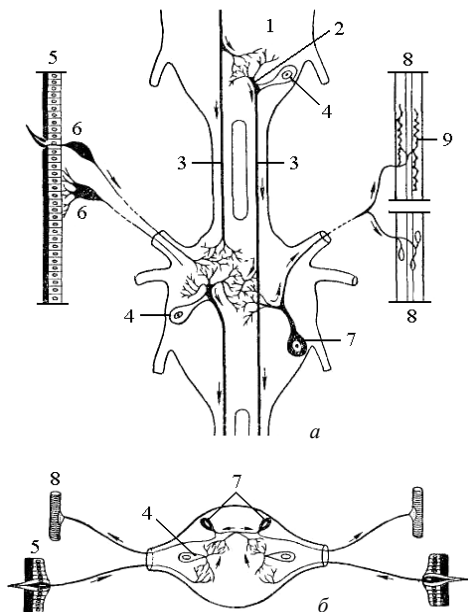


Рис. 22. Схема взаимосвязи нейронов (стрелкой показано направление движения нервного возбуждения): *а* – связь нейронов с органами чувств и органами движения; *б* – схема рефлексорной дуги; 1 – нервный ганглий; 2 – дендрит; 3 – аксон; 4 – ассоциативный нейрон; 5 – рецептор; 6 – чувствительный нейрон; 7 – двигательный нейрон; 8 – эффектор (мышца); 9 – окончание двигательного нерва

Чувствительные, или сенсорные, нейроны лежат вне центральной нервной системы, находятся на периферии тела и входят в состав органов чувств, или рецепторов. Двигательные, или моторные, нейроны входят в состав нервных центров, а их аксоны заканчиваются в органах с мышцами. Реагируют на нервное возбуждение движением.

Ассоциативные нейроны входят в состав нервных центров и выполняют функцию передачи возбуждения из одного нейрона в другой, связывая чувствительные и двигательные нейроны. Передача нервного возбуждения из одного нейрона в другой нейрон или орган достигается через синапсы, представляющие собой область соприкосновения отростков нейрона с другими клетками.

Центральная нервная система. Основу составляет серия парных первичных узлов, или ганглиев, которые соединены межсегментными продольными тяжами, или коннективами, а в сегменте – короткими поперечными комиссурами. Каждый сегмент тела имеет по одному парному ганглию, от которого отходят нервы, образующие периферическую нервную систему. Каждый ганглий контролирует свой сегмент тела (рис. 23). В связи с олигомеризацией (т. е. слиянием сегментов тела) это состояние утрачивается. Поэтому вся система ганглиев подразделяется на два отдела – головной и брюшной.

Головной состоит из возвратного надглоточного узла, расположенного над кишечником, и неразвитого подглоточного узла. Они соединены тяжами, которые опоясывают передний отдел кишечника и образуют окологлоточное кольцо. Брюшной отдел состоит из серии ганглиев, расположенных под кишечником и образующих брюшную нервную цепочку.

Головной мозг в виде надглоточного узла является главным в нервной системе (рис. 24). Состоит из трех слившихся ганглиев – протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Первый отдел – протоцеребрум развит сильнее остальных. В нем развито несколько ганглиозных центров – наиболее сильно развита пара стебельчатых, или грибовидных, тел. Они являются ассоциативными и координирующими центрами нервной системы. Состоят из ассоциативных нейронов. Клетки стебельчатых тел разветвлениями входят в соприкосновение с отростками нервных клеток и других частей нервной системы. Через эти области соприкосновения (синапсы) обеспечивается передача возбуждения и создается ассоциативная связь между клетками. С протоцеребрумом связана пара зрительных долей, которая контролирует сложные глаза.

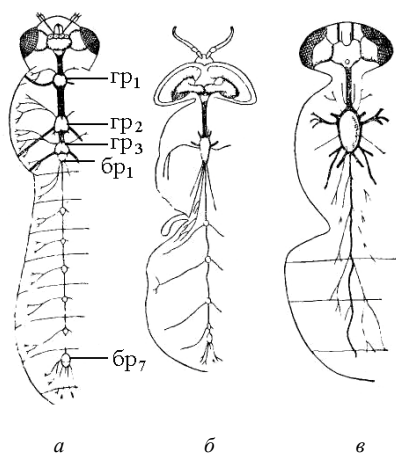


Рис. 23. Схема разных степеней слияния узлов брюшной нервной системы у мух (цифрой обозначены порядковые номера узлов): а – длинноусые; б – прямошовные короткоусые; в – круглошовные; гр – грудные узлы; бр – брюшные узлы

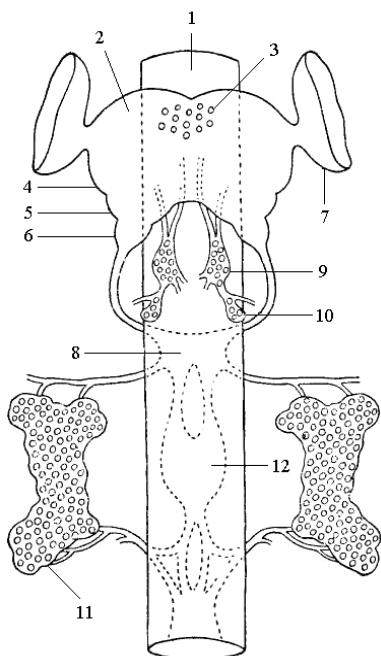


Рис. 24. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела центральной нервной системы: 1 – кишечник; 2 – надглоточный узел; 3 – нейросекреторные клетки головного мозга; 4 – протоцеребрум; 5 – дейтоцеребрум; 6 – тритоцеребрум; 7 – глазные доли; 8 – подглоточный узел; 9 – кардиальные тела; 10 – прилежащие тела; 11 – переднегрудная железа; 12 – ганглии брюшной нервной цепочки

Дейтоцеребрум представляет собой срединный отдел головного мозга, иннервирует усики и соответствует ганглию антеннального сегмента.

Тритоцеребрум является задним отделом головного мозга. Он контролирует (иннервирует) верхнюю губу. Связан с симпатической нервной системой, так как от него начинается ее возвратный нерв.

Подглоточный узел иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника и образован путем слиянием трех ганглиев челюстного отдела головы – гнатоцефалона.

Брюшная нервная цепочка состоит из трех грудных ганглиев и восьми брюшных. Последние сегменты брюшка (с 8-го по 12-й) не имеют ганглиев. Сокращение числа ганглиев в брюшной нервной цепочке достигается путем объединения как пяти брюшных, так и грудных узлов, и поэтому они объединены в 2–3 узла (а может быть, и в один).

Концентрация числа ганглиев в брюшной нервной цепочке представляет собой проявление олигомеризации, централизует и улучшает нервное управление организмом.

Периферическая нервная система. Образована из нервов, отходящих от ганглиев центральной и симпатической нервной системы. С помощью этих нервов центральная и симпатическая нервная система связана с различными органами и между собой.

Симпатическая нервная система. Ее называют висцеральной. Регулирует работу внутренних органов и мышечной системы. Делится на три отдела: 1) ротожелудочный; 2) брюшной; 3) хвостовой.

Ротожелудочный отдел располагается над передним отделом кишечника. Его частями являются лобный ганглий, лежащий над пищеводом впереди головного мозга, и отходящий от него назад возвратный нерв. Он проходит под головным мозгом и заканчивается позади него желудочным ганглием. Ротожелудочный отдел обслуживает наличник, верхнюю губу, область передней кишки, сердце и аорту, управляет глотательными движениями. С этим отделом связаны эндокринные железы.

Брюшной, или вентральный, отдел представлен непарным нервом. Он соединяет коннективы брюшной нервной цепочки с парой боковых отростков в каждом сегменте тела.

Непарный нерв регулирует работу крыловых и других мышц.

Хвостовой, или каудальный, отдел связан с задним узлом брюшной нервной цепочки и иннервирует задний отдел кишечника и половую систему.

Возбуждение и торможение. Эти два процесса составляют основу всей нервной деятельности. Проведение возбуждения из одной части тела в другую осуществляется с помощью нервов двух типов: 1) возбуждение идет от нервной клетки к мышцам или другим органам; 2) возбуждение идет от сенсорных клеток органов чувств к нервному центру. Поэтому различают:

1) двигательные, или эфферентные, нервы – с центробежным проведением возбуждения;

2) чувствительные, или афферентные, нервы – с центростремительным проведением возбуждения.

Двигательный нерв возбуждает эффектор, чувствительный нерв получает возбуждение от рецента. Этот путь называется рефлекторной дугой, а ответная реакция на раздражение – рефлексом.

Возбужденный нерв выделяет ацетилхолин, представляющий собой уксуснокислый эфир холина – азотистого вещества. Он играет роль

медиатора, т. е. передатчика импульса. Для нормальной передачи возбуждения необходимо удаление избытка ацетилхолина. Удаление происходит с помощью фермента холинэстеразы. Он гидролизует ацетилхолин на уксусную кислоту и холин.

Торможение является обратным процессом. Оно осуществляется с помощью центров торможения, которые располагаются в головном мозгу или в других частях центральной нервной системы.

Органы чувств у насекомых. Являются посредниками между внешней средой и организмом. В соответствии с внешними стимулами, или раздражителями, насекомое совершает определенные действия, из них складывается его поведение.

У насекомых различают следующие органы чувств: механическое чувство, слух, химическое чувство, гигротермическое чувство и зрение.

Основу органов чувств составляют нервные чувствительные единицы – сенсиллы. Они состоят из двух компонентов: воспринимающей структуры в коже и прилегающих к ней нервных клеток. Сенсиллы выступают над поверхностью кожи в виде волоска, щетинки, конуса (рис. 25).

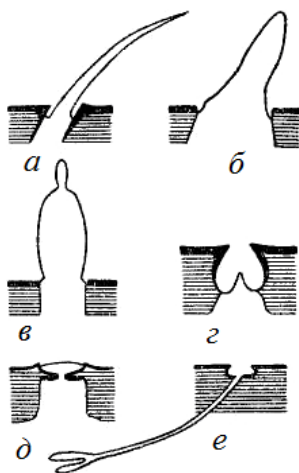


Рис. 25. Схема кутикулярной части различных типов сенсилл: а – трихонидная сенсилла со щупальцем мухи; б – базиконическая сенсилла у саранчовых; в – стиллоконическая сенсилла на хоботке бабочки; г – целоконическая сенсилла у саранчовых; д – плакоидная сенсилла у наездника; е – ампуловидная сенсилла у муравья

Механическое чувство. Представлено механорецепторами. Это рецепторы, а также чувствительные структуры, воспринимающие сотря-

сение, положение тела, его равновесие и др. Осязательные, или тактильные, рецепторы разбросаны по всему телу в виде простых сенсилл с сенсорным, т. е. чувствительным, волоском. Изменение положения волоска при соприкосновении с предметами или воздухом передается чувствительной клетке, где возникает возбуждение, передаваемое по ее отросткам в нервный центр.

К механорецепторам также относятся колоколовидные сенсиллы, отличающиеся от предыдущих отсутствием чувствительных волосков и погруженные в кожу. Их рецепторная поверхность имеет вид кутикулярного колпачка и находится на поверхности кутикулы. К колпачку снизу подходит стержневой отросток чувствительной клетки – штифт, или сколопс. Колоколообразные сенсиллы находятся на крыльях, церках, ногах, щупальцах. Они воспринимают сотрясения тела, сгибания, натяжения и др.

К числу механорецепторов относят и хордотональные органы, которые являются органами слуха. Их нейроны заканчиваются стержневидным штифтом. Они представляют собой серию особых сенсилл, натяну-

тых между двумя участками кутикулы. Хордотональные сенсиллы называются сколопофорами и состоят из трех клеток: чувствительного нейрона, колпачковой и обкладочной.

Слух развит не у всех насекомых. У прямокрылых (кузнечики, саранчовые, сверчки), певчих цикад, некоторых клопов и ряда чешуекрылых слуховые рецепторы представлены тимпанальными органами. Они стрекочут или поют. Тимпанальные органы представляют собой скопление сколопофоров, которые связаны с утонченными в виде барабанной перепонки участками кутикулы (рис. 26).

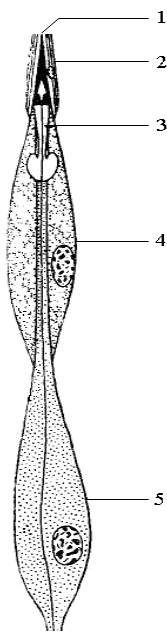


Рис. 26. Схема сколопофора личинки жука-усача: 1 – концевая нить сколопса; 2 – колпачковая клетка; 3 – сколопс; 4 – обкладочная клетка; 5 – чувствительный нейрон

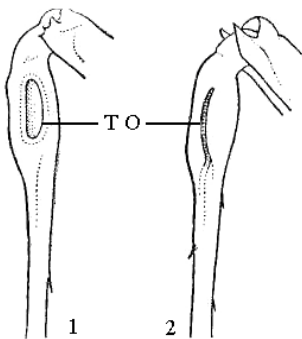


Рис. 27. Передняя голень кузнечиков с отверстием тимпанального органа (ТО): 1 – открытое овальное; 2 – щелевидное

У саранчовых тимпанальные органы находятся по бокам 1-го сегмента брюшка, у кузнечиков и сверчков – на голених передних ног (рис. 27).

У комаров функцию органов слуха выполняет Джонстонов орган. На церках у тараканов и прямокрылых, на теле гусениц на волосках располагаются нейроны, улавливающие звуковые волны.

Значение органов слуха:

- воспринимают сигналы, идущие от особей своего вида, что обеспечивает связь полов, т. е. это одна из форм локации полового сигнала;

- улавливают иные звуки, идущие из внешней среды (реагирование на свистки, резкий звук, разыскивание жертвы по издаваемым ею звукам и др.).

Химическое чувство. Служит для восприятия химизма среды, а именно вкуса и запаха. Представлено хеморецепторами. Обоняние воспринимает и анализирует газообразную среду с низкой концентрацией вещества, а вкус – жидкую среду с высокой его концентрацией. Сенсиллы хеморецепторов представлены в виде волосков, пластинок или погруженных в тело конусов. На усиках обонятельную функцию выполняют плакоидные и целоконические сенсиллы. Обоняние служит насекомым для разыскивания пола, распознавания особей своего вида, для отыскания пищи и мест откладки яиц. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества – половые аттрактанты, или эпагоны.

Вкус служит только для распознавания пищи. Насекомые различают четыре основных вкуса – сладкий, горький, кислый и соленый.

Большинство сахаров, такие, как глюкоза, фруктоза, мальтоза и др., привлекают пчел и мух даже при сравнительно низкой концентрации; другие сахара, такие, как галактоза, манноза и пр., распознаются лишь при высокой концентрации, причем пчелы отвергают их. Очень чувствительны к сахарам некоторые бабочки, отличающие от чистой воды раствор сахара с ничтожной концентрацией – 0,0027 %.

Многие другие вещества – кислоты, соли, аминокислоты, масла и пр. могут отвергаться при высокой концентрации, но иногда слабые

растворы некоторых кислот и солей оказывают привлекающее воздействие.

Вкусовые рецепторы располагаются преимущественно на ротовых частях, но возможна и другая их локализация. Так, у пчел, некоторых мух и ряда дневных бабочек они находятся на лапках ног и обнаруживают высокую чувствительность; при прикосновении подошвенной стороны лапок к раствору сахара голодная бабочка реагирует развертыванием хоботка. Наконец, у пчел и складчатокрылых ос (Vespidae) эти рецепторы обнаружены и на концевых члениках усиков.

Высокая степень развития у насекомых химического чувства является существенной стороной их физиологии и служит научной основой при изыскании и применении некоторых приемов химической борьбы с вредными видами. В практике борьбы с вредителями применяют приманочный метод, сущность которого заключается в том, что те или иные привлекающие пищевые вещества обрабатываются ядами и распределяются в местах концентрации вредителя; такие отравленные приманки широко и очень успешно применяются в борьбе с саранчовыми. В борьбе с вредителями изыскиваются и привлекающие вещества, или аттрактанты.

Гигротермическое чувство. Имеет существенное значение в жизни ряда насекомых и в зависимости от условий влажности и температуры среды регулирует поведение особи; оно также контролирует водный баланс и температурный режим тела. Соответствующие рецепторы изучены недостаточно, но установлено, что ощущение влажности локализовано у некоторых насекомых на голове и ее придатках – усиках и щупальцах, ощущение тепла – на усиках, лапках и других органах. Восприятие тепла сильно развито у насекомых, и отдельные виды имеют свою оптимальную температурную зону, к которой они стремятся. Однако границы температурного оптимума зависят также от условий температуры и влажности среды, в которой развивалось насекомое, а также и от фазы его развития.

Зрение. Вместе с химическим чувством, вероятно, играет ведущую роль в жизни насекомых. Органы зрения имеют сложное строение и представлены двоякого рода глазами: сложными и простыми (рис. 28).

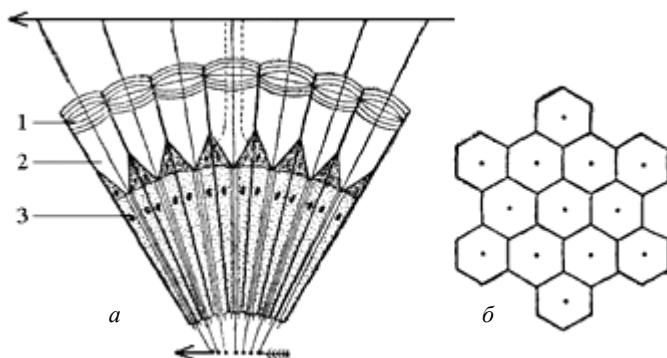


Рис. 28. Схематический разрез (а) и фасетки (б) на поверхности сложного глаза: 1 – роговица; 2 – хрустальный конус; 3 – клетки сетчатки

Сложные, или фасеточные, глаза в числе двух расположены по бокам головы, нередко очень сильно развиты и тогда могут занимать значительную часть головы. Каждый фасеточный глаз состоит из многих зрительных единиц – сенсилл, которые называются омматидиями, число их в сложном глазу может достигать многих сотен и даже тысяч.

Омматидий состоит из трех видов клеток, образующих оптическую, чувствительную и пигментную части (рис. 29). Снаружи каждый омматидий образует на поверхности глаза округлую или шестигранную ячейку – фасетку, отчего сложные глаза и получили свое название. Оптическая, или преломляющая свет, часть омматидия состоит из прозрачного хрусталика и лежащего под ним также прозрачного хрустального конуса. Хрусталик, или роговица, является, в сущности, прозрачной кутикулой, обычно имеет вид двояковыпуклой линзы. Хрустальный конус образован четырьмя удлинёнными прозрачными клетками и совместно с хрусталиком составляет единую оптическую систему – цилиндрическую линзу; длина ее оптической оси значительно превосходит ее диаметр. Чувствительная часть располагается под оптической, образует воспринимающую световые лучи сетчатку, или ретину, и состоит из серии ретиальных клеток. Эти клетки вытянуты вдоль омматидия, располагаются секториально и образуют обкладку его центрального стержня – зрительной палочки, или рабдома. У своего основания ретиальные клетки переходят в нервные волокна, идущие

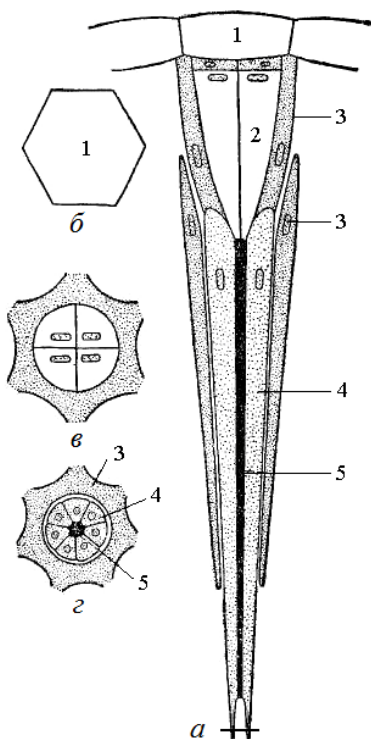


Рис. 29. Схема строения омматидия аппозиционного глаза на продольном (а) и поперечном (б – в) разрезах:

- 1 – хрусталик; 2 – хрустальный конус; 3 – пигментные клетки;
- 4 – ретинальные (зрительные) клетки; 5 – рабдом

щие к зрительным долям головного мозга. Пигментная часть образована пигментными клетками, которые в совокупности составляют обкладку чувствительной части и хрустального конуса; благодаря этому каждый омматидий оптически изолирован от соседнего. Следовательно, пигментная часть выполняет функцию аппарата оптической изоляции.

Дневные насекомые имеют так называемое аппозиционное зрение. Благодаря оптической изоляции с помощью пигментных клеток каждый омматидий превращен в изолированную тонкую трубку; поэтому в него могут проникнуть только лучи, идущие через хрусталик и притом только строго совпадающие с продольной осью омматидия. Эти лучи и достигают зрительной палочки, или рабдома; последний как раз и является воспринимающим элементом сетчатки. Следовательно, поле зрения каждого омматидия очень мало и он видит только ничтожную часть рассматриваемого

предмета. Но большое число омматидиев позволяет резко увеличить поле зрения путем взаимного приложения друг к другу, или аппозиции; в результате из отдельных мельчайших частей изображения образуется, как в мозаике, единое общее изображение. Таким образом, насекомые обладают мозаичным зрением.

Ночные и сумеречные насекомые обладают суперпозиционным зрением, что связано с морфологическими и физиологическими отличиями их омматидиев. В суперпозиционном глазе чувствительная

часть более отдалена от оптической, а пигментные клетки изолируют преимущественно оптическую часть. Благодаря этому к зрительной палочке проникают два вида лучей – прямые и косые; первые попадают в омматидий через хрусталик, а вторые – из соседних омматидиев, что усиливает световой эффект. Следовательно, изображение предмета получается в данном случае не только путем объединения отдельных восприятий, но и путем их наложения, или суперпозиции.

При сильном дневном освещении суперпозиционный глаз приобретает некоторое физиологическое сходство с аппозиционным глазом. Происходит это потому, что пигмент в пигментных клетках на свету начинает перемещаться и распределяется так, что образует темную трубку вокруг омматидия; благодаря этому омматидии оптически почти изолируются друг от друга и получают лучи преимущественно от своей линзы. Эта способность глаза реагировать на степень освещения может рассматриваться как аккомодация. В некоторой степени она свойственна и аппозиционному глазу, что позволяет дневным насекомым быстро приспосабливать глаз к зрению на ярком свете и в тени, например при перелете из открытого места в лес.

С помощью сложных глаз насекомые различают форму, движение, окраску и расстояние до предмета, а также поляризованный свет. Однако большое разнообразие насекомых, их образа жизни и повадок, несомненно, создает и разнообразие особенностей их зрения. Последние зависят от особенностей строения глаз и их омматидиев; диаметр, длина, число последних и другие свойства определяют качество зрения. Считается, что многие виды близоруки и на расстоянии различают только движение; это подтверждается многими опытами. Так, личинки стрекоз бросаются на движущуюся добычу и не замечают неподвижной. Помещенная перед гнездом ос сетка с превосходящими длину их тела ячейками все же преграждает вход в гнездо; только через некоторое время осы научаются пролезать через ячейки этой сетки.

Большинство насекомых слепы к красному цвету, но видят ультрафиолетовое излучение и привлекаются им; диапазон видимых световых волн лежит в пределах 2500–8000 Å. У медоносной пчелы открыта способность различать поляризованный свет, испускаемый голубым небом, что позволяет ей ориентироваться в направлении при полете. Для ряда насекомых установлено также изменение движения в зависимости от направления солнечных лучей, т. е. ориентация по солнечному компасу. Сущность этого процесса заключается в том, что угол падения лучей на те или иные части сетчатки сохраняет свое постоян-

ство в течение какого-то времени; прерванное движение возобновляется под тем же углом, но ввиду перемещения солнца направление движения изменяется на то же число градусов.

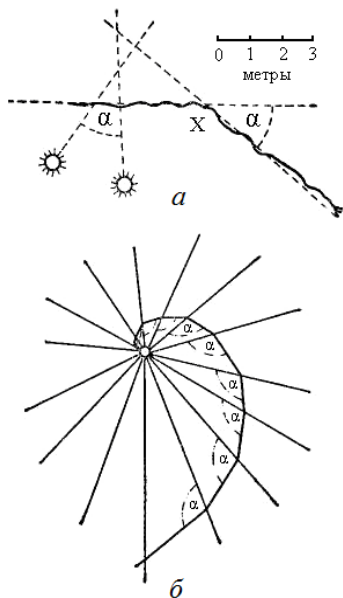


Рис. 30. Ориентация по солнцу и искусственному источнику света: *a* — путь муравья до и после точки X (в ней он был изолирован от солнца на 1 ½ ч); *б* — светокмпасное движение к искусственному источнику света; α — постоянный угол

Близким является светокмпасное движение, которое объясняет прилет ночных насекомых на свет. Световые лучи расходятся радиально, и при косом движении по отношению к ним угол их падения будет меняться; для сохранения фиксированного угла насекомое вынуждено все время изменять свой путь в сторону источника света. Движение идет по логарифмической спирали и в конце концов приводит насекомое к самому источнику света (рис. 30).

Простые глаза, или глазки, располагаются между сложными глазами на лбу и темени либо только на темени (рис. 31). Они малы, обычно в числе трех, и расположены треугольником. Вследствие своего положения в верхней части головы они нередко называются также дорсальными глазками. Морфологически глазки не соответствуют омматидиям сложных глаз. Так,

они иннервируются не из зрительных долей головного мозга, а из срединной части протоцеребрума. Помимо того, на одну оптическую часть у них приходится серия чувствительных частей. Они также лишены хрустального конуса, и их оптическая часть представлена только кутикулярной линзой, т. е. одним хрусталиком.

Глазки развиты далеко не у всех насекомых, в частности, отсутствуют у многих двукрылых и бабочек. У бескрылых или короткокрылых насекомых они также отсутствуют или рудиментарны.

Их роль недостаточно ясна. Установлено, что у ряда форм фокус глазка лежит за чувствительной частью, поэтому восприятия изображения в данном случае быть не может; закрашивание сложных глаз делает этих насекомых слепыми. Вместе с тем существует анатомическая

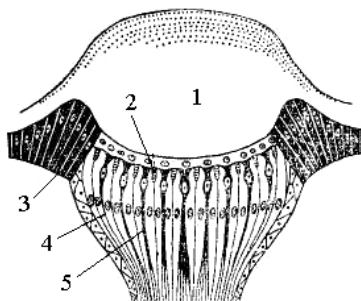


Рис. 31. Схема простого глаза:
1 – хрусталик; 2 – рабдом; 3 – пигментированная гиподерма; 4 – ретинальные клетки; 5 – пигментные клетки ретины

связь глазковых нервов с нервами сложных глаз, что указывает на существование функциональной связи между этими органами. Несомненно, глазки у разных насекомых могут играть неодинаковую роль. Во всяком случае, у многих они оказывают регулирующее воздействие на сложные глаза, обеспечивая устойчивость зрения в условиях колебания интенсивности освещения: при низкой ее интенсивности глазки усиливают реакцию сложных глаз, т. е. становятся синергистами последних, при высокой – проявляют тормозящее воздействие на сложные глаза.

От дорсальных глазков следует отличать боковые, или латеральные, глазки, свойственные личинкам насекомых с полным превращением. Эти глазки, называемые также стеммами, располагаются на боковых частях головы на месте, где у взрослых особей лежат сложные глаза. Число их различно и даже изменчиво в пределах одного и того же вида. Одни виды имеют всего лишь по одному глазку с каждой стороны, у других число их достигает шести и более пар. При переходе насекомого во взрослое состояние боковые глазки атрофируются и заменяются сложными глазами.

Стеммы разнообразны по деталям строения, но для них характерно присутствие хрусталика. У гусениц бабочек есть также хрустальный конус и развит всего один рабдом, что делает такой глазок сходным с омматидием сложного глаза. Но у личинок пилильщиков, некоторых жуков и других насекомых в глазке присутствует несколько или даже

множество рабдомов, а хрустальный конус может отсутствовать; это делает такие стеммы сходными не с омматидами, а с дорсальными глазками.

Боковые глазки иннервируются от зрительных долей головного мозга, и их зрительная функция бесспорна.

Некоторые насекомые сохраняют способность реагировать на свет при удалении глаз и глазков или покрытии их черным лаком; тараканы при этом избегают света, как и в нормальном состоянии, а гусеницы сохраняют положительную реакцию и движутся к источнику света. Безглазые пещерные насекомые также могут реагировать на свет. Очевидно, поверхность тела насекомых способна ощущать свет, и поэтому можно говорить о кожной светочувствительности.

1.2.3. Поведение насекомых

Насекомые отличаются высоко развитой способностью воспринимать и реагировать на многообразные сигналы из внешней среды – зрительные, химические, тактильные, слуховые, тепловые и др. Эти сигналы поступают из двух совершенно разных источников – от особей своего вида и от экологических факторов, но организм отвечает на них совокупностью целесообразных действий, включая и наследственно обусловленные повадки. Такая совокупная единая реакция организма обозначается понятием «поведение», а раздел физиологии, изучающий его, называется этологией.

Поведение определяется не только внешними раздражителями, но и зависит от внутреннего физиологического состояния особи. В его основе лежит ответная реакция на раздражение, т. е. рефлекс. В целом поведение складывается из безусловных и условных рефлексов.

Безусловные рефлексы – это врожденные реакции, т. е. рефлексы, с которыми организм рождается, наследуя их от родителей. Они составляют основу нервной деятельности насекомых, необычайно разнообразны и характерны для отдельных видов, а также родов, семейств и даже отрядов.

Безусловные рефлексы могут проявляться в виде простых актов и в виде более или менее сложных форм поведения. К числу простых актов следует отнести разнообразные движения, реакции раздражения и пр. Примером может служить рефлекс взлета у саранчи, возникающий при потере контакта ног с субстратом.

Движения и ориентацию тела по отношению к источнику раздражения часто называют таксисами или тропизмами.

Таксисы у насекомых разнообразны. К их числу относятся: термотаксис – движения по отношению к источнику тепла, гигротаксис – движения по отношению к влаге, фототаксис – по отношению к свету, хемотаксис – в химическом поле раздражения, геотаксис – по отношению к земному тяготению и пр. Вследствие своего приспособительного значения таксисы могут быть положительными и отрицательными, т. е. будут направлены или к источнику раздражения, или от него. Примерами положительного таксиса могут быть случаи концентрации насекомых на теплых местах: весенних мух – на освещенных солнцем стенах домов, комнатной мухи осенью – на поверхности теплой печки, личинок саранчовых – на теплой поверхности почвы и пр. При повышении температуры субстрата сверх оптимального уровня насекомые уходят в более прохладное место, т. е. знак таксиса меняется на обратный. Роль влажности в жизни насекомых также очень велика. Примером положительного гигротаксиса может служить поведение личинок жуков-щелкунов из рода *Agriotes*, а отрицательного – мучного хрущака.

Фототаксис также часто проявляется у насекомых. Наиболее обычными его примерами являются прилет многих насекомых ночью на источник света или уход в дневные часы ночных видов в укрытые темные места.

Хемотаксис, несомненно, играет очень большую роль в поведении насекомых, особенно в поиске пищи, отыскании мест для яйцекладки, сближении особей и полов. У ряда насекомых обнаружена реакция и на земное тяготение. Например, для индийского палочника характерен отрицательный геотаксис, поэтому он всплывает и держится на растениях; гусеницы бабочек также наделены отрицательным геотаксисом, но виды, окукляющиеся в почве, перед окукливанием приобретают положительный геотаксис.

Способность положительно или отрицательно реагировать на разнообразные внешние воздействия широко используется для разработки мер борьбы с насекомыми и учета их численности.

Некоторые внешние воздействия способны вызывать у насекомых рефлекс общего торможения. Так, при толчке или потере соприкосновения с субстратом многие жуки, клопы, гусеницы бабочек становятся неподвижными; падая на землю, они там делаются незаметными, как говорят иногда, «притворяются мертвыми». Такая рефлекторная неподвижность называется также танатозом.

Инстинкты представляют собой уже более сложную форму поведения и имеют громадное значение в жизни особи и вида в целом.

Инстинкты являются сложными врожденными рефлексам, не зависят от выучки и проявляются лишь под воздействием внутренних раздражителей как следствие особого физиологического состояния организма – голода, половой зрелости, фазы развития и пр. Такими раздражителями могут быть гормоны, недостаток в организме необходимых веществ и пр. Рефлексы, из которых складывается тот или иной инстинкт, тесно взаимосвязаны и проявляются в серии строго последовательных действий – в виде цепного рефлекса; в такой цепи рефлексов каждый предшествующий является неперменным раздражителем для последующего. В конечном итоге инстинкт проявляется в серии целесообразных актов, нередко изумляющих нас своей сложностью и кажущейся продуманностью.

Условные рефлексы составляют основу высшей нервной деятельности организма. Они индивидуальны и временны, т. е. вырабатываются в течение жизни особи и способны исчезать. Возникают условные рефлексы под воздействием двух одновременных раздражителей – безусловного (например, воздействие пищи) и условного, или сигнального (воздействие любого фактора среды); исчезают они при отсутствии повторяющихся воздействий условного раздражителя, т. е. при отсутствии подкрепления с его стороны.

Физиологической основой условных рефлексов является временная ассоциативная связь, возникающая между различными центрами высшего ассоциативного отдела центральной нервной системы. Поэтому нервная деятельность на основе условных рефлексов нередко обозначается как принцип временных связей. Последние имеют существенное значение в жизни насекомых и составляют особо заметный элемент поведения у так называемых общественных насекомых – пчел, муравьев, ос, термитов. Отправляясь на добычу, эти насекомые способны запоминать местонахождение источника пищи, дорогу к нему и от него назад к гнезду и пр. Органы чувств при этом воспринимают встречающиеся на пути от условных раздражителей различные зрительные, обонятельные и другие сигнальные раздражения; по этим сигнальным раздражениям насекомые способны неоднократно повторять свой путь, находить источник пищи и пр.

1.2.4. Мышечная система насекомых

Насекомые имеют хорошо развитую и дифференцированную мышечную систему. Мышцы соединяют подвижные части скелета и приводят их в действие. Как скелетная, так и висцеральная, т. е. внутренностная, мускулатура построена из поперечнополосатых мышечных волокон.

Мышечное волокно у насекомых, как и у позвоночных животных, состоит из миофибрилл, погруженных в саркоплазму с многочисленными ядрами и митохондриями, богатыми окислительными ферментами. Снаружи каждое мышечное волокно окружено тонкой эластичной оболочкой – сарколеммой. Прикрепление мышц к кутикуле обеспечивается видоизмененными тонкими волокнами – тонофибриллами, которые представляют собой окончания миофибрилл.

Скелетные мышцы обслуживают движение тела, ходильных конечностей, ротовых органов, усиков и других придатков, а у взрослых насекомых – и крыловых органов. Обычно начало мышцы фиксировано на относительно неподвижной части скелета, а вершина – на другой, подвижной его части. Сокращение мышцы вызывает смещение одного склерита по отношению к другому. Прикрепление мышц к кутикуле (скелету) обеспечивается тонкими волокнами, отходящими от конца мышцы, – тонофибриллами. Скелетные мышцы образуют три группы: головную, грудную и брюшную. Все они составляют скелетно-мышечную систему насекомых.

Основу брюшной группы составляют продольные, боковые и поперечные мышцы.

Продольные мышцы состоят из спинных и вентральных (рис. 32). Сокращаясь совместно, они действуют как ретракторы, т. е. укорачивают брюшко путем сближения его сегментов, но при сокращении отдельно вентральные изгибают брюшко вниз, а спинные выпрямляют его или изгибают

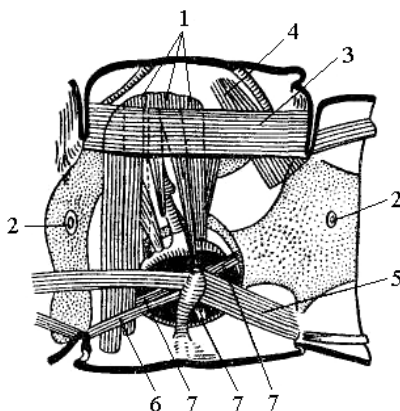


Рис. 32. Схема части мускулатуры заднегруди насекомого: 1 – семь дорсовентральных мышц; 2 – дыхальца; 3 – продольная спинная мышца; 4 – косая спинная мышца; 5 – продольная брюшная мышца; 6 – продольная вентральная мышца; 7 – субкоксовые мышцы

вверх. Боковые мышцы расположены дорсовентрально и при сокращении сплющивают брюшко, обеспечивают его дыхательные движения. Поперечные мышцы участвуют в образовании верхней и нижней диафрагм, играющих важную роль в работе сердца.

Грудная группа состоит из продольных, дорсовентральных, плеиральных и ножных мышц (рис. 33). Продольные, как и брюшные, состоят из спинных и вентральных. В состав дорсовентральных мышц входят элеваторы крыльев и мышцы, связанные с основанием ног. При сокращении мышц происходит превращение химической энергии в механическую работу.

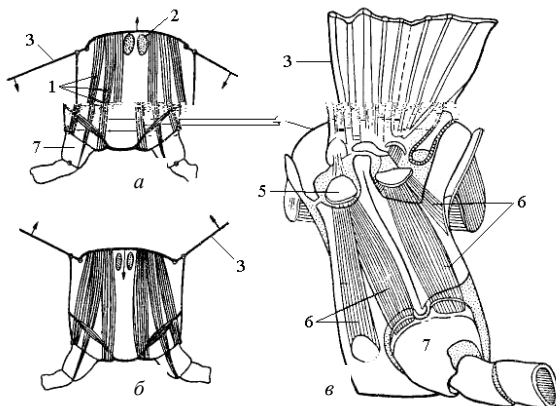


Рис. 33. Мышцы крылового мотора насекомых: *а* – поперечный разрез грудного сегмента с мышцами непрямого действия при опущенных крыльях; *б* – то же, при приподнятых крыльях; *в* – плеиральные мышцы грудного сегмента сбоку; 1 – дорсовентральные мышцы; 2 – продольные мышцы; 3 – крылья; 4 – спинка; 5 – базитарная пластинка; 6 – передняя и задняя пара плеиральных мышц; 7 – тазик

Биохимическая сторона этих сокращений заключается в том, что в состав мышц входит сложный белок актомиозин, обладающий сократительными свойствами, а также способностью катализировать гидролиз аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), в молекулах которой содержится запас химической энергии, необходимой для работы мышц. Дефосфорилирование АТФ, т. е. отщепление от нее при гидролизе фосфорной кислоты (H_3PO_4), сопровождается выделением химической энергии, которая и используется мышцей для механической работы – сокращения. Белок актомиозин изменяет свои физические свойства и этим осуществляет сократительную функцию. Энергия АТФ восста-

навливается за счет H_3PO_4 . В синтезе АТФ участвует кислород, а значит, дыхание является обязательным процессом, обеспечивающим образование АТФ в мышцах.

Работа мышц регулируется нервной системой. Для этого в скелетной мускулатуре имеются периферические разветвления окончаний нервных клеток, контактирующие с мышечными волокнами. В синаптических зонах осуществляется переход возбуждения с нерва на мышцу.

1.2.5. Пищеварительная система насекомых

Пищеварительная система насекомых состоит из кишечного канала и функционально связанных с ним слюнных желез (рис. 34).

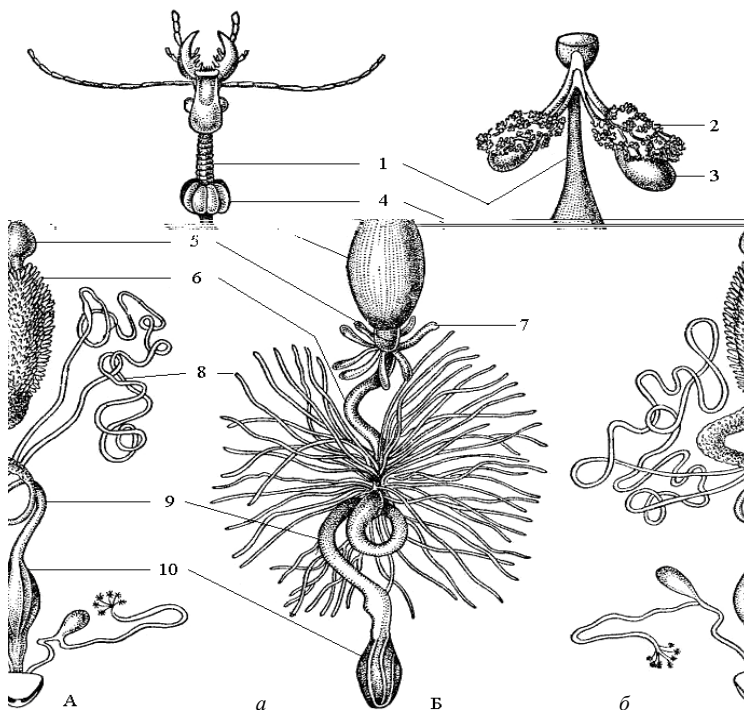


Рис. 34. Пищеварительная система: *а* – жужелицы; *б* – черного таракана; 1 – пищевод; 2 – слюнная железа; 3 – резервуар слюнной железы; 4 – зуб; 5 – мышечный желудок; 6 – средняя кишка; 7 – слепые отростки средней кишки; 8 – мальпигиевы сосуды; 9 – задняя кишка; 10 – прямая кишка

Кишечный канал начинается ротовым отверстием в головном отделе тела и заканчивается анальным отверстием на конце брюшка. Он состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок. Передняя и задняя кишки образовались при впячивании наружного зародышевого листка – эктодермы во время развития зародыша и внутри выстланы содержащей хитин кутикулой; средняя кишка происходит из внутреннего зародышевого листка – энтодермы, и ее внутренние стенки выстланы клетками железистого эпителия.

Передняя кишка подразделяется на глотку, пищевод, зоб и преджелудок, или мышечный желудок (рис. 35). Пищевод в виде длинной и тонкой трубки часто без резкой границы переходит в объемистый тонкостенный зоб, который служит резервуаром для накопления и переваривания (но не всасывания) пищи. У некоторых чешуекрылых и двукрылых зоб обособлен от пищевода и соединяется с ним узким протоком. Мышечный желудок, если он развит, имеет сильную мускулатуру и изнутри несет хитиновые зубцы (рис. 36). Его функция заключается в механической обработке пищи.

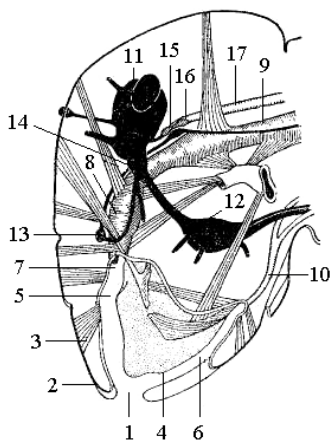


Рис. 35. Продольный срез головы таракана (мышцы продольно заштрихованы): 1 – предротовая полость; 2 – верхняя губа; 3 – мышца верхней губы; 4 – подглоточник; 5 – цибарий; 6 – слюварий; 7 – ротовое отверстие; 8 – глотка; 9 – пищевод; 10 – проток слюнной железы; 11 – надглоточный узел (головной мозг); 12 – подглоточный узел; 13 – лобный узел; 14 – возвратный нерв; 15 – кардиальные тела; 16 – прилежащие тела; 17 – аорта

Предполагают, что мышечный желудок служит для дополнительного размельчения пищи (таракановые, кузнечики, некоторые личинки усачей), для передачи пищи в среднюю кишку (пчелиные) и пищеварительных ферментов из средней кишки в зоб и пищевод (жуки, жужелицы) и т. д. Передняя кишка заканчивается кардиальным клапаном, часто свисающим в просвет средней кишки. Этот клапан регулирует поступление пищи и связан с формированием перитрофической оболочки.

Средняя кишка имеет различные форму и объем. Она не подразделяется на отделы, выстлана изнутри железистым эпителием и нередко называется желудком. В простейшем случае она представляет собой трубку (первичнобескрылые, многие бабочки, комары и их личинки); у медоносной пчелы она удлинена, имеет кольцевые складки и образует изгиб; у жуков-навозников средняя кишка закручена спирально в несколько оборотов. Объем средней кишки у насекомых часто увеличивается за счет образования слепых отростков (прямокрылые, личинки некоторых пластинчатоусых).

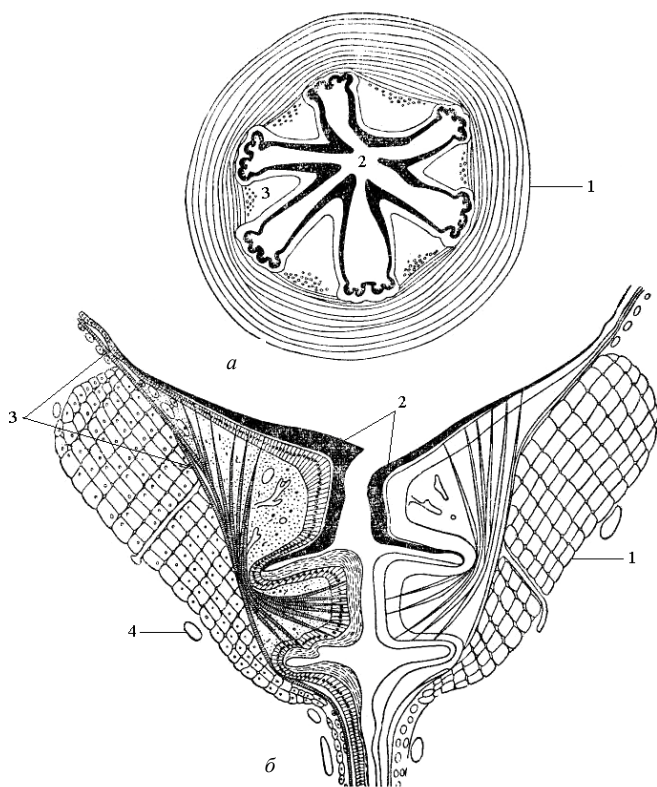


Рис. 36. Мышечный желудок черного таракана: *а* – на поперечном разрезе; *б* – на продольном разрезе; 1 – кольцевые мышцы; 2 – хитиновые зубцы; 3 – продольные мышцы; 4 – трахеи

В средней кишке происходит выделение пищеварительных ферментов и всасывание пищи. Кроме того, у многих насекомых эпителий средней кишки выделяет перитрофическую оболочку, которая защищает стенки кишечника от повреждения частицами пищи и обеспечивает более полное использование ферментов, проникающих через нее. Клетки эпителия возобновляются за счет регенеративных клеток, расположенных группами; часто они углублены и образуют крипты, выступающие над поверхностью кишки.

У представителей отряда полужесткокрылых средняя кишка подразделена на отделы. Например, у клопа вредной черепашки она состоит из четырех отделов, причем выделение пищеварительных ферментов происходит в первых трех (максимально – в первом отделе), всасывание – в третьем, а четвертый отдел служит главным образом вместилищем микроорганизмов симбионтов, принимающих участие в переваривании пищи. У многих равнокрылых конец передней кишки или начало средней соприкасаются с концом средней или началом задней кишки. Через образовавшуюся фильтрационную камеру избыток воды с частью растворенных сахаров переходит в заднюю кишку и выбрасывается наружу в виде пади, или медвяной росы, а белки и другие высокомолекулярные соединения задерживаются и попадают в среднюю кишку.

Задняя кишка начинается коротким пилорическим клапаном, куда впадают мальпигиевы сосуды. У большинства насекомых задняя кишка включает в себя тонкую, толстую и прямую кишки, между которыми находится ректальный клапан. Степень обособления этих вторичных отделов различна у разных групп насекомых. У многих клопов не выражена тонкая кишка, у личинок некоторых долгожков, питающихся древесиной, непарный вырост тонкой кишки является «бродильной камерой», где, вероятно, проходит процесс переваривания клетчатки, и т. д. Основными функциями задней кишки являются: отсасывание воды из остатков пищевой массы, формирование экскрементов и выведение их наружу через анальное отверстие.

Особенности питания и пищеварения. Пища, поступающая в организм насекомого в виде сложных высокомолекулярных соединений, для ее усвоения нуждается в переработке, которая осуществляется механическим и биохимическим путем. Механическая переработка твердой пищи заключается в размельчении ее грызущими ротовыми органами и в ряде случаев с помощью мышечного желудка.

Биохимическая переработка связана с расщеплением основных компонентов пищи – белков, жиров и углеводов. Первый этап этого процесса начинается уже в ротовой полости и пищеводе, где на пищу действуют ферменты слюнных желез. Например, слюнная железа пчелы является главным источником инвертазы при расщеплении сахарозы на глюкозу и фруктозу меда. Однако основным местом переваривания и всасывания пищи является средняя кишка. Источниками ферментов, осуществляющих расщепление пищи, т. е. являющихся катализаторами, служат клетки эпителия. Они продуцируют карбогидразы, гидролизующие сложные сахара, т. е. поли- и дисахариды, до моносахаридов; протеазы, расщепляющие белки до дипептидов и аминокислот, и липазы, отщепляющие жирные кислоты от молекул жиров (липидов). Только продукты окончательного гидролиза основных компонентов пищи могут всасываться стенками кишечника и попадать в кровь.

В зависимости от пищевой специализации насекомых меняется и соотношение различных групп ферментов. Так, у хищников преобладают протеолитические ферменты, или протеазы, у растительноядных форм – карболитические ферменты, или карбогидразы. Протеолитические ферменты расщепляют белок, липолитические – жир, карболитические ферменты гидролизуют углеводы. Каждая из групп ферментов (протеолитические, липолитические и карболитические) содержит ряд ферментов, специализированных на гидролизе строго определенных белков, жиров и углеводов. При этом набор таких ферментов в железистой системе насекомого определяется его пищевым режимом. Пища при приеме смачивается выделениями слюнных желез, содержащих амилазы, под действием последних крахмал пищи расщепляется до моносахара – глюкозы. Это происходит в передней кишке. В средней кишке гидролизу подвергаются белки, жиры и углеводы. Белки расщепляются до аминокислот, которые уже не являются коллоидными веществами и поэтому легко диффундируют через клеточную оболочку и всасываются стенками кишечника. Жиры под действием липаз расщепляются на глицерин и жирные кислоты. Кислоты со щелочами образуют соли, т. е. мыла. Они хорошо растворимы в воде и легко усваиваются стенками кишечника. Некоторые насекомые выделяют специальные ферменты, расщепляющие такие трудноперевариваемые вещества, как клетчатка (целлюлоза у личинок усачей) или роговое вещество (кератиназа у личинок кожеедов) и т. д. Часто клетчатку разрушают симбиотические бактерии и простейшие, живущие в кишечнике некоторых насекомых (термитов, личинок хрущей и др.).

Если пища содержит такие вещества, как древесина, воск, то у одних насекомых она переваривается собственными ферментами, у других – ферментами живущих в кишечнике симбионтов – бактерий и простейших. Гидролизировав пищу для себя, такие микроорганизмы создают возможность усвоения пищи и насекомым-хозяевам. Проникновение симбиотических микроорганизмов в тело насекомого происходит вместе с пищей или от матери через ее яичники.

Обработка пищи ферментами часто наблюдается еще до поступления ее в полость кишечного канала. Это явление получило название внекишечного пищеварения. Например, клопы черепашки вводят в зерно злаков при проколе ферменты слюны, которые осуществляют биохимические изменения в содержимом зерна (в частности, разрушают клейковину), облегчая его всасывание. Еще ярче выражено внекишечное пищеварение у хищных насекомых. Так, личинки златоглазок и других сетчатокрылых вводят в тело жертвы пищеварительные ферменты через каналы в челюстях, а несколько минут спустя по тем же каналам происходит всасывание гидролизованной пищи.

Отыскивая пищу, растениеядные насекомые реагируют на определенные химические компоненты растений. Стимулами, привлекающими или отталкивающими насекомое, могут быть различные органические соединения, которые содержатся в пище, но часто не имеют питательной ценности. При этом различают пищевые аттрактанты, антифиданты и репелленты.

Пищевыми аттрактантами называют химические вещества, привлекающие данный вид насекомых. Глюкозиды горчичного масла – синигрин и прогоитрин – соответственно привлекают белянок и капустную моль, терпены, содержащиеся в коре хвойных деревьев, – короedов и заболонников (например, α -терпинол привлекает соснового лубоеда) и т. д.

Антифиданты, или антифидинги, подавляют или не допускают питания насекомых на источнике пищи. При обработке растений даже малыми количествами антифидантов насекомые, находящиеся на растении, прекращают питание и часто погибают от голода. К ним относятся алкалоиды, алкалоид-глюкозиды, фенольные соединения, такие, как никотин, томатын, танины, а также терпеноиды, комплексные соединения меди, оловоорганические антифиданты. Так, тетратерпен азадирахтин в виде фракций масла, извлеченного из широко распространенного в Индии дерева мелия азадирахта, обладает высокой антифидантной активностью для некоторых видов совков и пустынной са-

ранчи схистоцерки; имаго колорадского жука в течение 14 дней практически полностью отвергали листья картофеля, обработанные таннином; оксинолин-медь, медный купорос в концентрации 0,05 моль/л заметно угнетали питание гусениц последнего возраста капустной совки, а в концентрации 0,01 моль/л – личинок колорадского жука и т. д.

Близки по своему действию и репелленты, т. е. вещества, отпугивающие насекомых и других животных. Высокая активность (коэффициент репеллентности свыше 80 % в течение двух недель) выявлена у двуалкилированных эфиров миндальной кислоты для малого мучного хрущака. Предложено устройство в виде патронташа, заполненного диспенсерами с репеллентом, которое накладывают на ствол в дневное время с целью отпугивания гусениц непарного и кольчатого шелкопрядов, совершающих регулярные миграции из подстилки на крону. В качестве репеллента используют смесь органических соединений алифатического альдегида, дисульфида с атомами углерода и карбоксильную кислоту, сохраняющую активность в природе в течение двух вегетационных периодов.

Кратковременно, лишь в течение нескольких часов, действуют диметилфталат и дибутилфталат, отпугивающие от человека и животных кровососущих двукрылых насекомых. Разработаны также композиции репеллентов, отпугивающие мышевидных грызунов и зайцев от плодовых деревьев и птиц от высеянных семян.

1.2.6. Кровеносная система насекомых

Органы кровообращения. Кровеносная система насекомых незамкнутая. Она представлена спинным сосудом, который располагается в перикардиальном отделе тела и состоит из сердца и аорты (рис. 37). Сердце состоит из ряда камер. В каждой камере имеется по паре боковых отверстий – остий. Края отверстий завернуты с образованием остиальных клапанов. При диастоле они пропускают кровь в полость сердца, при систоле закрываются. Иногда края остиальных клапанов вдаются в полость следующей камеры сердца и играют роль межкамерного клапана. Непосредственно под сердцем располагаются парные пучки мышц треугольной формы – крыловидные мышцы. Они входят в состав верхней диафрагмы и связаны с нижней стенкой сердца.

Кровообращение происходит вследствие пульсации камер сердца и работы верхней и нижней диафрагм. Пульсация обеспечивает продвижение крови по спинному сосуду сзади наперед. Пульсация сердца и диафрагм обеспечивает всасывание крови и продвижение ее по направлению к аорте. Из аорты кровь изливается в полость головы, а затем переходит в полость тела. Движение крови подкрепляется работой диафрагм. При сокращении крыловидных мышц верхняя диафрагма несколько опускается вниз, при этом увеличивается емкость околосердечной полости, куда и устремляется кровь. Нижняя диафрагма,

если она развита, своими сокращениями способствует продвижению крови преимущественно спереди назад. В целом отсасывающая работа сердца при содействии верхней диафрагмы способствует тому, что в задней части тела кровяное давление снижается, а в передней, наоборот, благодаря непрерывному излиянию крови из аорты имеет тенденцию к повышению. Все это способствует циркуляции крови и возникновению кровообращения: по спинному сосуду – вперед, а в полости тела – назад. Число сокращений камер сердца зависит от вида насекомого, его физиологического состояния, условий среды и колеблется от 15–30 до 150 сокращений в 1 мин.

Продвижению крови в различные придатки тела (усики, ноги, крылья, придатки брюшка) способствуют местные пульсирующие органы в виде ампул или сокращающихся перепонок, связанных с мышцами.

Кровь. Кровь насекомых, или гемолимфа, состоит из жидкой плазмы и клеточных элементов, или кровяных телец, гемоцитов; рН гемолимфы 6–7. Плазма обычно бесцветна или окрашена в зеленоватый цвет. Лишь у живущих в илистом грунте личинок комаров-звонцов, или моты-

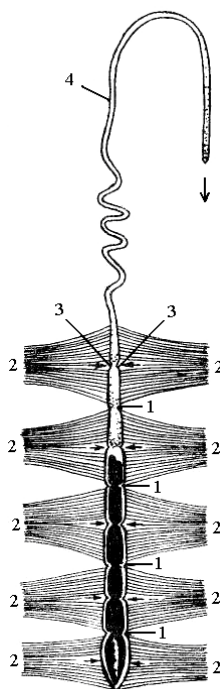


Рис. 37. Спинной сосуд пчелы: 1 – клапаны сердца; 2 – крыловидные мышцы; 3 – щелевидные отверстия – остии; 4 – аорта (стрелками показано направление движения крови)

лей, плазма окрашена в красный цвет в связи с присутствием вещества, по биохимическому составу достаточно близкого к гемоглобину крови позвоночных.

Плазма содержит неорганические соли, белки, аминокислоты, углеводы, жиры, мочевую кислоту, ферменты, гормоны, пигменты, воду (75–90 %). Гемоциты имеют мезодермальное происхождение. Форма их бывает различной. Встречаются как подвижные, так и неподвижные гемоциты. В 1 мм^3 гемолимфы, например, божьей коровки содержится до 80 тыс. гемоцитов. Различают три типа гемоцитов: 1) хромофильные лейкоциты; 2) амебоциты; 3) фагоциты (гемоциты с зернистой или гомогенной плазмой).

Функции гемолимфы: 1) разнос по телу питательных веществ и снабжение ими тканей; 2) поглощение из тканей вредных продуктов обмена и перенос их к органам выделения; 3) регуляция физиологических процессов благодаря содержанию в ней гормонов, выделяемых железами внутренней секреции; 4) механическая – создание необходимого внутреннего давления, или тургора; 5) защитная – выбрызгивание крови для самозащиты (кузнечики, саранча) или содержание в ней сильно действующих биологически активных веществ, выделяемых наружу при опасности; 6) иммунная – осуществляется в двух направлениях: с помощью фагоцитов и гуморально. Фагоциты переваривают попавшие в тело бактерии или окружают их и образуют вокруг них капсулу, изолируя тем самым бактерии от организма. Гуморальный иммунитет состоит в том, что при повторных инфекциях в крови вырабатываются особые химические антитела, противостоящие воздействию патогенных организмов.

Дыхательная функция крови у насекомых незначительна. Так как из-за отсутствия гемоглобина емкость гемолимфы невелика, то ее дыхательная функция ограничена главным образом количеством растворенного в ней кислорода.

1.2.7. Органы дыхания насекомых

Дыхательная система насекомых состоит из дыхалец (стигм), трахей и трахеол (рис. 38). Дыхание их осуществляется через систему трахей, распространенных по всему телу, реже – через поверхность кожных покровов. Трахеи представлены полыми трубками, выстланными хитином в виде спиральных утолщений (тенидий), препятствующих спаданию трахей при движении и изгибах тела. Трахеи разветвляются на мельчайшие капилляры – трахеолы диаметром менее 1 мкм , доставляющие кислород воздуха непосредственно к тканям и клеткам тела.

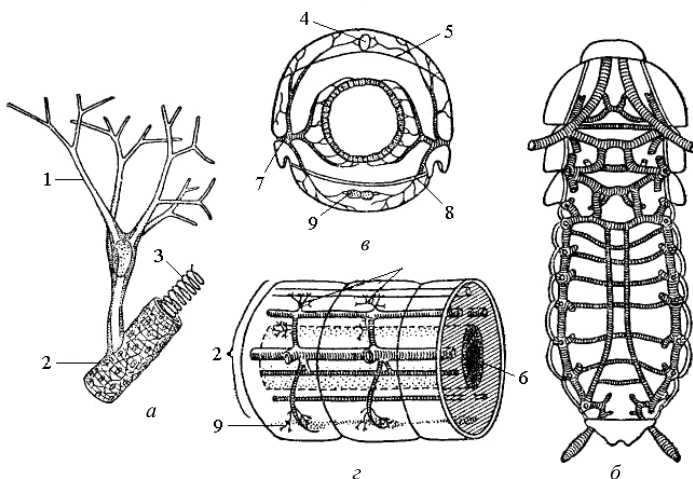


Рис. 38. Трахейная система: *а* – окончание трахей с трахеолами; *б* – часть главнейших стволов трахей у черного таракана; *в* – схема поперечного ветвления трахей в сегменте; *г* – схема продольных стволов трахей в сегментах; 1 – трахеолы; 2 – трахеи; 3 – тении; 4 – сердце; 5 – верхняя диафрагма; 6 – кишечник; 7 – стигма; 8 – нижняя диафрагма; 9 – нервная цепочка

Наружу трахеи открываются парными дыхальцами, расположенными по бокам тела. У большинства взрослых насекомых и у личинок насекомых с неполным превращением развито десять пар дыхалец – две пары на груди и восемь пар на брюшке. Но у ряда групп высших насекомых, особенно их личинок и куколок, число дыхалец сокращается или они отсутствуют (первичнобескрылые, личинки паразитических и водных насекомых). Дыхальца устроены сложно: отверстие, затем кольцеобразный склерит (рама), за ним особая камера – атриум и замыкательный аппарат, который может быть наружным или внутренним.

Атриум лишен спиральной выкладки, служит входом в стигмальную трахею и снабжен фильтрующим аппаратом, предохраняющим дыхательную систему от засорения (рис. 39). У прямокрылых, жуков, пчелиных, двукрылых и некоторых других летающих насекомых развиты воздушные мешки, представляющие собой местное расширение трахейных стволов, идущих от дыхалец. Они лишены спиральных утолщений, и полость их может спадаться при выдохе.

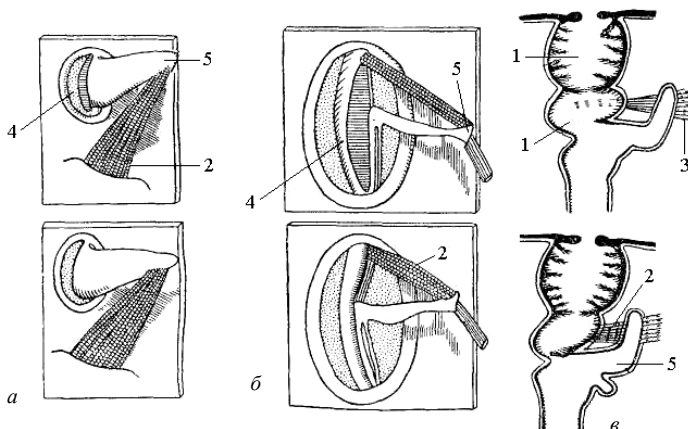


Рис. 39. Дыхальца и их замыкательный аппарат: *а* – брюшное дыхальце клопа; *б* – дыхальце гусеницы бабочки; *в* – брюшное дыхальце муравья: открытое (сверху) и закрытое (снизу); 1 – атриум; 2 – закрывающая мышца; 3 – открывающая мышца; 4 – рама; 5 – замыкающий рычаг

Дыхание. Поступление воздуха в трахейную систему происходит чаще всего активно, с помощью дыхательных движений. При этом те или иные дыхальца открываются или закрываются, выполняя вдох или выдох. Ритм дыхательных движений зависит от вида насекомого, его состояния и внешних условий. Так, медоносная пчела в покое совершает около 40 дыхательных движений в 1 мин, а в движении – до 120; у некоторых саранчовых увеличение числа их от 6 до 26 и более происходит при повышении температуры среды от 0 до 27 °C и выше.

У многих видов насекомых воздух вдыхается через грудные, а выдыхается через брюшные дыхальца. Ритм работы дыхалец связан с дыхательными движениями брюшка; при повышении и понижении давления воздуха, вызываемых этими движениями, одни дыхальца открываются наружу, другие – внутрь тела насекомого. Однако под влиянием больших доз углекислого газа, различных ядов, а иногда и без видимых причин циркуляция воздуха может измениться, т. е. он начинает поступать через брюшные дыхальца, а выходит через грудные. Кроме этого при повышении содержания углекислого газа и недостатке кислорода в окружающей среде дыхальца остаются открытыми более продолжительное время, в связи с чем фумигация помещения против вредителей будет более эффективной.

Дыхание представляет собой окислительный процесс, идущий за счет потребления кислорода и выделения углекислоты. Процесс окисления идет при участии окислительных ферментов – оксидаз, сопровождается постепенным расщеплением молекул расходуемых соединений – углеводов, жиров, белков – и выделением энергии. Расщепление этих соединений в конечном счете завершается образованием углекислого газа и воды, а для белков еще и появлением продуктов их распада, связываемых в более безопасные для организма соединения типа мочевины и ее солей. Освобождающаяся при этом тепловая и механическая энергия идет на поддержание жизнедеятельности организма. Этим определяется физиологическая необходимость дыхания.

Таким образом, дыхание сопровождается газообменом. Процесс газообмена характеризуется дыхательным коэффициентом (ДК), представляющим собой отношение выделенного углекислого газа к общему количеству поглощенного кислорода. По этому показателю можно судить, какие вещества используются в данный момент в качестве источника энергии. При окислении углеводов $ДК = 1$, так как количество поглощенных молекул кислорода и выделенных молекул углекислого газа равно между собой: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6C$

1.2.8. Органы выделения насекомых

Выделение различных веществ организмом насекомого складывается из трех процессов – экскреции, секреции и инкреции, или внутренней секреции. В соответствии с этим различают экскреторную, секреторную и эндокринную системы. Общим их свойством является способность выделять наружу или внутрь разнообразные вещества и тем самым участвовать в обмене веществ в организме. В одних случаях образуются вредные или бесполезные продукты обмена веществ, и они удаляются из организма, а в других случаях разнообразные органы и железы выделяют необходимые для нормальной жизнедеятельности вещества.

Экскреторная система и экскреция. Экскреция представляет собой процесс выделения ненужных и вредных для организма веществ – экскретов, образующихся в процессе обмена веществ вне пищеварительной системы. К ним относятся: растворимые продукты азотного обмена в виде мочевой кислоты и ее солей, щавелевая и фосфорная кислоты, катионы калия, натрия и пр. Экскреторная, или выделительная, система поддерживает относительное биохимическое постоянство внутренней среды и контролирует ионный состав крови. Экскреторные органы делят на две группы: выводящие экскреты и накапливающие их в клетках. К первой группе относятся мальпигиевы сосуды и нижнегубные железы некоторых насекомых, ко второй – уратные клетки жирового тела.

Мальпигиевы сосуды являются основным экскреторным органом. Они представляют собой слепые на свободном конце трубочки, впадающие в кишечник впереди или позади пилорического клапана, т. е. на границе между средним и задним отделом кишечника. Стенки мальпигиевых сосудов состоят изнутри из одного слоя эпителиальных клеток, снаружи одеты базальной перепонкой и нередко имеют собственную мускулатуру, обеспечивающую им подвижность (см. рис. 20). Количество трубочек колеблется от двух (червецы) до 250 (пустынная саранча). Однако, несмотря на резкие различия в числе трубочек, величина их поверхности, приходящаяся на единицу массы, довольно близка. Так, 60 трубочек таракана имеют поверхность 132 тыс. мм^2 , что составляет 412 мм^2 на 1 мг массы тела, тогда как поверхность шести сосудов бабочки из семейства коконопрядов составляет 209 тыс. мм^2 , или 500 мм^2 на 1 мг массы тела.

В процессе контакта гемолимфы со стенками мальпигиевых сосудов водные растворы мочекислых солей K и Na (ураты) проникают

в полость концевой отдела сосудов. По пути в основной отдел имеющаяся в мальпигиевом сосуде свободная углекислота вытесняет мочевую кислоту из уратов, в результате чего образуются карбонат калия и свободная мочевая кислота. Последняя по мере повышения ее концентрации выпадает в виде мелких кристаллов и выводится из сосуда в кишечник, а затем через анальное отверстие вместе с экскрементами задней кишки – наружу. Легкорастворимый карбонат калия вместе с водой поступает через стенки сосуда снова в кровь, встречает там мочевую кислоту, образует ураты, которые снова попадают в полость мальпигиева сосуда и т. д.

Кроме экскреторных мальпигиевы сосуды могут выполнять и дополнительные, секреторные функции. У личинок сетчатокрылых и некоторых жуков они выделяют секрет, используемый для образования кокона или для цементирования кокона солями кальция. У жуков и некоторых других жуков мальпигиевы сосуды выделяют также пищеварительный фермент дипептидазу.

Экскреторными функциями обладают нижнегубные, или лабиальные, железы у некоторых первичнобескрылых (ногохвосток, щетинохвосток). Они расположены в голове в виде парных образований и имеют общий канал, открывающийся у основания нижней губы.

К экскреторным органам, накапливающим экскреты, относятся уратные клетки жирового тела. Экскреты откладываются в виде кристаллов мочевой кислоты, свободно взвешенных в цитоплазме. Отложение мочевой кислоты в жировом теле может существовать наряду с обычной ее экскрецией через мальпигиевы сосуды. Однако у личинок и куколок внутренних паразитов насекомых вынос экскретов наружу происходит лишь после вылета имаго. Выведение их в организм хозяина в более ранний период могло бы привести к отравлению и гибели самого паразита.

Экзокринные железы и секреция. Секреция представляет собой процесс выделения различных веществ, или секретов, нужных организму. К экзокринным железам, осуществляющим этот процесс, относятся уже отмеченные выше: 1) слюнные железы и железистый эпителий средней кишки, выделяющие пищеварительные ферменты; восковые, лаковые, шелкоотделительные железы, секрет которых служит для механической защиты тела; 2) железы, выделяющие биологически активные вещества, являющиеся средством химического воздействия на других животных. Последние Я. Д. Киршенблат назвал телергонами. Железы, выделяющие телергоны, имеют протоки, выходящие на поверхность тела или в полости, связанные с внешней средой. Телер-

гоны подразделяются на гетеротелергоны, воздействующие на другие виды животных, и гомотелергоны, или феромоны, воздействующие на особей своего вида.

К гетеротелергонам относятся вещества химической защиты насекомого от врагов (яд жалящих перепончатокрылых – пчел, ос), а также сильнопахнущие и другие отпугивающие вещества – репелленты (секрет желез жука-бомбардира, взрывающийся на воздухе).

К феромонам относятся вещества, определяющие концентрацию насекомых при использовании источников пищи или при поиске мест для спаривания, – феромоны скупивания, выявленные у прямокрылых, жуков-короедов; феромоны тревоги, или обороны, – у термитов, тлей, жалящих перепончатокрылых; феромоны, контролирующие развитие половых желез, – у рабочих пчел; половые феромоны, или половые аттрактанты, привлекающие особей другого пола.

Половые феромоны выделяются в ничтожно малых количествах и воспринимаются другим полом на значительных расстояниях. Так, секрета одной неоплодотворенной самки часто бывает достаточно для привлечения десятков особей самцов того же вида, расположенных от нее на расстоянии десятков, а иногда сотен метров. Некоторые половые феромоны уже синтезированы и используются в борьбе с отдельными видами вредных насекомых или для учета их появления и численности на полях и в садах.

Эндокринные железы и инкреция. Инкреция, или внутренняя секреция, представляет собой процесс выделения секретов эндокринных желез, или гормонов, непосредственно в кровь. Попадая в кровь, гормоны транспортируются ею во все части тела. В целом эндокринные железы регулируют обменные процессы и развитие насекомых и связанные с ними явления – личиночный рост, линьки, торможение развития (диапауза), половое созревание, поведение, изменение окраски тела. Наиболее хорошо изучены четыре группы эндокринных желез у насекомых: нейросекреторные клетки, кардиальные тела, переднегрудные, или проторакальные, железы и прилежащие тела (рис. 40).

Нейросекреторные клетки головного мозга и других ганглиев выделяют группу физиологически активных веществ – нейрогормонов, участвующих в регуляции развития, поведения и обмена веществ. Нейросекрет синтезируется в клетках, а затем транспортируется по аксонам в прилежащие и кардиальные тела, накапливается здесь и выделяется в гемолимфу.

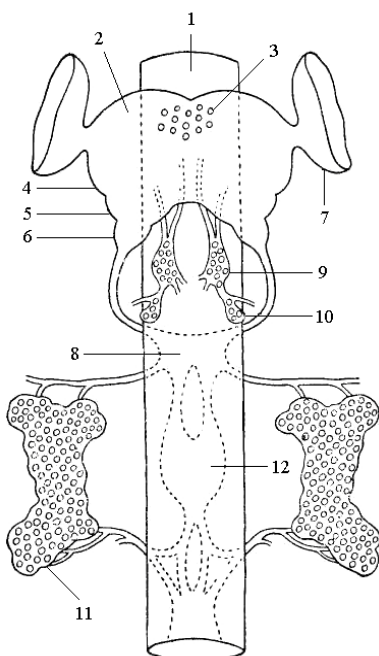


Рис. 40. Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела центральной нервной системы: 1 – кишечник; 2 – надглоточный узел; 3 – нейросекреторные клетки головного мозга; 4 – протоцеребрум; 5 – дейтоцеребрум; 6 – тритоцеребрум; 7 – глазные доли; 8 – подглоточный узел; 9 – кардиальные тела; 10 – прилежащие тела; 11 – переднегрудная железа; 12 – ганглии брюшной нервной цепочки

Совместно с кардиальными телами нейросекреторные клетки образуют единую нейросекреторную систему, играющую ведущую роль в гормональной системе насекомых.

Мозговой гормон регулирует деятельность всех эндокринных органов, обладает активационной функцией, играет роль пускового механизма, воздействующего на прилежащие и кардиальные тела и переднегрудные железы. К несколько более изученным нейрогормонам относятся: гормон эмбриональной диапаузы, диуретический, гипергликемический, адипокинетический, активационный.

Так, гормон эмбриональной диапаузы, выделенный в гемолимфу куколок и бабочек тутового шелкопряда, переходит в яйцеклетку и вызывает эмбриональную диапаузу. Диуретический гормон усиливает экскрецию первичной мочи мальпигиевыми сосудами, гипергликемический – повышает содержание в гемолимфе дисахарида трегалозы, накапливающейся в

жировом теле, адипокинетический – стимулирует распад триглицеридов в жировом теле, освобождая диглицеридную транспортную форму жиров, поступающих из трофоцитов в гемолимфу.

Из нейрогормонов в большей степени изучен активационный гормон. Он образуется в нейросекреторных клетках переднего отдела головного мозга – протоцеребрума (рис. 41) – и активизирует деятельность другой группы эндокринных желез – проторакальных, выделя-

ющих линочный гормон, или экдизон. Личинка клопа *Rhodnius prolixus* линяет через 12–28 дней после питания кровью. Если ее обезглавить не позднее критического периода, т. е. за 4 дня для младшего и за 7 дней для старшего (5-го) возраста, то линька не произойдет, хотя в таком состоянии насекомое может жить в течение года. Следовательно, активационный гормон посредством другого гормона – экдизона – обеспечивает процессы линьки и метаморфоза.

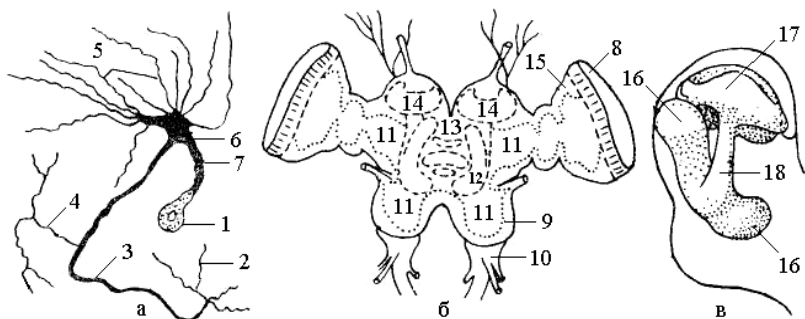


Рис. 41. Элементы нервной системы насекомых: а – нейрон; б – головной мозг саранчи; в – схема грибовидного тела мозга таракана; 1 – нервная клетка; 2 – концевые разветвления аксона; 3 – аксон; 4 – коллатеральная ветвь аксона; 5 – дендриты; 6 – главное мозговое разветвление; 7 – клеточный отросток; 8 – протоцеребрум; 9 – дейтоцеребрум; 10 – тритоцеребрум; 11 – нейропил; 12 – центральное тело; 13 – протоцеребральный мост; 14 – грибовидные тела; 15 – зрительная доля; 16 – лопасти ножки грибовидного тела; 17 – чашечка грибовидного тела; 18 – ножка грибовидного тела

Кардиальные тела расположены впереди прилежащих тел, связаны нервами с головным мозгом и свойственны личинкам и имаго. Они регулируют дыхательный обмен у тараканов, стимулируют образование липидов в жировом теле у саранчовых.

Проторакальные железы расположены по бокам переднегрудного ганглия, или узла, брюшной нервной цепочки. Эти железы выделяют линочный гормон, или экдизон, который стимулирует линьку и метаморфоз у личинок и прекращает состояние диапаузы. Установлено, что проторакальные железы неактивны в межлиночный период, умеренно активны в период линек и достигают максимальной активности перед окукливанием. Экдизон неспецифичен, т. е. может действовать на различные виды насекомых.

Прилежащие тела (*corpora allata*) расположены над пищеводом позади головного мозга в виде пары округлых желез. Они выделяют ювенильный гормон, или неотенин. Этот гормон препятствует превращению личинки во взрослое насекомое, т. е. является ингибитором метаморфоза. Он выделяется в кровь периодически, в связи с чем изменяется соотношение между ювенильным гормоном и экдизоном и происходят линьки. К концу периода личиночного развития содержание ювенильного гормона в крови резко уменьшается и наступает метаморфоз. Создание высокой концентрации гормона в организме личинки в этот период, например при искусственных инъекциях, может вызвать дополнительные линьки и чрезмерный рост личинок.

К другим функциям ювенильного гормона относят стимулирование процессов репродуктивного развития, особенно образование желтка в половых железах самок и развитие придаточных желез самца после метаморфоза, появление кастового полиморфизма у общественных насекомых, фазового полиморфизма у саранчовых, сезонного полиморфизма у тлей. За последние годы не только изучена химическая природа экдизона и ювенильного гормона, но и синтезированы многочисленные аналоги последнего, названные ювеноидами. Ряд ювеноидов испытывают в борьбе с различными насекомыми. Изучают также антиювенильные гормоны растительного происхождения – прекоцены, вызывающие преждевременный метаморфоз личинок некоторых видов клопов во взрослых насекомых, неспособных к воспроизводству потомства.

1.2.9. Органы размножения насекомых

Половая система выполняет функцию размножения и тем самым обеспечивает существование вида, т. е. это система органов видовой жизни. Как правило, насекомые раздельнополы.

Половая система самки. Половая система самки включает парные яичники, парные яйцеводы, непарный яйцевод, парные придаточные железы, семяприемник, иногда яйцеклад (рис. 42).

Яичники состоят из яйцевых трубок, в которых формируются яйца. Число яйцевых трубок у разных видов насекомых варьируется от четырех – восьми пар у некоторых жуков и бабочек до 220 пар у медоносной пчелы и до 12 тыс. пар у самки термита.

Яйцевая трубка подразделена на вершинную часть – гермарий и основную – вителлярий. В гермарию из первичных половых клеток оогоний образуются ооциты и питательные клетки. Созревшие ооциты

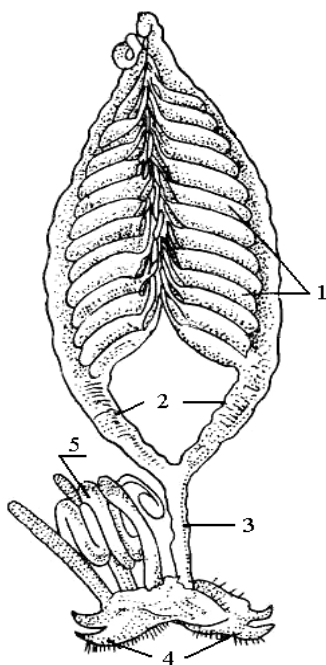


Рис. 42. Половая система самки перелетной саранчи: 1 – яичник; 2 – яйцеводы; 3 – непарный яйцевод; 4 – яйцеклад; 5 – семяприемник

превращаются в яйца и поступают в вителлярий. Здесь по мере созревания яйца увеличиваются в раз-мере, часто отделяясь друг от друга сужением, или перехватом; в этих случаях вителлярий оказывается разделенным на ряд последователь-но утолщающихся яйцевых камер.

По окончании развития яйца питание его прекращается и фолликулярный эпителий выделяет хитинообразную оболочку яйца – хорион.

В зависимости от характера поступления питательных веществ в формирующиеся яйца яйцевые трубки делят на три типа: паноистический, телотрофический, политрофический. В трубках паноистического типа дифференцированные питательные клетки отсутствуют и питание осуществляется фолликулярным эпителием (стрекозы, представители отрядов надотряда ортоптероидных). В трубках телотрофического типа питательные клетки остаются в гермари и образуют многоядерную трофическую камеру. Пищевые продукты транспортируются из камеры

по длинным цитоплазматическим тяжам, проникающим непосредственно в ооциты (равнокрылые, клопы и жуки из подотряда разноядных). Трубки политрофического типа отличаются наличием обособленных питательных клеток, чередующихся с яйцевыми клетками (плотоядные жесткокрылые, сетчатокрылые, чешуекрылые и др.).

Созревшие яйца поступают в парные яйцеводы, затем в непарный яйцевод, куда впадает проток семяприемника. В это время сперматозоиды выходят из семяприемника и проникают в яйцо. Иногда у самок непарный семяпровод расширяется на заднем конце, образуя совокупительную сумку – влагалище. При копуляции сперматозоиды попадают во влагалище, а затем в семяприемник. У большинства чешуе-

крылых совокупительная сумка имеет независимое копулятивное отверстие и в таком случае второе отверстие, из непарного яйцевода, служит лишь для вывода яиц наружу.

В непарный яйцевод открывается и проток придаточных желез, выполняющих разнообразные функции. Они выделяют секрет для приклеивания яиц к субстрату у бабочек, для образования яйцевого кокона – оотеки у тараканов и богомолов или кубышки у саранчовых и т. д.

Половая система самца. Органы размножения самца состоят из парных семенников, парных семяпроводов, непарного семяизвергательного канала, придаточных половых желез и копулятивного органа, или фаллуса. В состав семенника входят от одного до нескольких десятков семенных трубочек, или фолликулов, где размножаются зародышевые клетки и формируются сперматозоиды.

Созревшие сперматозоиды из семенников поступают в семяпроводы, концы которых нередко расширяются, образуя семенные пузырьки. Отсюда они поступают в семяизвергательный канал, который выталкивает сперму через копулятивный орган при спаривании.

Придаточные половые железы в числе от одной до трех пар впадают в семяизвергательный канал. Их секрет защищает сперму от внешних воздействий при спаривании (например, у пчелиных). У многих прямокрылых, богомолов, некоторых жуков секрет придаточных желез обволакивает порцию спермы, образуя своеобразную капсулу, называемую сперматофором. При спаривании самец вводит сперматофор в половое отверстие самки или прикрепляет его к нему, после чего сперматозоиды переходят из сперматофора в половые пути самки.

Оплодотворение представляет собой важнейшую сторону биологии размножения. У насекомых оплодотворение может быть различным. У первичнобескрылых насекомых, еще сохранивших связь с влажной средой, оплодотворение происходит без спаривания. Самцы рассеивают капельки спермы или оставляют сперматофоры в местах обитания вида. Самка, встречая на пути порции спермы, захватывает ее половым отверстием. У высших, крылатых, насекомых сперматофор вводится в половые пути самки. Затем самка приступает к откладке яиц (может быть живорождение).

1.3. Биология насекомых

1.3.1. Развитие насекомых

В течение своего индивидуального развития, или онтогенеза, насекомые проходят два периода – эмбриональный, т. е. развитие внутри яйца, и постэмбриональный, или развитие после выхода из яйца. В целом развитие насекомых сопровождается прохождением трех или четырех фаз: яйца, личинки, куколки и взрослой особи, или имаго. Фаза развития насекомого – это состояние насекомого в определенный период его развития, характеризующийся изменением внешнего и внутреннего строения. После выхода из яйца, в постэмбриональный период, развитие насекомых протекает с превращением одних фаз в другие. Такой тип онтогенеза получил название метаморфоза. Сущность метаморфоза состоит в том, что развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии.

В соответствии с общим числом фаз развития различают два основных типа превращения – неполное и полное (рис. 43, 44).

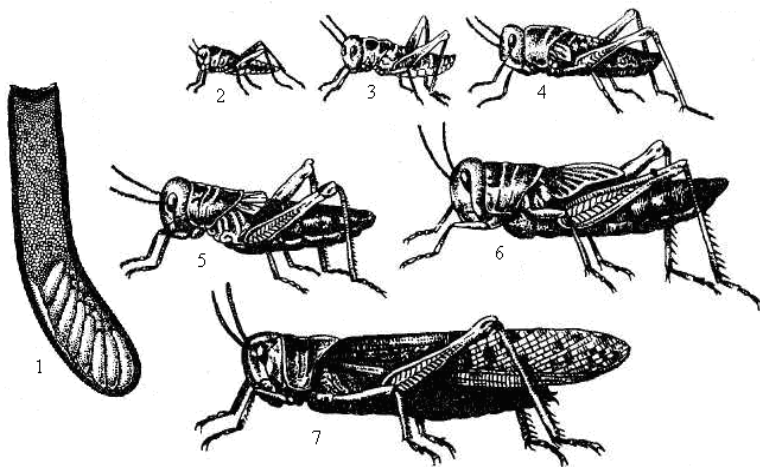


Рис. 43. Перелетная саранча (неполное превращение): 1 – кубышка яиц; 2–6 – личинки 1–5-го возрастов; 7 – взрослое насекомое

Неполное превращение, или гемиметаморфоз (hemimetamorphosis), характеризуется прохождением трех фаз: яйца, личинки, имаго. Личинки внешне сходны со взрослыми особями; для них характерны, подобно взрослым насекомым:

- 1) сложные фасеточные глаза;
- 2) ротовые органы;
- 3) форма тела – личинки старших возрастов имеют зачатки крыльев, и их называют экзотерготами;
- 4) образ жизни – могут встречаться совместно со взрослыми особями.

Вследствие сходства личинок с фазой имаго их называют имагообразными, тело личинок ясно разделено на грудь и брюшко.

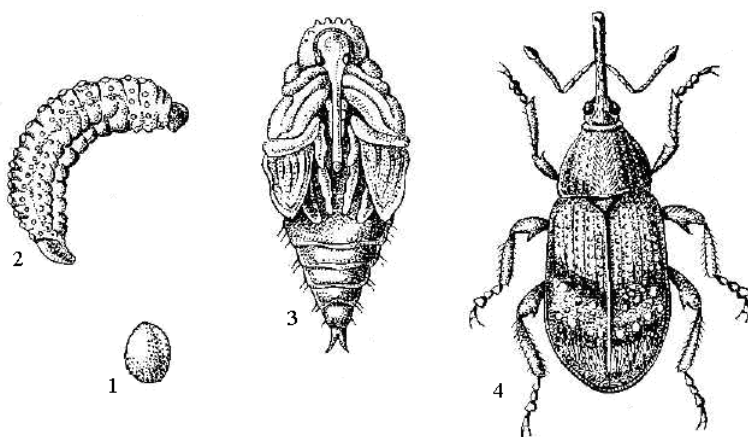


Рис. 44. Яблонный цветоед (полное превращение):
1 – яйцо; 2 – личинка; 3 – куколка; 4 – взрослое насекомое

Отличие имагообразной личинки от взрослой особи заключается в разном количестве члеников в лапках и усиках, а также в неразвитой половой системе.

Полное превращение, или голометаморфоз (holometamorphosis), характеризуется прохождением четырех фаз – яйца, личинки, куколки, имаго. Личинки не сходны со взрослой особью, поэтому их называют неимагообразными, или вторичными. Для них характерны отличные от взрослых насекомых:

- 1) тип ротового аппарата;

2) форма тела – у них отсутствуют зачатки крыльев, и этих личинок называют эндотерготами;

3) глаза – личинки лишены сложных фасеточных глаз, а имеют простые глаза по типу линз;

4) условия среды.

В этой связи большинство органов личинок этого типа имеет временный, провизорный характер, выполняя функции личиночной жизни. От этих органов у взрослого насекомого ничего не остается. К числу временных органов личинок насекомых с полным превращением относятся: брюшные ноги, ротовой аппарат, шелкоотделительные, или паутинные, железы.

Неполное и полное превращения представляют собой два основных типа метаморфоза насекомых, но не исчерпывают всего его многообразия. Видоизменением неполного превращения являются гипоморфоз и гиперморфоз, видоизменением полного превращения – гиперметаморфоз.

Гипоморфоз (hypomorphosis) является упрощенным неполным превращением. Характерен для тех насекомых, которые в процессе эволюции утратили крылья и являются вторичнобескрылыми. Это вши, тараканы, кузнечики, клопы. Вследствие отсутствия крыльев взрослые особи и личинки, т. е. нимфы, очень сходны между собой. Отличия у личинок проявляются в меньших размерах тела и малозаметных деталях морфологии – меньшем числе члеников в усиках и лапках, окраске тела, строении и сегментации церков и др. Образ жизни взрослых особей и гипоморфных личинок сходный.

Гиперморфоз (hypermorphosis) является усложненным неполным превращением. Характерен для алейродид, трипсов и самцов кокцид. Особенность его состоит в появлении в конце фазы личинки покоящегося состояния. Личинку в этом состоянии называют нимфой, или ложнокуколкой. В сущности, она представляет собой неподвижную личинку старшего возраста, имеющую зачатки крыльев и похожую на взрослое насекомое.

Гиперметаморфоз (hypermetamorphosis) – это усложненное (избыточное) полное превращение. Характерен для жуков из семейства нарывников, а также наблюдается у паразитических двукрылых из семейства жужжал. Его особенностью является присутствие нескольких форм личинок, а иногда и куколок в цикле развития.

У паразитов перепончатокрылых личинка 1-го возраста хвостатая или пузыреносная, а со 2-го возраста – безножка. Для жестkokрылых хищников также характерны два типа личинок: камподиевидная и безножка, истинная личинка является переходной между ними (рис. 45).

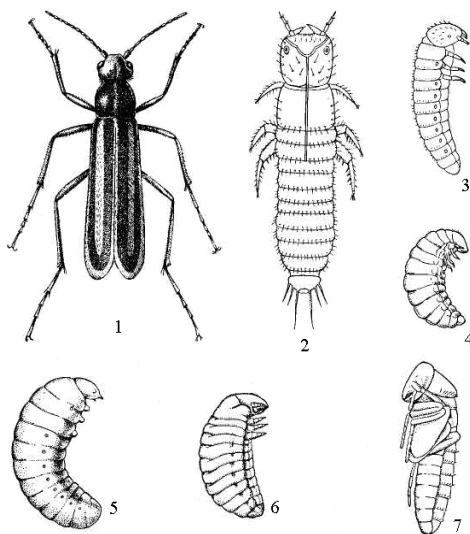


Рис. 45. Гиперметаморфоз жука-нарывника *Epicauta*: 1 – взрослое насекомое; 2 – камподоевидная личинка (1-го возраста); 3–5 – последующие червеобразные личинки; 6 – предкуколка; 7 – куколка

Различают две первичные формы метаморфоза – анаморфоз и протоморфоз. Анаморфоз (anamorphosis) характерен для одного из отрядов первичнобескрылых – протур, или бессяжковых. Их личинки внешне очень сходны со взрослыми насекомыми, 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. Этот тип превращения

является одним из показателей их примитивности. Протоморфоз (protomorphosis), или первичное превращение, характеризуется линькой во взрослом состоянии, некоторым сходством личинки со взрослой фазой, но отсутствием подразделения личиночного тела на грудь и брюшко. Характерен для низших отрядов – щетинохвосток, подур и двуххвосток. В измененном состоянии выражен и у самых низших из крылатых насекомых – поденок. Во многом протоморфоз очень сходен с гипоморфозом. Гипоморфоз является упрощенным неполным превращением, а протоморфоз считают первичным, т. е. исходным типом превращения.

1.3.2. Назначение и характеристика фаз развития насекомых

В целом яйцо насекомого представляет собой крупную клетку и помимо ядра содержит желток, необходимый для питания и развития зародыша (рис. 46). Яйцо снаружи покрыто хорионом – оболочкой, возникшей за счет выделений фолликулярного эпителия.

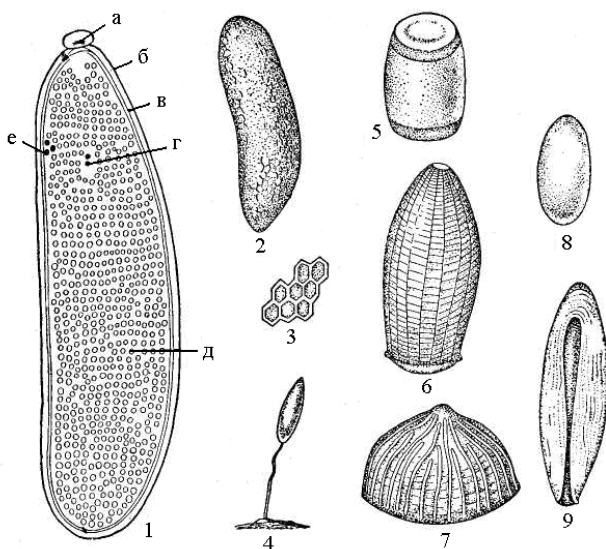


Рис. 46. Яйцо и его типы: 1 – строение яйца мухи: *а* – микропиле; *б* – хорион; *в* – желточная оболочка; *г* – ядро; *д* – желток; *е* – полярные тельца; 2 – яйцо саранчовых; 3 – участок хориона яйца саранчовых при сильном увеличении; 4 – яйцо листо-
блшки; 5 – яйцо клопа; 6 – яйцо бабочки-белянки; 7 – яйцо
бабочки-совки; 8 – яйцо жука-листоеда; 9 – яйцо
капустной мухи

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра (рис. 47) и передвижения образовавшихся дочерних ядер с небольшими участками протоплазмы к периферии яйца. Здесь из массы дочерних ядер образуется сплошной слой клеток – бластодерма. В дальнейшем она дифференцируется на зародышевую и внезародышевую зоны. Клетки зародышевой зоны начинают более интенсивно делиться и образуют с брюшной стороны зародышевую полосу.

Развитие зародыша сопровождается бластокинезом, образованием зародышевых оболочек и сегментацией (рис. 48). Бластокинез представляет собой перемещение зародыша к новым, еще не усвоенным участкам желтка в яйце. Протекает он практически одновременно с образованием зародышевых оболочек.

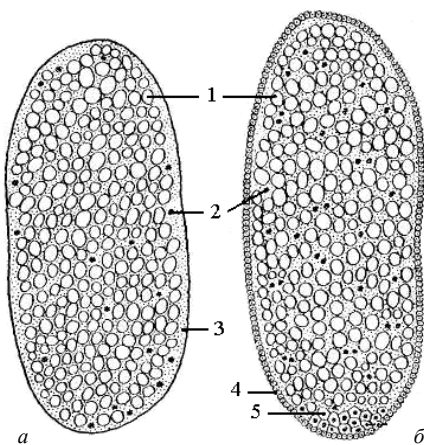


Рис. 47. Дробление яйца жука-листоеда: *a* – начало дробления; *б* – конец дробления; 1 – желточные шары; 2 – клетки, возникающие из дробящегося ядра; 3 – плазма; 4 – бластодерма; 5 – половые клетки

На поверхности хориона обнаруживается микропиле – отверстие, служащее для прохождения сперматозоидов при оплодотворении.

Форма яиц может быть овальной или удлинено-овальной, цилиндрической, шаровидной, полушаровидной, бочонковидной, грушевидной, бутылковидной и т. д. У некоторых групп насекомых на одном из полюсов имеется удлиненный стебелек, с помощью которого яйцо прикрепляется к субстрату.

Длина яиц колеблется в очень больших пределах – от 0,01–0,02 мм до 8–12 мм.

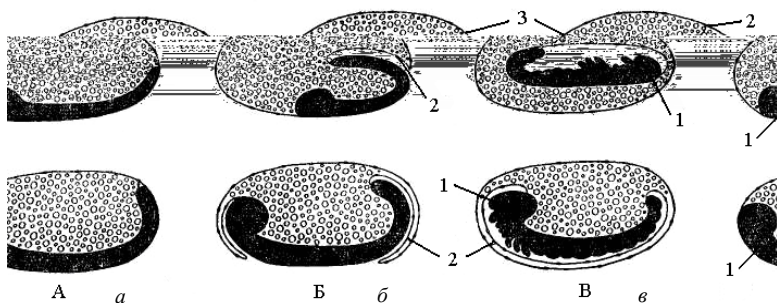


Рис. 48. Способы образования зародышевых оболочек и бластокинез у насекомых: (верхний ряд – древнекрылые и гемиптероидные насекомые, нижний ряд – ортоптероидные и с полным превращением): *a* – зародыш до образования оболочек; *б* – начальный этап образования оболочек; *в* – завершение образования зародышевых оболочек; 1 – головной отдел зародыша; 2 – амнион; 3 – сероза

Скульптура поверхности яйца очень разнообразна: она может быть гладкой, покрытой бугорками, морщинками или бороздками, также иметь продольные или поперечные ребрышки, а иногда и те и другие. В последнем случае поверхность яйца называют сетчатой. У некоторых яиц при большом увеличении микроскопа видна микропилярная зона, расположенная у большинства из них на верхнем полюсе, реже на боковой поверхности. Микропилярная зона имеет обычно более сложную скульптуру, чем остальная часть хориона.

Окраска наружного слоя хориона чаще всего одноцветная, стекловидно-прозрачная, с зеленоватым или желтоватым оттенком или белая, желтая, оранжевая, красная и черная. Иногда на общем фоне встречаются цветные пятна, полосы, кольца. Используя окраску в качестве одного из диагностических признаков, следует учитывать ее изменение по мере развития зародыша и перед отрождением личинки, а также при гибели зародыша вследствие заселения его паразитом или поражения болезнями. Так, только что отложенные яйца клопа черепашки имеют равномерную светло-зеленую окраску с белыми точками вокруг крышечки; на 2–3-й день развития зародыша яйца темнеют и приобретают коричневатый оттенок; на 3–4-й день светло-зеленая окраска восстанавливается и на крышечке появляется округлое темное пятно; перед выходом личинки оболочка яйца принимает розоватый оттенок. Яйца клопа черепашки, заселенные яйцеедами, приобретают черную и синевато-черную окраску.

Несмотря на разнообразие перечисленных признаков, их часто оказывается недостаточно для точной диагностики яиц, и поэтому приходится учитывать также характер откладки: способ и форму, положение яиц по отношению к субстрату.

По способу откладки различают яйца, открыто отложенные на поверхность субстрата, полностью или частично скрытые в субстрате, или защищенные оболочкой кожистой капсулы, волосками с брюшка самки, или покрытые щитком из выделений придаточных желез самки.

Характер откладки яиц также разнообразен. Яйца самки откладывают одиночно, или небольшими группами из 3–5 яиц, или крупными кучками, насчитывающими несколько сотен яиц, размещаемых более или менее правильными рядами в один, два, три слоя или откладываемых беспорядочно (рис. 49).

В большинстве случаев развитие насекомого в фазе яйца продолжается недолго – от нескольких дней до 2–3 недель. В том случае если

зимовка проходит в фазе яйца, эмбриональный период растягивается на 6–9 мес.

Вполне сформировавшийся зародыш заполняет все яйцо (часто он характеризуется потемнением глаз, ротовых частей) и готов к вылуплению, т. е. это уже личинка. Она начинает двигаться, заглатывает амниотическую жидкость и тем самым увеличивает объемы своего тела. В результате личинка выходит наружу – вылупляется. При этом она прогрызает оболочку яйца (хорион), или разрезает, или пробуравливает ее специальным органом – пиловидным образованием на голове, шипом и др.



Рис. 49. Кладка яиц различных насекомых: 1 – гессенской мухи; 2 – желтого крыжовникового пилильщика; 3 – свекловичной мухи; 4 – вишневого общественно-го пилильщика; 5 – злато-глазки (слева отрождающая-ся личинка); 6 – картофель-ной коровки; 7 – колорад-ского жука; 8 – перелетной саранчи (кубышка в разре-зе); 9 – щитовоски

Фаза личинки начинается после выхода из яйца. Основная функция фазы личинки – это рост и питание. Сразу после вылупления личинка обычно бесцветная или беловатая и имеет мягкие кожные покровы. У открыто живущих личинок окрашивание и затвердение покровов происходит быстро и личинка приобретает естественный вид. У нее создаются стимулы для питания – после переваривания остатков эмбрионального желтка и вывода экскрементов. Личинка вступает в пору усиленного питания, роста и развития. Рост и развитие сопровождаются 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 (двукрылые) или 4–5 (прямо- и чешуекрылые) до 25–30 у поденок. После каждой линьки личинка вступает в следующую стадию, или возраст. У насекомых с неполным превращением возрасты личинок обычно хорошо различаются по ряду признаков – степени развития крыловых зачатков, числу члеников в усиках и лапках.

У личинок насекомых с полным превращением переход из одного возраста в другой проявляется главным образом в увеличении размеров тела.

Различают следующие типы неимагообразных личинок – по Н. Н. Богданову-Каткову – 5 типов, по Г. Я. Бей-Биенко – 3 типа (рис. 50):

I. Червеобразные:

1. Безголовка (голова и ноги не выражены) – личинки большинства мух (двукрылые).

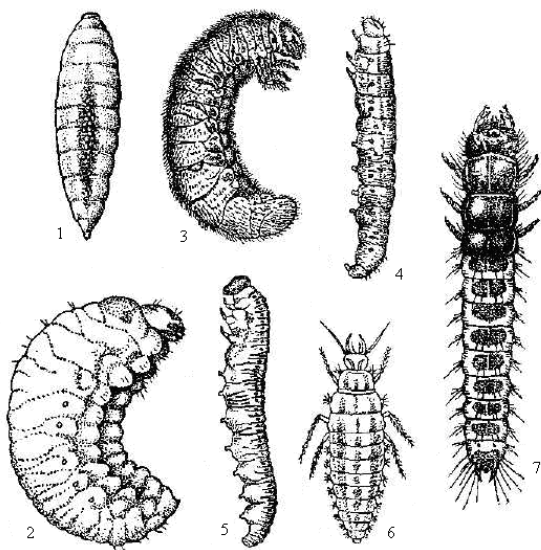


Рис. 50. Типы личинок насекомых с полным превращением:
червеобразные: 1 – безголовка; 2 – безножка; 3 – истинная личинка;
гусеницеобразные: 4 – гусеница; 5 – ложногусеница;
6, 7 – камподеовидные

2. Безножка (голова обособлена, ноги не выражены) – личинки долгоносиков (жесткокрылые), стеблевых пилильщиков, пчел, муравьев (перепончатокрылые);

3. Истинная личинка (с головой и истинными, т. е. грудными, ногами) – личинки большинства жуков (жесткокрылые). Истинными ноги называются потому, что они членистые, состоят из тех же частей, что и у взрослого насекомого. Как и у имаго, их всегда три пары.

II. Гусеницеобразные (имеют ложные ноги, которые представляют собой нечленистые парные выросты кожи, не сохраняются у имаго, располагаются на брюшной части тела личинки и поэтому называются еще брюшными ногами):

4. Гусеница (с обособленной головой, грудными ногами и двумя – пятью парами брюшных ног) – личинки бабочек (чешуекрылые).

5. Ложногусеница (с выраженной головой, грудными ногами и шестью – восемью парами брюшных ног) – личинки настоящих пилильщиков (перепончатокрылые).

III. Камподеовидные (голова хорошо развита, с направленными вперед ротовыми частями, верхние челюсти мощные и заострены к вершине, грудные ноги длинные, длина их в два раза превышает ширину груди, тергиты плотные, особенно грудные, последний сегмент брюшка часто с парными придатками, усики хорошо развиты). Это личинки-хищницы жужелиц, кокцинеллид (жесткокрылые), златоглазок (сетчатокрылые).

Закончив рост, личинка последнего возраста прекращает питание, становится неподвижной, последний раз линяет и превращается в куколку.

Фаза куколки свойственна только насекомым с полным превращением.

Она характеризуется неспособностью питаться и пребыванием в неподвижном состоянии. Она живет за счет запасов, накопленных личинкой. В фазе куколки происходят интенсивные процессы внутренней перестройки личиночной организации на имагинальную. Внешне куколка не похожа на имаго, однако имеет ряд признаков взрослой фазы – наружные зачатки крыльев, ноги, усики, фасеточные глаза. Перед окукливанием личинка окружает себя коконом. Внутри кокона происходит окукливание и куколка оказывается защищенной от внешних условий. Кокон характерен для гусениц бабочек, личинок пилильщиков, наездников и др.

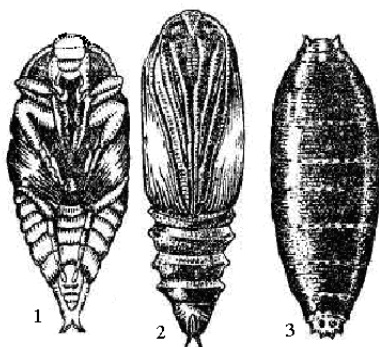


Рис. 51. Типы куколок: 1 – открытая;
2 – покрытая; 3 – скрытая

Куколки разных насекомых существенно отличаются друг от друга особенностями строения. Различают три основных типа куколок (рис. 51):

1) свободные, или открытые (имеют свободно отделяемые от тела придатки будущего взрослого насекомого – усики, ноги, крылья; неярко окрашены, без рисунка, с мягкими покровами). Такие куколки у большинства представителей отрядов жестко-

крылых (жуков), перепончатокрылых (пчел, ос, пилильщиков, наездников), а также у некоторых мух;

2) покрытые (имеют заметные имагинальные придатки – усики, ноги, крылья, которые вместе с телом покрыты твердой оболочкой из выделений личиночных желез и не могут быть отделены от тела). Свойственны чешуекрылым (бабочкам) и некоторым жукам, например кокцинеллидам;

3) бочонкообразные, или скрытые (имеют несброшенную личиночную шкурку, в которой находится свободная куколка безголовки). Этот тип куколки часто называют ложнококоном, или пупарием. Покровы ее твердые, с поперечной сегментацией, окраска от светло-желтой до темно-коричневой. Этот тип характерен для высших двукрылых (мух).

Истинные коконы, служащие укрытиями свободных или покрытых куколок, устраиваются личинками после окончания питания из выделений шелкоотделительных желез (тутовый, дубовый шелкопряды, капустная и яблоневая моли) или слюнных, скрепляющих почву (например, настоящие пилильщики), или же из огрызков пищи и экскрементов. Многие личинки жуков и бабочек окукляются в почве, где изготавливают колыбельку, земляные ячейки, стенки которых укрепляют различными способами. Иногда укрытиями для куколок служат стебли растений и свернутые листья.

В фазе куколки у неимагообразных личинок происходит перестройка всей морфофизиологической и биологической организации.

Данная фаза охватывает два взаимных процесса – гистолиза и гистогенеза.

Сущность гистолиза состоит в уничтожении личиночных органов. Происходит распад внутренних органов, который сопровождается проникновением и внедрением в ткани красных кровяных телец – гемоцитов. Источником для их образования служат продукты гистолиза, растворенные в гемолимфе.

Гистолиз сменяется процессом создания новых тканей и органов имагинальной жизни – гистогенезом.

В результате этих двух взаимных процессов возникает фаза имаго. При неполном превращении внутренние изменения у личинок происходят постепенно и переход во взрослую фазу не сопровождается перестройкой их организма, т. е. многие органы личинки (глаза, усики, ноги) сохраняются у имаго.

Фаза имаго начинается после сбрасывания шкурки куколки. Насекомое расправляет крылья, его наружные покровы уплотняются и окрашиваются. В этой фазе насекомые не растут и не линяют. Основная функция взрослого насекомого – размножение и расселение. Это функция видовой жизни, она направлена на поддержание существующего вида.

Фаза имаго характеризуется следующими особенностями:

- 1) половой диморфизм;
- 2) полиморфизм;
- 3) дополнительное питание;
- 4) плодовитость.

Половой диморфизм – это различия между самками и самцами, проявляющиеся в различных внешних вторично половых признаках и особенностях поведения (рис. 52).

Половой диморфизм проявляется в следующих признаках:

- самки крупнее самцов;
- самцы отличаются более сильным развитием усиков (подсемейство хрущей из семейства пластинчатых жуков, бабочки из семейства шелкопрядов, семейство волнянок);
- самцы отличаются окраской тела и крыльев, а также большей подвижностью;
- самки могут быть лишены крыльев и ног (семейство щитовок);
- у самцов на голове может находиться характерный рогообразный вырост;

– самцы способны стрекотать (отряд прямокрылых), т. е. различие в образе жизни и поведении.

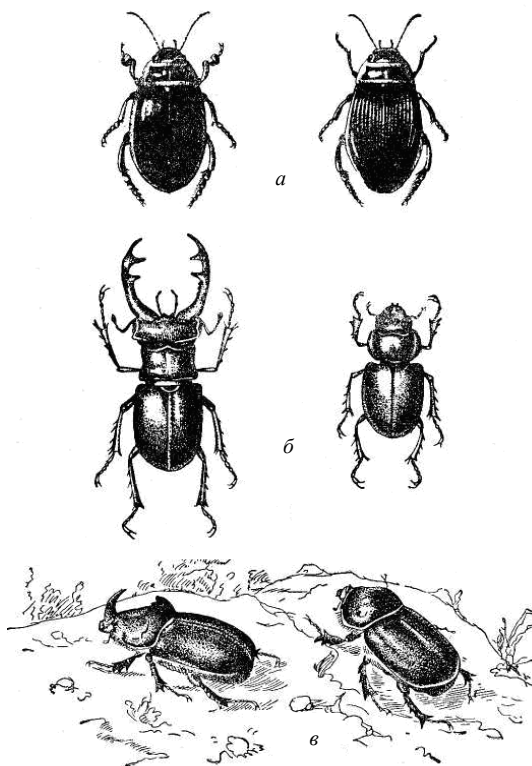


Рис. 52. Половой диморфизм: *а* – жук-плавунец; *б* – жук-олень; *в* – жук-носорог (слева – самец, справа – самка)

Полиморфизм – это существование имаго в трех и более формах. Эти формы приспособлены к выполнению своих особых функций в популяции данного вида (рис. 53).

Полиморфизм свойствен общественно живущим насекомым – муравьям, пчелам, осам. Для этих насекомых характерна дифференциация особей в семье на несколько форм: самцов, самок, рабочих, солдат. Рабочие особи – это неполовозрелые самки. Солдаты – рабочие особи

с сильно развитыми ротовыми органами, играющие важную роль при защите гнезда от врагов. Данный половой полиморфизм возникает в результате выделяемых маткой особых телергонов, воздействующих на рабочих особей, что замедляет развитие у них половых желез и влияет на их поведение.

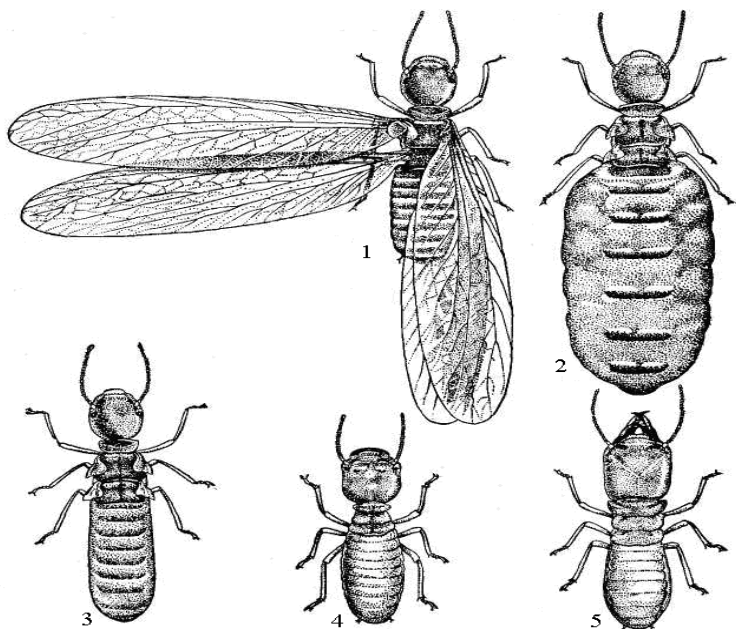


Рис. 53. Половой полиморфизм у туркестанского термита:
1 – крылатая особь; 2 – половозрелая особь; 3 – сбросивший
крылья самец; 4 – рабочий; 5 – солдат

Под воздействием внешней среды может возникать экологический полиморфизм. Часто у насекомых наблюдается разная степень развития крыльев. Виды насекомых характеризуются не только различиями в степени развития крыльев у самца и самки, но и тем, что представители одного или обоих полов могут иметь несколько форм – длиннокрылую, короткокрылую и бескрылую (отряд прямокрылых, бахромчатокрылых, полужесткокрылых) (рис. 54).

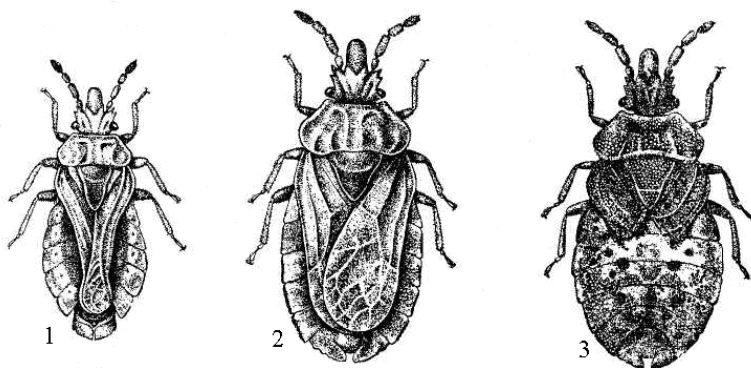


Рис. 54. Полиморфизм у соснового подкорного клопа: 1 – самец;
2 – длиннокрылая самка; 3 – короткокрылая самка

Дополнительное питание. Некоторые виды в момент наступления имагинальной фазы имеют созревшие половые продукты и способны к спариванию и яйцекладке, не нуждаясь при этом в питании (семейства коконопрядов, шелкопрядов, волнянок). Они имеют недоразвитые ротовые органы и не способны к приему пищи. Их жизнь ограничивается несколькими днями, а иногда и часами. После откладки яиц эти насекомые отмирают.

В большинстве случаев насекомые сразу после перехода во взрослую фазу имеют недоразвитые половые железы, т. е. являются неполовозрелыми. Для нормального размножения они нуждаются в дополнительном питании. Дополнительным называется питание взрослых насекомых, необходимое для созревания половой продукции. Период дополнительного питания может быть различной продолжительности – в зависимости от вида насекомого, условий жизни взрослого насекомого, а иногда и личинки. Поэтому половозрелое состояние может наступить через 5–10 дней, а может через месяц и более. Дополнительное питание характерно для зимующих во взрослом состоянии особей, так как при зимовке идет расход резервов жирового тела. Эти виды весной опять нуждаются в дополнительном питании, что проявляется в большой вредности растительноядных видов. Дополнительное питание взрослой особи не является основным, так как при развитии личинки функция питания принадлежит ей.

Плодовитость. Плодовитость насекомых не является величиной постоянной. Она определяется двумя факторами:

– наследственные свойства вида (строение и величина яйчников), т. е. потенциал размножения его. Такую плодовитость называют потенциальной;

– факторы внешней среды. Такую плодовитость называют фактической.

В оптимальных условиях фактическая плодовитость приближается к потенциальной. Снижение потенциальной плодовитости происходит под влиянием неблагоприятных условий внешней среды – температуры, влажности, условий питания.

Потенциальная плодовитость озимой совки составляет 1200–1800 яиц, лугового мотылька – до 800; хлебных пилильщиков – до 50; колорадского жука – 2400–3600 яиц.

Способы размножения насекомых. Существует пять основных способов размножения насекомых:

- гамогенетический;
- живорождение;
- партеногенез;
- педогенез;
- полиэмбриония.

Большинство насекомых являются яйцекладущими. Размножение у этих видов сопровождается спариванием и оплодотворением, т. е. связано с участием обоих полов. Такой способ размножения называется **гамогенетическим**.

Размножение **живорождением** заключается в том, что эмбриональное развитие завершается в теле матери, поэтому рождается личинка или даже предкуполка. Такое размножение характерно для девственных самок тлей.

Партеногенез, или девственное размножение, характеризуется отсутствием оплодотворения и наблюдается как у яйцекладущих, так и у живородящих насекомых, а также при педогенезе.

Партеногенез разнообразен. Из неоплодотворенных яиц могут появиться:

- только самки (телитокия);
- только самцы (аррентокия);
- оба пола – самцы и самки (амфитокия).

Партеногенез может быть факультативным, постоянным и циклическим.

Факультативный партеногенез возникает при некоторых внешних воздействиях или при определенном физиологическом состоянии яйцекладущей самки. Постоянный партеногенез проявляется при по-

стоянных оптимальных условиях внешней среды, при которых нет необходимости перехода к гамогенезу; часто наблюдается в условиях защищенного грунта.

Циклический партеногенез проявляется у тлей. Суть его состоит в правильном чередовании обоеполых и девственных поколений, т. е. это чередование поколений. При этом потомство неоплодотворенной самки длительное время может состоять только из самок, но в конце вегетационного периода всегда наступает аррентотокия или амфитокия. Благодаря этому происходит обоеполое (гамогенетическое) размножение.

Партеногенез имеет приспособительное значение. Благодаря ему увеличивается потенциал размножения, так как вместо двух особей разных полов репродукцией занят один пол. Партеногенез увеличивает шансы на расселение вида. Он позволяет многим видам преодолеть воздействие неблагоприятных условий внешней среды.

Педогенез, или детское размножение, – это размножение в фазе личинки. Характерен для галлиц. Также обнаружен у некоторых видов жесткокрылых и полужесткокрылых. В теле личинки партеногенетически развиваются яйца, из которых появляются личинки, поедающие тело материнской личинки при выходе из нее наружу. Несколько поколений личинок развиваются педогенетически, а затем развитие сменяется гамогенезом, т. е. появлением взрослой фазы. Можно сказать, что педогенез – это одна из форм партеногенеза.

Полиэмбриония, или многозародышевое размножение. Размножение происходит в фазе яйца. Данное размножение характерно для перепончатокрылых, по пищевой специализации являющихся паразитами. При этом размножении в эмбрион яйца хозяина откладывается яйцо паразита. Путем сложных преобразований яйцо хозяина разрастается в длинную цепочку из яиц паразита. Из этих яиц появляются личинки, а затем взрослые особи. Полиэмбрионические яйца мелкие и бедны питательными веществами, но за счет питательных веществ яйца хозяина приобретают возможность к увеличению своей массы, а затем к развитию личинки и имаго.

1.3.3. Жизненный и годичный циклы насекомых

Цикл развития насекомых от фазы яйца (а при живорождении – личинки) до фазы взрослой половозрелой особи называется поколением, или генерацией. Вследствие неодинаковой длительности развития од-

ного поколения у различных насекомых может развиваться разное количество поколений в год. В этой связи различают виды:

- 1) поливольтинные;
- 2) моновольтинные;
- 3) виды с многолетней генерацией.

Поливольтинные виды (*polys* – много, *volta* – круг) успевают в течение календарного года дать несколько поколений. К ним относятся: шведская муха – 2–3 поколения; злаковые тли (в зависимости от вида) – от 8–10 до 12 поколений; капустная белянка – 2–3 поколения; свекловичная муха – 2–3 поколения и др.

Моновольтинные виды (*monos* – один) в течение календарного года успевают развиваться только в одном поколении. К ним относятся: клеверный долгоносик-семяед, пьявицы, непарный шелкопряд, кольчатый шелкопряд, боярышница, крестоцветные блошки и др.

Виды с многолетней генерацией – виды, не успевающие за один календарный год развиваться, для их развития необходимо несколько лет. К ним относятся: шелкоуны – 1 поколение за 3–5 лет, медведка обыкновенная – 1 поколение за 15 месяцев, июньский хрущ – 1 поколение за 2 года.

Таким образом, только у моновольтинных видов жизненный цикл совпадает с годичным.

Если после откладки яиц самки быстро отмирают, а сам период кладки яиц был непродолжительным, то даже при нескольких поколениях каждое из них четко отграничено от предыдущего и последующих. При длительной жизни самки растягивается также и период яйцекладки, в этом случае поколения накладываются друг на друга и их разграничение практически невозможно. Существенным в жизненном цикле насекомых также является сезонное прохождение той или иной фазы развития.

Важно различать период зимовки и период активной жизни.

В одних случаях зимовка насекомых проходит в фазе яйца (злаковые тли, кольчатый шелкопряд), в других – в фазе личинки (луговой мотылек, боярышница), в третьих – в фазе куколки (капустная белянка, совка-гамма), в четвертых – во взрослой фазе (картофельный колорадский жук, пьявицы).

Естественно, что период активной жизни вида может приходиться на весну, лето и осень года. На активную жизнь влияние оказывают и внешние климатические условия этих сезонов года. Поэтому сезонное развитие может быть неодинаковым даже у видов с одним и тем же количеством поколений в год.

Многолетние наблюдения за годичным циклом видов позволяют установить крайние календарные даты появления и развития отдельных фаз насекомого и связать их с наступлением ряда фенофаз кормового растения – всходы, цветение, плодоношение. Такие ежегодные фенологические наблюдения позволяют установить повторяющиеся явления в жизни насекомого в зависимости от условий среды, т. е. выявить фенологию данного вида. Для наглядного изображения годичного жизненного цикла вида насекомых применяют графические схемы с условными обозначениями отдельных фаз развития (рис. 55). Эти схемы называют фенологическими календарями (рис. 56). Такие календари можно применять для прогноза сроков появления и развития вредных и полезных видов насекомых.

Первое появление	Этап развития и планируемые мероприятия	Появление в наибольшем количестве
	Взрослое насекомое	
	Перелеты на посевы	
	Спаривание	
	Яйцо	
	Личинка с обозначением возраста	
	Линька личинок	
	Миграция личинок	
	Нимфа	
	Куколка	
	Коконирование	
	Куколка в коконе	
	Период нанесения вреда	
	Взрослое насекомое в коконе	
	Личинка в колыбельке	
	Куколка в колыбельке	
	Взрослое насекомое в колыбельке	
	Взрослое насекомое в недеятельном состоянии	
	Личинка в недеятельном состоянии	
	Сроки проведения борьбы	

Рис. 55. Условные обозначения фенологии насекомых

Вредитель	Месяц, декада																	
	IV			V			VI			VII			VIII			IX		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1	3,4 (-)	3,4 (-)	3,4 -	4 -	4 -	— 4 — ▲	— 4 — ▲	— 4 — ▲	— 4 — ▲	— 4 — ▲	— 4 — ▲	— 4 — ▲						
								○	○	○	○	○	○					
										+	+	+	+	+				
													‡	‡	‡	‡		
													•	•	•	•		
													1 -	1,2 -	1,2 -	2 -	2,3 -	3,4 (-)
2	(+)	(+)	— +	— +	— +	+	+	+	+	+	+							
							‡	‡	‡	‡	‡							
								•	•	•	•	•						
										—	—	—	—	—				
										○	○	○	○	○	○			
													+	+	+	+	+	(+)
3	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
							—	— ‡	— ‡	— ‡	— ‡	— ‡						
										•	•	•	•					
										— ▲	— ▲	— ▲	— ▲	— ▲				
													(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

Рис. 56. Фенокалендарь насекомых: 1 – вредная долгоножка;
2 – льняная блошка; 3 – льняной трипс

Диапауза как регулятор жизненного цикла. В годичном цикле насекомого встречаются длительные неблагоприятные периоды сезона, когда активная жизнедеятельность организма невозможна. В такие периоды организм вынужден резко замедлять процессы роста и развития, что позволяет экономнее расходовать накопленные питательные вещества. Состояние глубокого физиологического покоя называется диапаузой. Диапауза выполняет следующие функции:

- 1) обеспечивает переживание неблагоприятных периодов сезона;
- 2) обеспечивает синхронизацию годичного цикла растительного насекомого с фенологией пищевых растений и климатическими условиями данной местности.

Насекомые, находящиеся в состоянии диапаузы, обладают рядом особенностей. Активные фазы развития (личинка, имаго) при переходе в диапаузу обычно прекращают питание и становятся малоподвижными, в яйце приостанавливается развитие зародыша. У некоторых насекомых появляется отрицательный фототаксис, что облегчает подыскивание укрытий. Также у насекомых замедляется обмен веществ в организме, что обеспечивает более экономное расходование энергетических ресурсов организма в течение длительного времени.

Многообразие форм диапаузы у насекомых классифицируют по трем принципам:

- 1) в зависимости от сезона, в котором наблюдается диапауза;
- 2) от фазы развития организма, в которой возникает диапауза;
- 3) от обязательного или факультативного появления диапаузы в жизненном цикле данного поколения.

В зависимости от сезона диапауза может возникать как в зимний, так и в летний периоды. Например, у зимней пяденицы в годичном цикле встречается как летняя, так и зимняя (в фазе яйца) диапауза. В отдельных случаях зимняя диапауза имеет затяжной характер и длится более года. Например, многолетняя диапауза у картофельного колорадского жука.

Фазы развития, в которых возникает диапауза, у насекомых различны, но определены для данного вида. В фазе яйца эмбриональная диапауза характерна для тли, яблонной медяницы. Личиночная диапауза характерна для гусениц боярышницы, златогузки, лугового мотылька; куколочная – для капустной совки, капустной белянки, капустной мухи. Во взрослой фазе встречается имагинальная диапауза, которая характерна для многих видов жесткокрылых (семейства долгоносиков, листоедов).

Различают также обязательную и факультативную диапаузу.

Обязательная, или облигатная, диапауза характерна для моновольтинных видов, так как насекомое может развиваться только в одном поколении в течение года. Наступление диапаузы не связано с внешними климатическими условиями, а зависит от наследственно закрепленного ритма. Выход, или реактивация, из состояния диапаузы у этих насекомых связан с климатическими условиями. Наследственно закрепленное моновольтинное развитие является надежной формой синхронизации жизненного цикла насекомого с сезонной сменой внешних климатических условий и прохождением фенофаз растением.

Факультативная, или необязательная, диапауза характерна для поливольтинных видов. Возникновение и прекращение факультативной диапаузы контролируется внешними климатическими факторами. Такой тип сезонного развития насекомых пластичнее моновольтинного и позволяет полнее использовать потенциальные возможности размножения. Эти виды насекомых в течение ряда поколений развиваются без диапаузы. При приближении неблагоприятных условий под влиянием внешнего сигнала развитие особей несколько изменяется и насекомые начинают физиологическую подготовку к переживанию неблагоприятного периода.

Сигналами о приближении неблагоприятных (осенне-зимних) условий служат изменение продолжительности дня, понижение температуры среды, изменение влажности среды и качества пищи.

Наиболее надежным из этих факторов по своей устойчивости и астрономической точности является изменение фотопериода, т. е. изменение длины дня; реакция на изменение фотопериода получила название фотопериодической. В условиях длинного летнего дня продолжительностью 14–17 ч (в зависимости от широты местности) развитие видов с факультативной диапаузой происходит непрерывно, а при уменьшении длины дня ниже определенного критического порога возникает зимняя диапауза.

Изменения температуры воздуха и качества пищи также могут служить сигналами о наступлении неблагоприятного для развития насекомых осенне-зимнего периода. Однако эти изменения зависят не только от смены сезонов, но и от колебаний погодных условий (пасмурная или солнечная погода), а на качестве пищи, кроме того, сказываются еще видовые и возрастные особенности растений. Поэтому влияние пищи и температуры обычно проявляется лишь совместно с изменением фотопериода, точнее, при величине фотопериода, близ-

кой к критической. В этом случае соответствующая температура среды и качество пищи могут ускорять или замедлять появление диапаузы. Например, большинство видов поливольтинных насекомых и клещей в Беларуси впадает в состояние диапаузы при 17-часовом фотопериоде. При понижении температуры среды до 10–15 °С или резком ухудшении качества пищи часть популяции начнет переходить в состояние диапаузы при 17,5–18 ч света в сутки, а с повышением температуры до 20–22 °С или при питании на продолжающих вегетативный рост (обычно однолетних) растениях появление диапаузы у значительной части популяции замедлится и будет наблюдаться при 16,5–16-часовом световом дне. В отдельных случаях в условиях повышенной температуры появления зимней диапаузы не происходит даже в условиях короткого светового дня. Это явление особенно типично для насекомых и клещей с коротким жизненным циклом (тли, паутинные клещи). Так, у популяции обыкновенного паутинного клеща влияние короткого светового дня полностью исключалось при температуре 25 °С и выше.

Чувствительной к сигнальному действию фотопериода обычно бывает фаза развития насекомого, предшествующая диапаузирующей. Так, у диапаузирующей в фазе личинки 3-го возраста кривоусой смородинной листовертки чувствительны к действию фотопериода гусеницы 1-го и 2-го возрастов, у диапаузирующих куколок капустной совки, капустной белянки и других видов – гусеницы старших возрастов, у диапаузирующих взрослых самок обыкновенного паутинного клеща – нимфа 2-го возраста и т. д.

Фотопериодическая реакция у насекомых проявляется в полной мере даже при очень низкой освещенности – от 1 до 5, иногда 10 лк. Подобная специфика носит приспособительный характер, так как в этом случае фотопериодическая реакция как механизм измерения времени является независимой от случайных дневных колебаний освещенности (при низкой облачности, затененности растениями и пр.) Для организма важно также, чтобы порог чувствительности к фотопериоду лежал выше интенсивности лунного света. В связи с тем, что максимальная освещенность поверхности почвы в период полнолуния не превышает 0,25 лк, а рассеянный лунный свет еще слабее, он не может влиять на фотопериодическую реакцию насекомых при указанной выше чувствительности их к свету.

Для прекращения зимней диапаузы, т. е. для реактивации организма насекомого, необходимо воздействие низкими положительными температурами (1–7 °С) в течение определенного периода времени.

Продолжительность этого периода, помимо видовой специфичности, зависит от зонально-географических различий популяций одного вида. Чем более длителен период осенне-зимних пониженных положительных температур в данной местности, тем более продолжителен период реактивации у обитающих здесь популяций насекомых или клещей. При слишком коротком периоде реактивации под влиянием осенних пониженных положительных температур диапауза может закончиться преждевременно и организм погибнет под влиянием наступивших зимних морозов.

1.4. Систематика насекомых

Насекомые – самая многочисленная группа животных на земном шаре. В настоящее время их насчитывается 1,5–2 млн. видов. Чтобы разобраться в этом огромном разнообразии видов, необходимо их систематизировать, т. е. установить родственные отношения между различными видами, объединить их по степени родства в соподчиненные систематические группы, или таксоны, и расположить эти группы в определенной упорядоченной системе. Для этого служат специальные разделы энтомологии – систематика и классификация насекомых.

Основная задача систематики насекомых заключается в том, чтобы разделить огромное разнообразие особей, существующих в природе, на легко распознаваемые группы, выявить диагностические признаки для этих групп и установить постоянные различия между сходными группами. Задачей классификации является создание и правильное расположение различных таксонов в единой системе животного мира. Если систематика представляет собой аналитическую стадию работы, то классификация – ее синтетическую стадию.

Конечная задача систематики и классификации – создание не просто системы, а естественной системы животного мира. Поэтому если раньше при определении родства организмов систематики основывались исключительно на морфологических признаках, то современные систематики всесторонне используют все доступные критерии, вплоть до молекулярного и клеточного.

Понятие о виде. Основной таксономической единицей в систематике является вид, который, по определению Г. Я. Бей-Биенко (1980), представляет собой обособленную целостную систему сходных особей, владеющих определенным географическим ареалом и дающих при скрещивании плодовитое потомство, удерживающее

сходство с родителями. Если сравнить это современное определение с тем, которое дал виду К. Линней в XVIII в. (вид – совокупность особей, которые отличаются друг от друга не более, чем дети от родителей), то бросается в глаза упрощенная трактовка последнего лишь по морфологическому критерию. В настоящее время кроме морфологического (сходство особей) при характеристике вида применяются также географический (заселение определенной части территории земли), физиологический (плодовитое потомство при скрещивании), генетический (сохранение сходства с родителями) и экологический (целостная система сходных особей, т. е. политипичность вида) критерии.

Внутривидовые формы возникают под влиянием изменчивости среды. В соответствии с особенностями и глубиной этого влияния и возникает ряд видовых форм. У политипических процветающих видов эта внутренняя структура более сложна, чем у монотипических, менее процветающих и не имеющих подвидов. К числу основных внутривидовых форм относят подвид, экотип и популяцию.

Подвид, иногда называемый также географической расой, представляет собой изменение вида, связанное с несовпадением условий существования в различных частях его ареала. Подвиды отличаются между собой устойчивыми, но часто нерезкими морфологическими признаками, а нередко – различиями в годичном цикле и экологическими реакциями. В местах соприкосновения популяций различия между подвидами сглаживаются и исчезают. Такой постепенный переход одной географической формы в другую называют клинальной изменчивостью. Если изменчивый ряд, или клина, привязан к узкой территории с естественными препятствиями (горы, водные источники), то подвиды оказываются хорошо разобщенными; если же клина сильно растянута на обширной территории, то, по существу, нового подвида нет, а есть лишь постепенное изменение признаков, у широко распространенного подвида.

Для обозначения вида применяют бинарную номенклатуру, состоящую из двух слов – рода и вида. Например, *Locusta migratoria* L. – саранча перелетная, причем буква L. – принятое сокращение фамилии ученого, в данном случае К. Линнея, впервые описавшего этот вид. Для обозначения подвида применяют тринарную номенклатуру. Например, для перелетной саранчи известно пять подвидов: *L. migratoria migratoria* L. – основной подвид, *L. migratoria rossica* Uv. et Zol. – среднерусская саранча, *L. migratoria gallica* Rem. – западноев-

ропейская, *L. migratoria migratorioides* Reich. et Fairm. – африканская, *L. migratoria manilensis* Mey. – восточная перелетная саранча.

Экотип – экологическая раса, возникающая при расселении вида в новые местообитания, заметно отличающиеся условиями внешней среды. Экотипы, как правило, морфологически не обособлены и отличаются лишь экологическими и физиологическими реакциями, т. е. имеют различные пороговые точки фотопериодической реакции, обладают различной холодостойкостью, изменяют пищевую специализацию и т. д. Так, мальвовая моль, гусеницы которой в республиках Средней Азии питаются на диких мальвовых и не имеют хозяйственного значения, при переселении в Закавказье перешла на хлопчатник, образовала особый хлопковый экотип и стала одним из серьезных вредителей этой культуры. Кровавая тля, завезенная в начале XIX в. из Северной Америки в Европу, заселила на новом месте яблоню и утратила способность развиваться на своем первичном хозяине – американском вязе.

Популяция – это совокупность особей одного вида, длительно занимающая определенный участок территории и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений. Популяция – основная единица существования вида.

Основные таксоны и их обозначение. Родственные виды объединяются в роды, роды – в семейства, семейства – в отряды, отряды – в классы. Применительно к насекомым этот ряд таксонов оказывается недостаточным. Чтобы полнее отразить специфику родственных отношений между отдельными группами насекомых, используют ряд дополнительных систематических единиц. В целом в классификации насекомых применяется следующий ряд таксонов: класс, подкласс, инфракласс, отдел, надотряд, подотряд, надсемейство, семейство, подсемейство, триба, род, подрод, вид, подвида.

Для обозначения всех указанных таксонов кроме русской используется международная латинская номенклатура, причем, как отмечалось выше, для вида она является бинарной, для подвида – тринарной. Близкие роды, например, уже упоминавшийся род *Locusta*, а также роды *Acrida*, *Dociostaurus*, *Calliptamus* и многие другие, объединяются в семейство Настоящие саранчовые – Acrididae. При этом латинское название семейства всегда образуется от корня названия типового рода (в данном случае Acrid-) и окончания -idae, представляющего собой окончание множественного числа и обозначающее «похожий».

Единые окончания введены также и для других таксонов. Так, названия отрядов первичнобескрылых насекомых оканчиваются на -ига (от греч. *oura* – хвост), отрядов крылатых насекомых – на -ptera (*pterus* – крыло), надотрядов и надсемейств – на -oidea, подсемейств – на -inae и т. д.

В настоящее время класс насекомых принято делить на два подкласса, в которые, по Г. Я. Бей-Биенко, входит 34 отряда. В целом классификация насекомых может быть представлена в следующем виде:

I. Подкласс Низшие, или Первичнобескрылые – Apterygota

A. Инфракласс Энтогнатные – Entognatha

1. Отряд Протуры, или Бессяжковые – Protura

2. Отряд Подуры, или Ногохвостки – Podura

3. Отряд Диплуры, или Двуххвостки – Diplura

Б. Инфракласс Тизануровые – Thysanurata

4. Отряд Тизануры, или Щетинохвостки – Thysanura

II. Подкласс Высшие, или Крылатые – Pterygota

Отдел с неполным превращением – Hemimetabola

Надотряд Эфемероидные – Ephemeroidea

5. Отряд Поденки – Ephemeroptera

Надотряд Одонатоидные – Odonatoidea

6. Отряд Стрекозы – Odonoptera

Надотряд Ортоптероидные – Orthopteroidea

7. Отряд Таракановые – Blattoptera

8. Отряд Богомолы – Mantodeoptera

9. Отряд Термиты – Isoptera

10. Отряд Веснянки – Plecoptera

11. Отряд Эмбии – Embioptera

12. Отряд Гриллоблаттиды – Grylloblattida

13. Отряд Палочники – Phasmatoptera

14. Отряд Прямокрылые – Orthoptera

15. Отряд Гемимериды – Hemimerida

16. Отряд Кожистокрылые – Dermaptera

17. Отряд Зораптеры – Zoraptera

Надотряд Гемиптероидные – Hemipteroidea

18. Отряд Сеноеды – Psocoptera

19. Отряд Пухоеды – Mallophaga

20. Отряд Вши – Anoplura

21. Отряд Равнокрылые – Homoptera

22. Отряд Клопы – Hemiptera

23. Отряд Трипсы – Thysanoptera

Отдел с полным превращением – Holometabola

Надотряд Колеоптероидные – Coleopteroidea

24. Отряд Жуки – Coleoptera

25. Отряд Веерокрылые – Strepsiptera

Надотряд Нейроптероидные – Neuropteroidea

26. Отряд Сетчатокрылые – Neuroptera

27. Отряд Верблюдки – Raphidioptera

28. Отряд Большекрылые – Megaloptera

Надотряд Мекоптероидные – Mecopteroidea

29. Отряд Скорпионовые мухи – Mecoptera

30. Отряд Ручейники – Trichoptera

31. Отряд Бабочки – Lepidoptera

32. Отряд Перепончатокрылые – Hymenoptera

33. Отряд Блохи – Aphaniptera

34. Отряд Двукрылые – Diptera

Ниже дается характеристика восьми отрядов, изучение которых предусмотрено программой курса.

Насекомые с неполным превращением – Hemimetabola

Имеют лишь три фазы развития – яйцо, личинка и имаго. Видоизменением является упрощенное (гипоморфоз) или усложненное (гиперморфоз) неполное превращение. Личинки имагообразные. У личинок старших возрастов хорошо видны наружные зачатки крыльев, и этих личинок называют экзоптериготами – Ecxopterygota. Также их называют нимфами.

Среди насекомых с неполным превращением изучают представителей четырех основных отрядов: Прямокрылые, Полужесткокрылые, Равнокрылые, Бахромчатокрылые.

Отряд Прямокрылые – Orthoptera

1. Крупные (до 80 мм) или средней величины насекомые с удлиненным, сжатым с боков или несколько приплюснутым телом.

2. Голова гипогнатическая, с отвесным или скошенным лбом.

3. Зрение хорошо развито. Имеется пара сложных фасеточных глаз, а также один – три глазка.

4. Усики многочлениковые, различной длины и типа (нитевидные, щетинковидные, четковидные, булавовидные, мечевидные).

5. Ротовой аппарат грызущего типа.

6. Крылья две пары, и они разнородные. Передние крылья узкие, кожистые; задние – широкие, сетчатые или перепончатые. Задние крылья веером складываются под передние. Нередко крылья укорочены или полностью отсутствуют.

7. Задние ноги прыгательные, остальные ходильные, иногда передние ноги копательные. Лапки ног состоят из различного количества члеников (один – четыре). Последний членик несет два коготка, и иногда между ними есть присоска.

8. На конце брюшка прикреплены церки, а у самок, кроме того, и яйцеклад различной длины и формы. Иногда яйцеклад отсутствует.

9. Виды моновольтинны. Зимовка проходит в фазе яйца. Некоторые виды прямокрылых проявляют экологическую форму полиморфизма – фазовую изменчивость.

10. Большинство видов – фитофаги.

В состав отряда Прямокрылые входят семейства Настоящие кузнечики – *Tettigoniidae*, Медведки – *Gryllotalpidae*, Настоящие саранчовые – *Acrididae*.

Представители семейства Настоящие кузнечики:

- зеленый кузнечик (*Tettigonia viridissima*);
- серый кузнечик (*Decticus verrucivorus*);
- белолобый кузнечик (*Decticus albifrons*).

Представители семейства Медведки:

- медведка обыкновенная (*Gryllotalpa gryllotalpa*).

Представители семейства Настоящие саранчовые:

- перелетная саранча (*Locusta migratoria*);
- марокканская саранча (*Dociostaurus maroccanus*);
- сибирская кобылка (*Gomphocerus sibiricus*);
- итальянская саранча (*Calliptamus italicus*);
- пустынная саранча (*Schistocerca gregaria*).

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы – Hemiptera

1. Средней величины, с уплощенным, реже цилиндрическим телом.

2. Ротовой аппарат колюще-сосущий. Хоботок трех-, четырех-члениковый, причленен к передней части головы, лоб не скошен назад.

3. Усики нитевидные.

4. Переднегрудь развита и прикрыта сверху крупной переднеспинкой. При сложенных крыльях среднегрудь видна сверху в виде щитка. Щиток в виде небольшого треугольника, иногда закрывает всю спинную часть брюшка. На заднегрудь между тазиками задних ног расположены отверстия пахучих желез.

5. Крыльев две пары, передние разнородные: у основания жесткие или кожистые, на вершине перепончатые. Задние крылья перепончатые. Крылья складываются плоско на теле.

6. Ноги бегательные, ходильные. Лапки ног трехчлениковые.

7. Встречаются фитофаги, хищники и виды со смешанным питанием.

8. Зимовка проходит в фазе яйца, реже – в фазе взрослых клопов или личинок. Виды моновольтинны.

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Слепняки – *Miridae*; Щитники – *Pentatomidae*; Щитники-черепашки – *Scutelleridae*.

Представители семейства Слепняки:

- люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus*);
- бурый свекловичный клоп (*Polymerus cognatus*).

Представители семейства Щитники:

- рапсовый клоп (*Eurydema oleracea*);
- элияостроголовая (*Aelia acuminata*);
- периллус (*Perillus bioculatus*).

Представители семейства Щитники-черепашки:

- вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*);
- маврский клоп (*Eurygaster maura*);
- австрийский клоп (*Eurygaster austriacus*).

Отряд Равнокрылые – Homoptera

1. Разнообразные по форме и величине тела насекомые.

2. Ротовой аппарат колюще-сосущий, в виде трех-, четырехчленикового хоботка и четырех колющих щетинок. Хоботок в покое подогнут под тело и направлен назад. Лоб сильно скошен назад. Глазков два или три, иногда они не развиты.

3. Сложные фасеточные глаза развиты в различной степени. Иногда редуцированы до трех фасеточных бугорков (некоторые тли) или отсутствуют (часть видов кокцид).

4. Усики щетинковидные или нитевидные, трех – десятичлениковые, часто короче тела.

5. Крыльев две пары, они однородные, перепончатые или разнородные, передние – кожистые, а задние – перепончатые, складываются крышеобразно, иногда меньше передних. У самцов кокцид развита только передняя пара крыльев. У тлей и самок кокцид крылья отсутствуют полностью.

6. Виды имеют фильтрационные камеры, поэтому экскременты содержат сахара и в виде пади загрязняют листья растений.

7. Тело частично покрыто восковыми выделениями в виде порошка, нитей, пластинок, а у кокцид – щитка.

8. У алейродид и самцов кокцид усложненное неполное превращение (гиперморфоз), у бескрылых форм упрощенное неполное превращение (гипоморфоз).

9. Основной способ размножения – гамогенез, у некоторых видов – партеногенез по типу телитоккии.

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Цикадки – Cicadellidae, Медяницы (листоблошки) – Psyllinea, Белокрылки (алеяродиды) – Aleyrodidae, Настоящие тли – Aphididae, Щитовки – Diaspididae.

Представители семейства Цикадки:

- шеститочечная цикадка (*Macrostelus laevis*);
- полосатая цикадка (*Psammotettix striatus*).

Представители семейства Медяницы, или Листоблошки:

- яблонная медяница (*Psylla mali*).

Представители семейства Белокрылки, или Алейродиды:

- тепличная белокрылка (*Trialeurodes vaporariorum*).

Представители семейства Настоящие тли:

- бобовая, или свекловичная тля (*Aphis fabae*);
- люцерновая тля (*Aphis craccivora*);
- зеленая яблонная тля (*Aphis pomi*).

Представители семейства Щитовки:

- яблонная запятовидная щитовка (*Lepidosaphes ulmi*);
- калифорнийская щитовка (*Diaspidiotus perniciosus*).

Отряд Трипсы, или Бахромчатокрылые, или Пузыреногие – Thysanoptera

1. Мелкие насекомые с удлинённым телом.
2. Голова с сильно скошенным назад лбом, переходящим в ротовой конус.
3. Ротовой аппарат колюще-сосущий, состоит из ротового конуса, образованного асимметрично развитыми верхней и нижней губами и верхней челюстью.
4. Усики нитевидные, шести – девятичлениковые.
5. Ноги с одно-, двухчлениковыми лапками, заканчивающимися пузыревидными присосками, которые срослись с двумя склеротизованными пластинками, гомологичными коготками.
6. Крыльев две пары, они однородные, перепончатые, узкие, с двумя-тремя продольными жилками, с бахромой из длинных тонких волосков. Волоски неподвижные у подотряда трубкохвостых или складываются вдоль края крыла, когда насекомое не летает, у подотряда яйцекладных.
7. Брюшко у самок заканчивается трубкой или яйцекладом. Первый сегмент брюшка редуцирован.
8. Превращение неполное усложненное (гиперморфоз).
9. Личинки двух последних возрастов (нимфы) имеют зачатки крыльев, не питаются, малоподвижны.
10. Разлит полиморфизм: разное развитие крыльев, самцы мельче самок и темнее окрашены. Иногда самцы отсутствуют.
11. Большинство видов фитофаги. Некоторые виды являются хищниками.

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Настоящие трипсы – Thripidae, Флеотрипсы – Phloeothripidae.

Представители семейства Настоящие трипсы:

- гороховый трипс (*Kakothrips robustus*);
- табачный трипс (*Thrips tabaci*);
- льняной трипс (*Thrips linarius*).

Представители семейства Флеотрипсы:

- пшеничный трипс (*Haplothrips tritici*);
- пустоцветный трипс (*Haplothrips aculeatus*).

Насекомые с полным превращением – Holometabola

Имеют четыре фазы развития: яйцо, личинка, куколка и имаго. Иногда встречается усложненное полное развитие – гиперметаморфоз. Личинки неимагообразные. Крылья развиты под кожей и лишь с фазы куколки становятся наружными образованиями. Насекомых с полным превращением называют эндоптериготами – Endopterygota, т. е. с внутренними зачатками крыльев.

Отряд Жесткокрылые, или Жуки – Coleoptera

1. Разной величины (длина от 0,3 до 180 мм), формы и окраски.
 2. Ротовой аппарат грызущий.
 3. Усики чаще 12-члениковые, но могут варьировать от 2 до 40. Типы усиков: нитевидные, щетинковидные, четковидные, пиловидные, гребневидные, пластинчато-булавовидные, головчатые, неправильные.
 4. Ноги ходильные, бегательные, копательные, прыгательные или плавательные.
 5. Крыльев две пары, они разнородные: первая пара – жесткие, вторая – перепончатые. Иногда крылья недоразвиты или отсутствуют. Передние крылья – эпилевры, прикрывают все брюшко, могут быть сильно укорочены и доходить лишь до половины брюшка. Задние крылья длиннее передних и в покое складываются вдоль и поперек. По развитию жилок различают три типа задних крыльев – карабонидный, стафилиноидный и кантароидный.
 6. Превращение полное, иногда усложненное – гиперметаморфоз.
 7. Личинка истинная, безножка, камподиевидная.
 8. Куколка свободная.
 9. Большинство видов моновольтинно. Встречаются виды с многолетней генерацией. Вредители запасов сельскохозяйственной продукции могут развиваться в нескольких поколениях.
 10. По пищевой специализации фитофаги. Встречаются хищники, сапрофаги, некрофаги.
- Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Пластинчатоусые – Scarabaeidae, Щелкуны – Elateridae, Блестянки – Nitidulidae, Долгоносики – Curculionidae, Листоеды – Chrysomelidae, Зерновки – Bruchidae, Точильщики – Anobiidae, Мертвоеды – Silphidae, Трубковеры – Attelabidae.
- Хищниками являются представители семейств: Жужелицы – Carabidae, Кокцинеллиды – Coccinellidae, Стафилины – Staphylinidae.

Представители семейства Пластинчатоусые:

- жук кузья (*Anisoplia austriaca*);
- западный майский хрущ (*Melolontha melolontha*).

Представители семейства Щелкуны:

- щелкун темный (*Agriotes obscurus*);
- щелкун широкий (*Selatosomus latus*).

Представители семейства Блестянки:

- рапсовый цветоед (*Meligethes aeneus*).

Представители семейства Долгоносики:

- яблонный цветоед (*Anthonomus pomorum*);
- клеверный семяед (*Apion apricans*).

Представители семейства Листоеды:

- колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata*);
- крестоцветная волнистая блошка (*Phyllotreta undulata*).

Представители семейства Зерновки:

- гороховая зерновка (*Bruchus pisorum*);
- фасолева́я зерновка (*Acanthoscelides obtectus*).

Представители семейства Точильщики:

- хлебный точильщик (*Stegobium paniceum*).

Представители семейства Мертвоеды:

- матовый мертвоед (*Aclypea opaca*);
- мертвоед голый (*Aclypea undata*).

Представители семейства Жужелицы:

- крымская жужелица (*Carabus scabrosus tauricus*);
- хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides*).

Представители семейства Кокцинеллиды:

- семиточечная коровка (*Coccinella septempunctata*);
- двухточечная коровка (*Adalia bipunctata*).

Представители семейства Стафилины:

- алеохара двуполосая (*Aleochara bilineata*).

Представители семейства Трубнокрыты:

- вишневый долгоносик, трубнокрыт, слоник (*Rhynchites auratus*).

Отряд Перепончатокрылые – Hymenoptera

1. Разной величины (длина 0,5–40 мм).
2. Голова свободная, подвижно соединена с грудью.
3. Ротовой аппарат грызущего, грызуще-лижущего типа, иногда редуцирован.
4. Глаза крупные, кроме того, развиты три глазка.

5. Усики с различным количеством члеников (от трех до нескольких десятков), нитевидные или коленчатые, иногда перистые и четко-видные.

6. Все отделы груди плотно слиты между собой.

7. Ноги с 5-члениковыми лапками (реже они 3–4-члениковые), ходильного типа, иногда собирательные.

8. Крыльев две пары, они однородные, перепончатые. Задние крылья обычно меньше передних, иногда встречаются бескрылые формы.

9. Брюшко соединяется с грудью всем широким основанием или тонким стебельком. Различают три типа брюшка: сидячее, висячее и стебельчатое. Стебелек – это сужение 2-го, редко 3-го сегмента брюшка. У самок развит яйцеклад. Он может быть коротким, и его нижние створки зазубрены, или длинным, иногда превышающим длину тела, у пчелиных яйцеклад превращен в жало.

10. Превращение полное.

11. Личинки у сидячебрюхих – ложногусеницы, у стебельчатых – червеобразные.

12. Куколка свободная, находится в кожистом или паутинном коконе.

13. Большинство видов поливольтинны.

14. По пищевой специализации фитофаги (во взрослой фазе потребители нектара и цветочной пыльцы) и энтомофаги (хищники и паразиты).

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Стеблевые пилильщики – *Cephidae*, Настоящие пилильщики – *Tenthredinidae*.

Паразитами являются представители семейств: Ихневмонида – *Ichneumonidae*, Браконида – *Braconidae*, Трихограмматиды – *Trichogrammatidae*.

Представители семейства Стеблевые пилильщики:

- обыкновенный хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus*);
- черный хлебный пилильщик (*Trachelus tabidus*).

Представители семейства Настоящие пилильщики:

- рапсовый пилильщик (*Athalia rosae*);
- вишневый слизистый пилильщик (*Caliroa cerasi*).

Представители семейства Ихневмонида:

- диадегма (*Diadegma crassicornis*).

Представители семейства Браконида:

- апантелес (*Apanteles glomeratus*).

Представители семейства Трихограмматиды:

- трихограмма обыкновенная (*Trichogramma evanescens*).

Отряд Чешуекрылые, или Бабочки – *Lepidoptera*

1. Разной величины, от мельчайших молей (3–8 мм в размахе крыльев) до крупнейших павлиноглазок (20–25 см в размахе крыльев).

2. Голова с крупными глазами и нередко примыкающими к ним двумя глазками.

3. Усики длинные, многочлениковые, нитевидного, булавовидного веретеновидного или перистого типа.

4. Ротовой аппарат сосущего типа, с длинным спирально изогнутым хоботком, образованным нижними челюстями. Иногда ротовой аппарат недоразвит или отсутствует.

5. Крыльев две пары, они однородные, перепончатые, густо покрыты чешуйками. Передние крылья крупнее задних. Иногда крылья укорочены или совсем не развиты.

6. Брюшко состоит из 9–10 сегментов, причем последние 2–3 из них сильно модифицированы в связи с образованием генитальных придатков.

7. Превращение полное.

8. Личинки – гусеницы.

9. Куколка покрытая, нередко в шелковистом коконе.

10. Являются моно- и поливольтинными видами.

11. По пищевой специализации фитофаги.

12. Особенности внутреннего строения:

– отсутствие мышечного желудка, наличие ответвленного от передней кишки пищевого резервуара – зоба;

– нервная система неконцентрирована, ее брюшная цепочка состоит из 6–9 узлов.

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Белянки – *Pieridae*, Волнянки – *Lymantriidae*, Коконопряды – *Lasiocampidae*, Бражники – *Sphingidae*, Совки – *Noctuidae*, Стекланницы – *Aegeriidae*, Листовертки – *Tortricidae*, Горностаевые моли – *Yponomeutidae*, Пяденицы – *Geometridae*, Медведицы – *Arctiidae*, Серпокрылые моли – *Plutellidae*, Огневки – *Pyralidae*.

Представители семейства Белянки:

- капустная белянка (*Pieris brassicae*);
- боярышница (*Aporia crataegi*).

Представители семейства Волнянки:

- непарный шелкопряд (*Ocneria dispar*);
- златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*).

Представители семейства Коконопряды:

- кольчатый шелкопряд (*Malacosoma neustria*);

- сосновый шелкопряд (*Dendrolimus pini*).

Представители семейства Бразники:

- сосновый бражник (*Sphinx pinastri*);
- сиреневый бражник (*Sphinx ligustri*);
- вьюнковый бражник (*Herse convolvuli*).

Представители семейства Совки:

- совка гамма (*Autographa gamma*);
- капустная совка (*Mamestra brassicae*);
- восклицательная совка (*Scotia exclamationis*);
- озимая совка (*Scotia segetum*).

Представители семейства Стеклянницы:

- смородинная стеклянница (*Synanthedon tipuliformis*);
- яблонная стеклянница (*Synanthedon myopaeformis*).

Представители семейства Листовертки:

- яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella*);
- гороховая плодожорка (*Laspeyresia nigricana*);
- розанная листовертка (*Cacoecia rosana*).

Представители семейства Горностаевые моли:

- яблонная моль (*Yponomeuta malinellus*);
- рябиновая моль (*Argyrestia conjugella*).

Представители семейства Пяденицы:

- зимняя пяденица (*Operophtera brumata*);
- крыжовниковая пяденица (*Abraxas grossulariata*).

Представители семейства Медведицы:

- американская белая бабочка (*Hyphantria cunea*).

Представители семейства Серпокрылые моли:

- капустная моль (*Plutella maculipennis*).

Представители семейства Огневки:

- луговой мотылек (*Pyrausta sticticalis*);
- стеблевой, или кукурузный, мотылек (*Ostrinia nubilalis*);
- мельничная огневка (*Anagasta kuehniella*).

Отряд Двукрылые, или Мухи – Diptera

1. Разнообразные по величине насекомые (длина 1–50 мм).
2. Голова шаровидная или полушаровидная, свободная, соединена с переднегрудью тонким стебельком.
3. Глаза крупные. Глазков три, реже два или они отсутствуют.
4. Усики многочлениковые, реже трехчлениковые (нитевидные, четковидные, реже гребневидные).

5. Ротовой аппарат представлен хоботком. Типы ротовых аппаратов: колюще-сосущий, режуще-сосущий, лижущий, мускоидный.

6. Грудь состоит из трех плотно слившихся сегментов, из них наиболее сильно развита среднегрудь.

7. Ноги бегательные или ходильные, чаще с 5-члениковой лапкой.

8. Крыльев одна пара (передние). Они однородные, перепончатые. Задняя пара представлена в виде жужжалец. Жужжальца булавовидной формы, небольшие, прикреплены к заднегрудь.

9. Превращение полное. Яйца белые, с продольной бороздкой. Личинки – безголовки, реже безножки. Куколка открытая или скрытая, в ложном коконе.

10. Виды поливольтинны.

11. По пищевой специализации фитофаги, паразиты, хищники.

Вредителями сельскохозяйственных культур являются представители семейств: Долгоножки – *Tipulidae*, Злаковые мухи – *Chloropidae*, Мухи-цветочницы – *Anthomyiidae*, Галлицы – *Cecidomyiidae*.

Хищниками являются представители семейства Тахины – *Tachinidae*.

Среди представителей семейства Журчалки – *Syrphidae* встречаются как фитофаги, так и хищники.

Представители семейства Долгоножки:

- болотная, или вредная, долгоножка (*Tipula paludosa*);
 - капустная долгоножка (*Tipula oleracea*).
- Представители семейства Злаковые мухи:
- шведские мухи (*Oscinella frit*, *O. pusilla*);
 - зеленоглазка (*Chlorops pumilionis*).

Представители семейства Журчалки:

- сирф перевязанный (*Syrphus ribesii*);
- сирф окаймленный (*Episyrphus balteatus*);
- луковая журчалка (*Eumerus strigatus*).

Представители семейства Цветочницы:

- свекловичная муха (*Pegomya hyoscyami*);
- капустные мухи: весенняя, летняя (*Delia brassicae*, *D. floralis*);
- луковая муха (*Delia antiqua*).

Представители семейства Тахины:

- эрнестия (*Ernestia consobrina*);
- фороцера (*Phorocera agilis*).

Представители семейства Галлицы:

- гессенская муха (*Mayetiola destructor*);
- просяной комарик (*Stenodiplosis panici*);
- смородинная стеблевая галлица (*Thomasiniana ribis*).

2. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НЕМАТОДЫ – NEMATODA

По данным, опубликованным в различных странах, снижение продукции сельского хозяйства от повреждений нематодами в среднем ежегодно колеблется в пределах 10–20 %. В известных, к сожалению, далеко не редких случаях эти потери гораздо больше; они могут в настоящее время достигать катастрофических размеров.

Различные виды галловых нематод, гетеродер, стеблевых нематод, пратиленхов и большое количество других форм, как за границей, так и в отдельных районах Республики Беларусь, вызывают потери урожая овощных, зерновых, технических и других культур, достигавшие в ряде хозяйств 30–40 %, а иногда 60–70 % и даже более. В сравнении с многочисленными паразитами и возбудителями болезней растений нематоды наносят большой экономический ущерб растениеводству. На их долю приходится $\frac{1}{4}$ общих потерь мировой растительной продукции от вредителей и болезней.

Изучение биологии и экологии фитонематод, и в частности отдельных стадий их развития (яиц, личинок), имеет большое значение, поскольку именно эти данные лежат в основе разработки мер борьбы с указанными микроскопическими, но весьма патогенными животными.

Фитонематоды – это совокупность видов нематод, экологически связанных с растением. К фитонематодам относятся паразитические формы (фитогельминты, вызывающие патогенные процессы в растении – фитогельминтозы; микогельминты – нематоды, сосущие мицелий грибов) и сапробиотические нематоды, обитающие в разлагающейся растительной ткани. Процессом разложения заканчивается практически любой фитогельминтоз, и особенно фитогельминтоз подземных органов растений, в результате чего появляется множество сапробиотических нематод, приходящих на смену паразитическим формам и участвующих в окончательном разложении растительной ткани.

К фитонематодам относятся также почвенные нематоды, способные существовать на границе здоровой растительной ткани и ткани, затронутой сапробиотическим распадом (девисапробионты), и, наконец, свободноживущие почвенные формы, тяготеющие к корневой системе и в той или иной степени с ней связанные (параризобионты). К этой последней группе относятся очень многие микробофаги, нематоды-хищники, всеядные и прочие нематоды. Таким образом, к фитонематодам относится широкий круг нематод различных экологических

групп, так или иначе связанных с растением. Все перечисленные группы нематод являются членами почвенного биоценоза, куда входит и растение, и изучение какой-либо одной группы в отрыве от других не даст общего представления о процессах, протекающих в биоценозе в целом.

2.1. Морфология нематод

Формы, размеры и общее строение тела. Для подавляющего большинства нематод характерна нитевидная форма тела, часто она бывает и веретеновидной, когда тело нематод по направлению к обоим концам сужается. Однако имеется довольно много aberrантных форм, сильно измененных паразитическим образом жизни в тканях животных или растений. В этих случаях тело может быть неправильно комковатым, почти шарообразным, лимоновидным или иной формы. В поперечном разрезе тело нематод круглое (рис. 57).

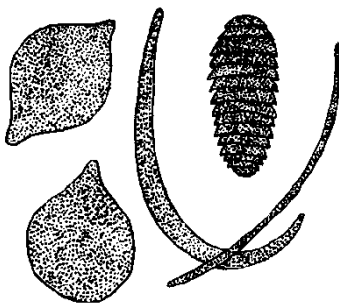


Рис. 57. Различная форма тела фитонематод (по А. А. Парамонову, 1962)

По общему плану строения тело нематод состоит из двух трубок. Внешняя трубка представлена стенкой тела (кутикула, гиподерма, продольная мускулатура), а внутренняя – пищеварительным трактом. Первичная полость тела (схизоцель) между продольной мускулатурой и кишечником заполнена полостной жидкостью, в которой находятся половые железы и некоторые другие железистые клетки (рис. 58).

Основная часть соматической мускулатуры расположена в продольном направлении и может сокращаться только в этом же направлении. Такому типу расположения мышц соответствуют характерные волнообразные движения нематод. Увеличение толщины стенки тела и укорачивание его длины в некоторых случаях приводят к редуцированию мышц и практически неподвижному образу жизни этих форм (галловые и цистообразующие корневые нематоды). Самки таких червей в значительной степени разбухают, приобретают округлую, грушевидную или лимоновидную форму и теряют способность передвижения. Самцы же сохраняют обычную нитевидную форму тела с хорошо развитыми мышцами.

Тело нематод не сегментировано. Однако у многих форм имеется так называемая ложная сегментация, которая характеризуется только более или менее заметным сегментированием (поперечной кольчатостью) кутикулы. Особенно сильная поперечная кольчатость наблюдается, например, у представителей семейства кольчатых нематод (*Criconematidae*), которые, на первый взгляд, совсем непохожи на обычных нематод (рис. 59).

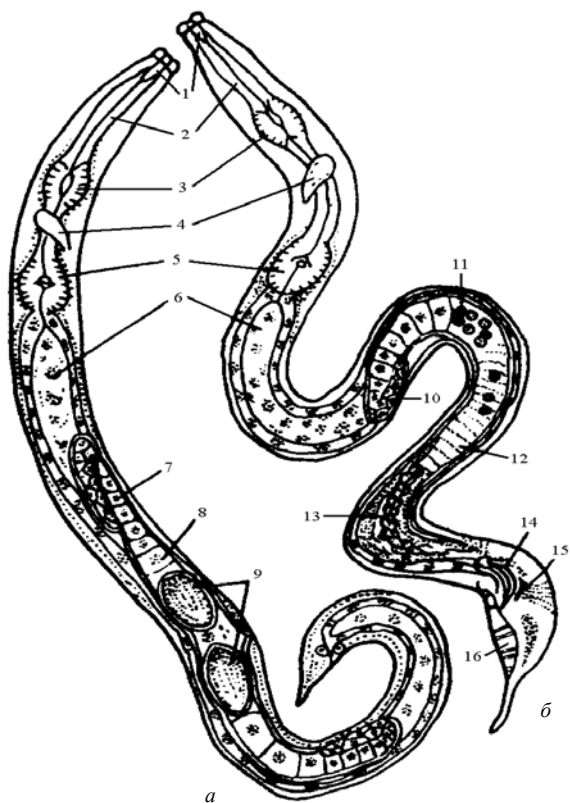


Рис. 58. Схема организации тела фитонематод (по А. А. Парамонову, Ф. И. Брюшковой, 1956): *а* – самка; *б* – самец; 1 – ротовая полость; 2 – корпус пищевода; 3 – средний бульбус; 4 – нервное кольцо; 5 – задний бульбус с дробильным аппаратом; 6 – кишечник; 7 – яичник; 8 – яйцевод; 9 – матка (передняя и задняя); 10 – семенник; 11 – зона созревания сперматозоидов; 12 – семяпровод; 13 – семяизвергательный канал; 14 – спикулы; 15 – рулек; 16 – крылья бурсы с ребрами

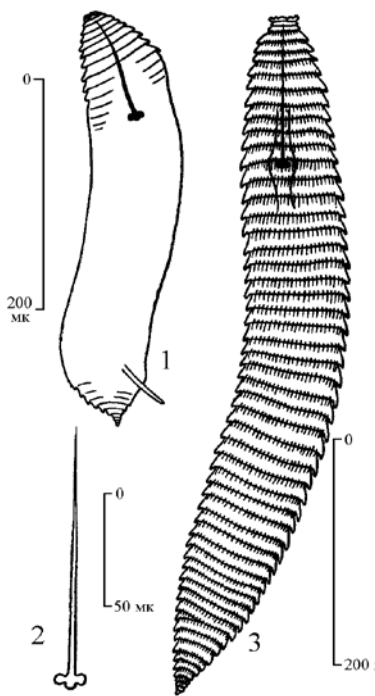


Рис. 59. *Criconema georgiensis*
(по Е. С. Кирьяновой, 1958):
1 – самец; 2 – копьё; 3 – самка

Длина большинства свободноживущих и паразитирующих в растениях нематод колеблется от 0,5 до 2 мм, диаметр их тела достигает обычно около 15–20 мкм и более, но не свыше 200–400 мкм; представители семейства Heteroderidae могут быть и значительно толще.

Самая маленькая из известных до сих пор нематод – *Trichoderma minutum* (Steiner, 1916) обитает в море; ее длина равна 82 мкм. Самая крупная из известных нематод – *Placentonema gigantissima* (Gubnov, 1951) паразитирует в плаценте китообразных – обитателей морских вод; ее длина достигает 8 м. В целом же морские нематоды принадлежат к наиболее крупным формам среди свободноживущих видов круглых червей.

Паразиты растений – это наиболее мелкие нематоды. Так, например, длина *Sphaeronema minutissimum* (J. B. Goodey, 1958) составляет всего 101–129 мкм и лишь немногим больше самой маленькой морской нематоды (рис. 60).

Подразделение тела на отделы. Тело нематод не имеет резкого подразделения на отделы. Тем не менее у них принято различать головной, собственно тело и хвостовой отделы.

Головной конец представляет собой обособленные по структуре несколько колец. Первое, лабиальное, или губное, кольцо называют головной шапочкой; оно четко выражено у корневых нематод родов *Heterodera* и *Meloidogyne*. На лабиальном кольце имеются губы, которые закрывают ротовое отверстие, расположенное в центре кольца. Находящиеся за лабиальным кольцом называют постлабиальными; они довольно разнообразны по количеству и форме у разных видов нематод и поэтому служат одним из диагностических признаков при определении видов.

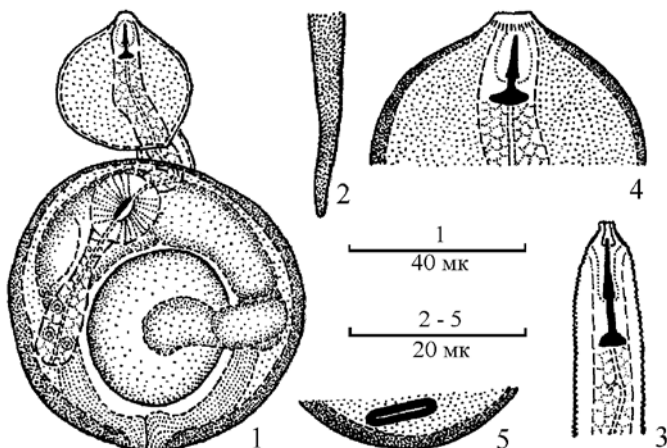


Рис. 60. *Sphaeronema minutissimum* (J. B. Goodey, 1958): 1 – общий вид тела самки; 2 – конец хвоста личинки; 3 – головной конец тела личинки; 4 – голова самки; 5 – задний конец тела самки со щелью вульвы

Собственно тело составляет наибольшую часть длины нематоды: от основания головы до анального отверстия у самок и личинок или до клоаки у самцов. Оно может сильно варьировать по длине и форме.

Хвостовой конец представляет собой лежащую за анальным отверстием или клоакой концевую часть тела. Форма хвостового конца очень варьирует и является характерной для представителей отдельных родов.

Стенка тела. Стенка тела у нематод представлена кожно-мышечно-нервным слоем (Rauther, 1906), в котором «можно отличать эпидермис с кутикулой, им выделенной, лежащую под ним продольную мускулатуру и нервную систему, вложенную в эпидермис. У других червей этот слой обыкновенно называется кожно-мускульным мешком» (Филиппев, 1934). Кожно-мускульный мешок состоит из трех функционально связанных последовательно слоев: кутикулы, гиподермы и продольной мускулатуры.

Кутикула – это наружное неклоточное многослойное образование, покрывающее тело круглых червей. Кутикула может быть гладкой или кольчатой; без особых наружных украшений или выростов и с более или менее сложно устроенными продольными и поперечными структурами на поверхности.

На поверхности кутикулы имеются различные придатки, представляющие собой органы чувств: папиллы, или сосочки (небольшые выступающие бугорки), и щетинки (сравнительно длинные выросты). Сосочки обычно расположены на губах, головных буграх и в области клоаки у самцов. У фитонематод щетинки располагаются на теле, у нематод других групп они, как правило, находятся на головном конце тела. Одной из таких продольных структур являются боковые поля – особым образом дифференцированные участки на боковых сторонах, тянущиеся вдоль тела (рис. 61).

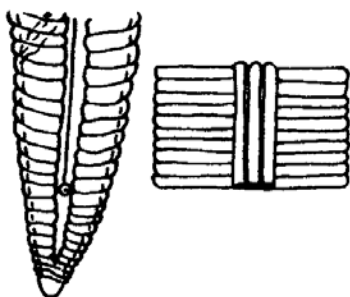


Рис. 61. Кольчатость кутикулы и боковые поля (по А. А. Парамонову, 1962)

В функции боковых полей входит обеспечение свободного движения поперечных колец кутикулы при сгибании тела в дорсовентральном направлении. Боковые поля действуют также в качестве стабилизаторов при передвижении нематоды в боковой плоскости. Кроме того, следует указать, что во время движения тело растительноядных, почвенных и водных нематод всегда ориентировано боковой стороной вниз, т. е. они перемещаются лежа на боку.

Строение боковых полей имеет немаловажное значение в современной систематике нематод. В группе тилехид боковые поля представлены двумя – четырьмя или большим числом параллельных линий, образованных в результате впячивания частей кутикулы. Эти линии в новейшей литературе называются инцизурами (*incisurs*). Находящиеся между инцизурами параллельные им выпуклые полосы, тянущиеся в направлении длинной оси тела, следует называть валиками. В состав кутикулы входят вещества белковой и липоидной природы – альбумин, глюкопротеин, фиброид, коллаген, кератин. Они обеспечивают исключительную эластичность и высокую полупроницаемость кутикулы – свойства, необходимые для выполнения различных жизненных функций.

Основное назначение кутикулы заключается в защите нематод от внешних механических и химических воздействий. Механическое повреждение возможно при нахождении нематод в среде обитания, например при движении в почве. Защитная функция кутикулы имеет

важное значение, так как нематоды не обладают способностью к регенерации и механические раны приводят их к гибели.

Защита от химических воздействий не менее важна в связи с постоянным нахождением нематод в растворах: морской, пресной и почвенной водах, соках поражаемых ими органов растений. Высокая полупроницаемость кутикулы препятствует проникновению губительных для организма химических соединений.

Другая функция кутикулы – опорная: к ней прикреплена мускулатура, как входящая в кожно-мускульный мешок, так и специальная, обеспечивающая работу различных органов нематод. Опорная функция состоит также в обеспечении внутрисполостного тургора благодаря сдерживанию давления полостной жидкости.

Гиподерма. Прямо под кутикулой находится клеточный, или синцитиальный, слой ткани – гиподерма. Основное назначение гиподермы заключается в выделении кутикулы. Кроме того, она несет в себе различные кожные железы. Так, у большинства видов фитонематод имеется шейная железа (ренетта), по функции своей представляющая выделительную систему. Она построена по разветвленному типу и имеет каналы, сходящиеся к экскреторному протоку, который открывается на кутикуле отверстием – экскреторной порой. Нематоды этой группы также имеют фазмиды – парные боковые хвостовые железы, выполняющие чувствительную функцию и не выделяющие секретов. У групп нематод, у которых нет фазмид, наряду с шейной ренеттой имеются одноклеточные хвостовые железы, расположенные в боковых валиках гиподермы.

Мускулатура и движение нематод. Мускулатура нематод состоит из продольных мышц тела и специальных мышечных пучков, обеспечивающих работу различных внутренних органов. Первые входят в кожно-мускульный мешок и прилегают непосредственно к гиподерме. Такая мускулатура состоит из одного слоя веретеновидных мышечных клеток. Часть каждой клетки, которая прикреплена к гиподерме, содержит миофибриллы, обеспечивающие сокращение мышц. Другая часть клетки, которая обращена в полость тела, не имеет сократимых структур, а несет ядро. Этот сплошной мускульный цилиндр боковые валики гиподермы разделяют на спинную и брюшную ленты. Согласованная работа всех мышечных клеток лент приводит к их попеременному сокращению и расслаблению, а это, в свою очередь, обеспечивает спинно-брюшное сгибание тела. Таким образом нематоды могут изгибаться в дорсовентральной плоскости, что позволяет им

осуществлять скользящие упругомеевидные движения. Так, в боковом положении они могут передвигаться в воде или жидкой фракции различных сред обитания. Этот способ движения типичен для подавляющего большинства различных групп нематод, но по скорости передвижения они различаются между собой.

Фитонематоды, как правило, при движении медленно изгибают тело, принимают на некоторое время форму синусоиды, а затем медленно



Рис. 62. Некоторые позы нематод при движении (по А. А. Парамонову, 1962)

изменяют ее на другую (волнообразную, вытянутую), сохранив загнутым только головной конец или хвост (рис. 62). Такое движение приспособлено к гетерогенной среде, содержащей твердые частицы (почва, волоски растений и пр.), которые могут служить опорой для выпуклых изгибов тела. От наличия и характера этих частиц зависит скорость движения.

Небольшая группа фитонематод (криконематиды), имеющих грубо-кольчатую кутикулу, передвигается «по типу дождевого червя». При этом в большей мере используются твердые частицы среды, в данном случае почвы, как опоры для мощных колец кутикулы.

Среди фитонематод имеются и неподвижные формы. Это седентарные утолщенные самки, тип питания которых не требует перемещения. В связи с этим мускулатура у них почти полностью редуцировалась и подвижной осталась только передняя часть тела.

Сапробиотические нематоды имеют особый характер движения: плавательное с высокой частотой изгибания тела. Они постоянно меняют направление движения, что обусловлено их жизнью в оживленной сапробиотической среде с диффузно рассеянной в ней питательной массой. Сапробиотических нематод можно легко узнать по быстрым суетливым движениям.

В целом нематоды передвигаются на небольшие расстояния (в пределах 30 см), хотя имеются формы, которые могут преодолевать расстояния до 1 м.

2.2. Анатомия и физиология нематод

2.2.1. Нервная система нематод

Нервная система нематод имеет несложное строение. Центральную часть нервной системы составляет нервное кольцо, окружающее пищевод в средней или передней области. Вокруг нервного кольца расположены нервные клетки, иногда в виде ганглиев. Отсюда в переднюю и заднюю части тела отходят продольные нервы. Нервы, идущие в переднюю часть тела, иннервируют губные папиллы и амфиды. Их число равно 6, но каждый из них разветвляется на три ветви. Губные папиллы рассматривают как орган осязания – тангорецепторы, амфиды – как хеморецепторы. Амфиды имеют разнообразную форму. Это парные боковые органы чувств. Можно полагать, что они играют значительную роль в коммуникации нематод – отыскивании пищи, самок, распознавании врагов и пр. В заднюю часть тела от нервного кольца обычно отходят 8–12 нервов: один спинной, один брюшной, четыре субмедиальных и 1–3 пары боковых. Все они расположены в гиподерме и управляют работой органов, расположенных в задней части тела. Из органов чувств на боковых полях хвоста имеются фазмиды. Это парные образования, от которых мельчайшие протоки идут к железам, расположенным в боковых валиках гиподермы. Величина и форма фазмид у разных групп нематод различна.

2.2.2. Органы чувств нематод

С нервной системой связаны органы чувств. У нематод встречаются различные органы осязания и химического чувства, многие из которых были описаны выше. Наличие и расположение этих органов (амфиды, фазмиды и др.) нередко имеет значение в систематике нематод. Амфиды представляют собой парные боковые органы чувств, расположенные в головной области тела нематод; форма их очень разнообразна и сильно варьирует. Наружные отверстия амфид затянуты кутикулой; амфиды могут быть поровидными, круглыми, крючковидными, почковидными, спиральными и т. д. (рис. 63).



Рис. 63. Формы амфид у разных нематод (по Jones, 1959): 1 – *Rhabditis* и *Tylenchus*; 2 – *Enoplidae*; 3 – *Monhysteridae*; 4 – *Araeolaimus*; 5 – *Desmodora*; 6 – *Plectus*; 7 – *Axonolaimus*; 8 – *Prochromadora*; 9 – *Chromadora*

Фазмиды расположены на боковых полях хвостовой части тела представителей подкласса Secernentea. Это парные образования, от которых мельчайшие протоки идут к железам, погруженным в соответствующие боковые хорды (рис. 64).

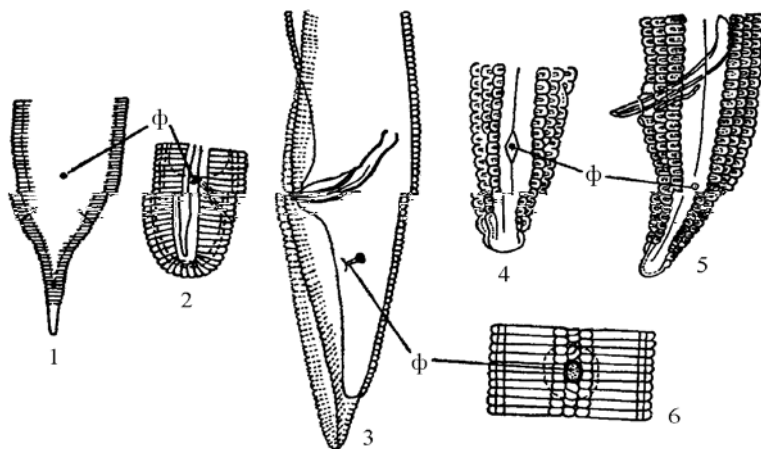


Рис. 64. Форма фазмид у разных нематод: 1 – *Dolichodorus heterocephalus* (Cobb, 1914); 2 – *Rotylenchus robustus* (de Man, 1880; Filipjev, 1936); 3, 6 – *Hoplolaimus galeatus* (Cobb, 1923; Sher, 1961); 4, 5 – *Stegelleta incisa* (Thorne, 1937); 1, 2, 4 – хвостовые концы тела самок; 3, 5 – хвостовые концы тела самцов; 6 – участок тела близ хвоста самки; ф – фазмида

Обычно фазмиды легко обнаруживаются у всех нематод данного подкласса. Исключение составляют некоторые роды отряда Tylenchida, например, *Ditylenchus*, *Anguina*, *Tylenchus* и другие, где фазмиды либо отсутствуют, либо они столь мелкие и незаметные, что до сих пор не могли быть обнаружены. Однако у некоторых других тиленхид фазмиды могут быть сильно развиты, что отмечено у семейств Hoplolaimidae и Pratylenchidae, у ряда видов рода *Tylenchorhynchus* и др. Иногда фазмиды бывают расположены не в хвостовой части тела, а несколько впереди от анального отверстия. Например, у некоторых видов рода *Hoplolaimus* отмечены чрезвычайно крупные, странного вида фазмиды, которые могут быть разбросаны по всему телу в области кишечника, начиная от основания хвоста и кончая задним концом пищевода. У родов *Rotylenchus* и *Helicotylenchus* фазмиды также могут быть расположены на некотором расстоянии впереди ануса.

2.2.3. Пищеварительная система нематод

Пищеварительная система нематод представляет собой внутреннюю трубку тела, которая начинается на переднем конце ротовым отверстием и заканчивается анусом, расположенным у основания хвоста. Ротовое отверстие находится в центре головы и имеет круглую или треугольную форму. Оно закрывается подвижными губами, позади которых расположены неподвижные головные бугры (рис. 65). За ротовым отверстием следует кишечный канал, состоящий из передней, средней и задней (прямой) кишок.

У рабдитид могут сливаться вместе первые три отдела ротовой полости, причем в поперечном сечении последняя имеет цилиндрическую форму – хейломезостом (А. А. Парамонов, 1962). У многих родов рабдитид ткань пищевода охватывает основные стомы в форме так называемой манжеты, передняя граница которой соответствует границе между про- и мезостомой. У этих нематод имеются три метастомных вздутия (метастомные туберкулы), ограничивающие метастому и сужающие ее просвет. У диплогастерид в области мета- и телостомы часто образуется типичный спинной метателостомный бугор (рис. 66).

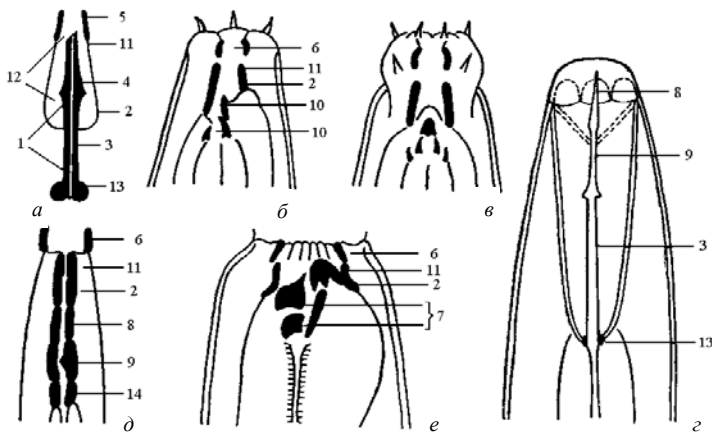


Рис. 65. Строение ротовой полости у нематод (по J. B. Goodey, 1963): а – Tylenchidae, вид с брюшной стороны; б, в – *Diplogastrellus gracilis* (Buetschli, 1876; Paramonov, 1952 (б – ♀, в – ♂)); г – *Paraseinura* sp.; д – *Cephalobidae*; е – *Allo-diplogaster henrichae* (Sachs, 1950; Paramonov et Sobolev, 1954); 1 – копые; 2 – мезостома; 3 – метарабдионы; 4 – метарабдионный зуб; 5 – хейлорабдионы; 6 – хейлостома; 7 – метастома; 8 – передняя часть метастомы; 9 – задняя часть метастомы; 10 – метастомные зубы; 11 – простома; 12 – ротовая полость; 13 – телорабдионы; 14 – телостома

У сапробиотических нематод – рабдитид – ротовая полость представляет собой цилиндр, образованный тремя первыми сросшимися отделами (рис. 66). Он называется хейломезостомой. Такая стома позволяет заглатывать большое количество низкокалорийной пищи – гнилостного детрита. Метастома этих нематод имеет вздутия (туберкулы) и на них неподвижные зубовидные придатки (онхи). Такой тип ротовой полости называется рабдитоидным.

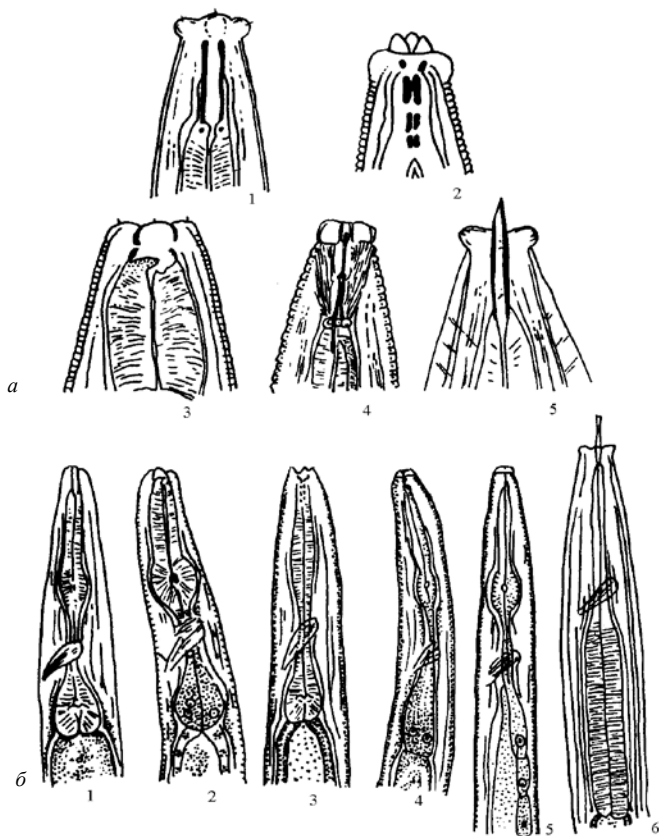


Рис. 66. Типы ротовых полостей и пищевода (по А. А. Парамонову, Ф. И. Брюшковой, 1956): *a* – типы ротовых полостей (1 – рабдитоидная; 2 – цефалобойдная; 3 – диплогастероидная; 4 – тиленхоидная; 5 – дорилаймоидная); *б* – типы пищевода (1 – рабдитоидный; 2 – диплогастероидный; 3 – цефалобойдный; 4 – тиленхоидный; 5 – афеленхоидный; 6 – дорилаймоидный)

Особенность строения метастомы у рабдитид имеет значение в их систематике. У почвенных нематод-хищников (диплогастерид) в стоме расположен специальный орган – подвижный зуб. У некоторых видов их бывает несколько, иногда они сочетаются с неподвижными онхами. Наличие зубов является типичным признаком диплогастероидного типа ротовой полости.

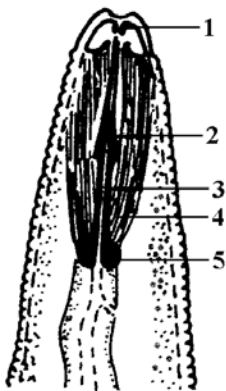


Рис. 67. Строение стилета фитонематод (по А. А. Парамонову, 1962): 1 – хейлостома; 2 – острое стилета; 3 – корпус стилета; 4 – мышцы (протракторы); 5 – головка стилета

Усложнение строения стомы у других экологических групп нематод связано с переходом их к питанию живыми тканями растений.

Паразитизм у фитонематод обусловил преобразование стомы в особый хитиноидный орган – стилет, предназначенный для прокалывания клеток растений. Он состоит из конического удлинённого острия, цилиндрического корпуса и трех округленных базальных головок в основании, к которым крепятся протракторы (мышцы), приводящие стилет в движение (рис. 67). Части стилета соответствуют перечисленным выше отделам стомы: острое – простоме, цилиндрический корпус – сросшимся мезо- и метастоме, утолщенные округлые головки – телостоме. В связи с тем, что стилет гомологичен ротовой полости, его можно назвать стоматостилем.

Систематические группы нематод различаются строением стилетов (рис. 68). Например, менее сложный стилет вместо базальных головок имеет основание с утолщенными стенками. Но у всякого стилета внутри есть капиллярный просвет, верхний конец которого представляет собой скошенный срез, облегчающий прокалывание оболочек клеток. Этому служит и способ выдвижения стилета через ротовое отверстие, в результате чего происходят частые толчкообразные движения. Они осуществляются за счет сокращения и расслабления протракторов, представленных тремя мышечными пучками. Протракторы верхними концами прикреплены к утолщениям кутикулы на головной капсуле, а нижними – к основанию стилета. Такой тип строения стомы назван тиленхоидным, поскольку встречается у фитонематод из семейства Tylenchulidae.

Есть нематоды, которые имеют специфичный орган для прокалывания клеток и засасывания пищи – копье (рис. 68). Функционально оно идентично стилету, но происходит не из отделов ротовой полости, а из специальной клетки, поэтому называется одонтостилему (происходящим из зуба). Такой тип ротовой полости называется дорилаймоидным, так как он характерен для нематод из отряда Dorylaimida.

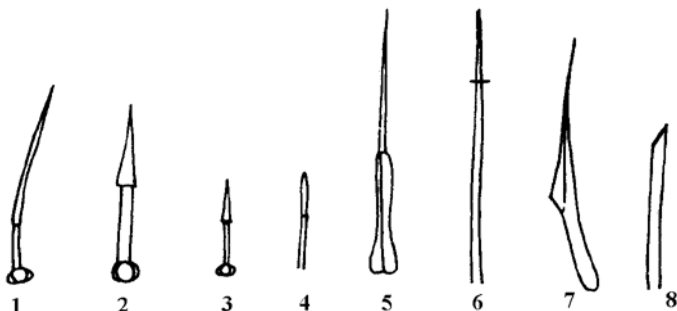


Рис. 68. Различные формы стилета и копьё фитонематод (по Х. Деккеру, 1962): 1–4 – копьё; 5–8 – стилеты

Следует отметить, что в ротовой полости нематод на рабдионах могут быть особые выросты: подвижные (зубы) и неподвижные (онхи). У рабдитид онхи всегда расположены в метастоме.

Копье. В ротовой полости многих нематод имеется специальный хитиновый орган – копьё, или стилет, служащий для прокалывания клеток растений. Копье состоит из конического удлинённого острья, цилиндрического корпуса и трех округлых базальных головок в основании, оно снабжено специальными мышцами, управляющими его движением. С помощью этих мышц (ретракторов и протракторов) оно может высовываться наружу через ротовое отверстие и втягиваться внутрь. Копье имеет внутри узкую полость, через которую нематода впрыскивает в клетки растений выделения желез пищевода, способные частично переваривать содержимое клеток, превращая их в состояние, доступное для всасывания. У большинства тиленхид (Tylenchida) всасыванию пищи весьма способствуют ритмические сокращения метакарпального бульбуса пищевода.

По происхождению копьё тиленхид можно назвать стоматостилем потому, что оно образуется в ротовой полости. В противоположность этому типу развития копьё дорилаймид (Dorylaimida) образуется из

специальной клетки, расположенной далеко сзади, в левой части пищевода; во время линек оно «передвигается» постепенно вперед и занимает свое место в ротовой полости. Копье дорилаймид поэтому обычно называют одонтостилем.

Копье у надсемейства Tylenchoidea состоит из конической части – конуса, или метенхиума, цилиндрической части и расширенного основания (головок основания копья); две последние части называют теленхиумом (Andrassy, 1962).

За ротовой полостью следует пищевод, который составляет часть передней кишки, расположенной между ротовой полостью и пищеводно-кишечным клапаном – кардией. Внутри пищевода продольно расположен характерный трехгранный просвет. Он имеет хитиноидную выстилку и мембрану. Между ними находится неклоточный слой (синцитий) с ядрышками мускулистых, нервных и железистых клеток. У большинства видов почвенных нематод и фитонематод пищевод состоит из трех отделов: корпуса, истмуса (суженная часть) и бульбуса (вздутие) задней кардиальной части. Разные экологические формы нематод имеют различия в строении этих отделов, используемые в систематике. Они обусловлены способом питания нематод и коррелируют со строением ротовой полости.

Отличительной особенностью пищевода фитонематод являются сильно развитые пищеварительные железы в кардиальном отделе. Их число, форму и место вхождения протоков используют как систематические признаки. Известны тиленхоидная, афеленхоидная и дорилаймоидная формы пищевода (см. рис. 66). Последний состоит только из двух отделов: переднего, более тонкого, почти не снабженного мускулатурой, и заднего, утолщенного, с мощными радиальными мышцами. Такое строение обусловлено тем, что копьё этих нематод не обладает достаточными капиллярными свойствами, необходимыми для засасывания пищи.

Общим для всех фитонематод является частично внекишечное пищеварение. С помощью стилета они прокалывают клетку и вводят в нее пищеварительные ферменты – секреты желез, которые вызывают гидролиз высокомолекулярных соединений. Подготовленная таким образом жидкая пища проходит через просвет стилета в кишечник, где и усваивается. Прохождение пищи через стилет обусловлено его капиллярным свойством (см. рис. 67).

2.2.4. Полость тела и экскреторная система нематод

Полость тела. Между трубкой кожно-мускульного мешка и пищеварительной трубкой имеется первичная полость с расположенными в ней органами размножения. Она замкнута и заполнена полостной жидкостью, которая выполняет

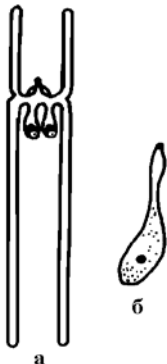


Рис. 69. Экскреторная система фитонематод (по Х. Деккеру, 1962): тип, характерный для *Secernentea* (а) и *Adenophora* (б)

ряд жизненно важных функций: создает внутренний тургор и таким образом совместно с кутикулой поддерживает постоянную форму тела, способствует движению нематоды и предохраняет ее внутренние органы от повреждений. Полостная жидкость выполняет также роль внутренней среды организма и обеспечивает ряд обменных процессов, например, распределение питательных веществ и выведение продуктов обмена.

Экскреторная система. Экскреторную систему нематод составляют канал, железа и пора. Каналов бывает два или один, некоторые виды не имеют их вовсе. В теле нематод каналы занимают продольное положение (рис. 69) и находятся в гиподермальных валиках. Они соединены с шейной железой и заканчиваются порой, которая обычно расположена на уровне нервного кольца.

Системы **дыхания и кровообращения** у нематод отсутствуют.

2.2.5. Половая система нематод

Фитонематоды являются раздельнополыми животными, гермафродитизм у них встречается редко. Для самок и самцов характерен половой диморфизм. Он выражается как в различном строении их половых желез, так и в наличии вторичных половых органов. Так, самцы обычно меньше самок, но часто обладают более крупными амфидами, их хвостовой конец крючкообразно загнут на брюшную сторону. На нем расположены специальные разнообразные копулятивные органы. Особенно сильно выражен половой диморфизм у видов, имеющих раздутых седентарных (сидячих) самок. Форма тела таких самок груше-

лимоно- или шаровидная, тогда как самцы имеют типичную для нематод нитевидную форму и могут передвигаться.

Соотношение полов. В соотношении полов у нематод наблюдается большое разнообразие. В случае наличия в природе примерно одинакового числа самцов и самок оплодотворение последних является необходимым условием для развития яиц.

Однако многие свободноживущие и паразитические нематоды растений характеризуются тем, что в составе их популяций в природе явно преобладают самки. Число самцов может быть совершенно ничтожным, и обнаруживаются они крайне редко, например у *Aphelenchus avenae*, или отсутствуют совсем. В таком случае нематоды или могут быть гермафродитами, или же размножаются партеногенетически.

Гермафродиты внешне похожи на самок. Однако наряду с яйцами они способны продуцировать и сперматозоиды (протерандрические гермафродиты). Обычно в половых железах таких нематод сначала созревают сперматозоиды, а затем яйца. В некоторых случаях наряду с гермафродитными самками могут встречаться и самцы.

Число яиц. Количество их у свободноживущих нематод обычно незначительно. У некоторых почвенных и пресноводных форм число яиц достигает только нескольких десятков, причем они откладываются довольно значительный период времени.

2.3. Биология нематод

Фитонематоды размножаются половым путем. У некоторых видов иногда имеет место протерандрический гермафродизм, или партеногенез. Размножение всегда происходит путем откладки яиц.

Исключение составляет редко встречающееся явление – живорождение (*Endotokia matricida*), когда личинки выходят из яиц еще в яйчниках самки.

Яйца фитонематод имеют удлинненно-овальную или почковидную форму. У сапрозойных нематод они круглые.

Плодовитость самок фитонематод высокая и обычно составляет несколько сот яиц, отдельные виды могут производить их до нескольких тысяч. Максимальная плодовитость обеспечивается достаточным количеством пищи и оптимальными абиотическими условиями существования самки. Различают общую плодовитость за всю жизнь самки и число синхронных яиц, развивающихся в матке одновременно. Оба эти показателя характерны для систематически разных нематод.

Место откладки яиц обусловлено образом жизни каждой группы нематод: в ткань растений, т. е. в среду обитания; в яйцевой мешок, располагающийся, как правило, на поверхности корней; внутрь галла – вздутия, образованного тканями растения в месте повреждения нематодой, и, наконец, яйца могут остаться в теле самки, внутренние органы которой отмирают, стенки затвердевают, в результате чего яйца оказываются в цисте. Эктопаразитические нематоды надземных частей растений откладывают яйца на поверхность повреждаемого органа (листьев, почек, завязей), эктопаразиты корней – в почву.

Развитие (онтогенез) представляет собой процесс прохождения последовательных стадий: яйца, личинки (четыре возраста) и половозрелой особи. Яйца развиваются из исходной зародышевой клетки, которая в результате деления образует оогонии. Этот процесс происходит на верхушке яичника. Оогонии развиваются в яйцеклетке (ооциты) и продвигаются вниз по яичнику в сперматеку. Здесь происходит их оплодотворение, при котором в результате слияния со сперматозоидом яйцеклетка получает диплоидный набор хромосом. Число хромосом у разных видов нематод различно и может служить одним из систематических признаков.

После оплодотворения внутри матки яйцеклетка развивается в яйцо. Заканчивается развитие образованием оболочки, состоящей из трех мембран: внутренней липоидной (желточной), промежуточной хитиноидной и наружной протеиновой. Две первые образуют яйцо, последнюю выделяет матка. У многих видов фитонематод протеиновая мембрана отсутствует.

Эмбриональное развитие. Зернистое вещество яйца содержит все необходимое для развития личинки. Дробление его полное, равномерное, детерминированное, т. е. заранее определено назначение каждой клетки формирующегося зародыша. Развитие заканчивается формированием личинки 1-го возраста, которая свернута в яйце (рис. 70). Механизм выхода личинки из яйца до конца не выяснен. Имеются виды, у которых достоверно определено стимулирующее действие выделений корней растений-хозяев, у других – температуры, влажности и содержания кислорода. Перед выходом из яйца личинка начинает быстро двигаться, в результате чего оболочка разрывается и личинка освобождается, мгновенно распрямляясь. Создается впечатление, что личинка вылетает из яйца наподобие стрелы. Другой способ освобождения личинки из яйца представляет собой частые ритмичные удары стилета в оболочку, как бы долбание ее.

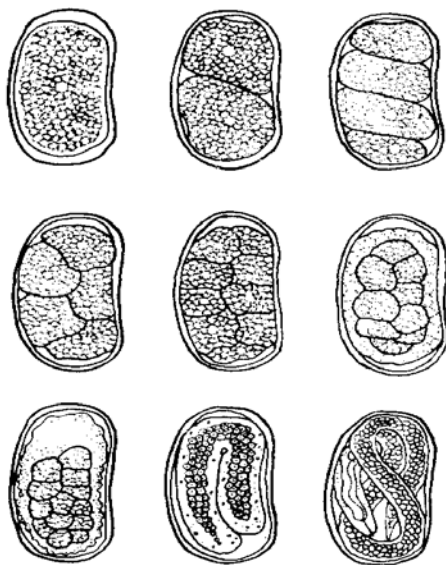


Рис. 70. Эмбриональное развитие нематод
(по Х. Деккеру, 1962)

Постэмбриональное развитие включает у фитонематод четыре личиночных возраста и взрослую форму. Все они четко разграничены линьками. Личинка 1-го возраста, развившаяся в яйце, у ряда видов проходит линьку, не выходя из него. Такой тип первой линьки называется закрытым (денударным). Он характерен для многих видов фитонематод, но не для сапробиотических, которые имеют только открытый (конвеклярный) тип с наличием после стадии яйца всех возрастов личинок.

Строение личинки 1-го возраста соответствует организации взрослых нематод, за исключением размеров тела (значительно меньшие) и половой системы, и у некоторых видов недоразвиты пищеварительные органы. Зачаточные половые клетки появляются у личинок 2-го возраста, и далее они развиваются у личинок последующих возрастов. Одновременно с развитием происходит и рост нематод. Незадолго до линек личинки прекращают питаться.

При линьке вся кутикула, включая выстилки полости рта, вагины, ректума, сбрасывается и одновременно образуется новая.

Пол развивающейся личинки обусловлен генетически, и у некоторых видов его можно определить на первых этапах постэмбрионального раз-

вития. Но условия, при которых происходит развитие нематод, влияют на соотношение полов. Так, при недостатке влаги, неполноценном и недостаточном питании (на нетипичном растении-хозяине, в корнях нематодоустойчивых сортов) и т. д. развивается больше самцов.

Число генераций у разных видов обусловлено их биологией. У нематод, имеющих несколько поколений, оно зависит от абиотических условий, и прежде всего от температуры и влажности.

Типы онтогенезов. Фитонематоды не имеют четко выраженных жизненных циклов. Их онтогенезы обусловлены особенностями связи с растениями-хозяевами. Эктопаразитические червеобразные нематоды корней, например лонгидоры, триходоры, пратиленхи, проникают в ткани растений только копьём (стилетом). Весь жизненный цикл их проходит в почве, где они мигрируют. Далее следует группа нематод – полуэндопаразитов корней (многие спиральные). Это мигрирующие нематоды, жизненный цикл которых проходит как в почве, так и в растении. В него внедряются передним концом тела. Эндопаразиты корней развиваются в тканях растений, но свободно мигрируют из них в почву и обратно. Почва для них является средой переживания. Так живут, например, пратиленхи.

Онтогенез седентарных эндопаразитов корней, например тиленхулид, гетеродерид, мелойдогин, субангвин, проходит только в ткани растения-хозяина без выхода в почву. Растение является для них постоянной средой обитания.

Среди нематод, поражающих надземные части растений, имеются группы экто- и эндопаразитов, мигрирующих на растении (афеленхоидиды); эндопаразитов, мигрирующих в тканях (стеблевые нематоды), и галлообразователей (ангвины), онтогенез которых проходит в одном локальном месте. Почва для нематод первой группы не нужна, для двух других является средой переживания.

Продолжительность жизненного цикла различна у представителей разных отрядов. Некоторые (Rhabditidae) могут заканчивать весь свой жизненный цикл в течение нескольких дней; многие Tylenchoidea: *Ditylenchus*, *Heterodera*, *Meloidogyne* развиваются от яйца до яйцекладущей самки при благоприятных условиях около 3–4 недель, иногда несколько больше.

Анабиоз. Весьма удивительна способность круглых червей находиться в состоянии скрытой жизни – анабиозе на протяжении многих месяцев и лет. Известны случаи сохранения жизни у особей, находившихся в высохшем состоянии в гербарном образце ржи в течение 39 лет (Steiner a. Albin, 1946).

2.4. Систематика нематод

Нематоды представляют собой группу организмов, которые приспособились к обитанию в самых различных биотопах земного шара. Разнообразие образа жизни повлияло и на строение этих животных, обладающих чрезвычайно большими вариациями как во внешних, так и во внутренних структурах.

Несмотря на большое разнообразие форм, выделены основные черты строения нематод, общие для всех представителей класса (табл. 1).

Таблица 1. Систематика класса нематод – Nematoda

Подкласс	Отряд	Семейство (вид)
Secernentea (Phasmidia)	Tylenchida	Tylenchulidae (цитрусовая нематода), Heteroderidae (овсяная цистообразующая нематода, пшеничная цистообразующая нематода, картофельная цистообразующая нематода, морковная цистообразующая нематода, свекловичная цистообразующая нематода), Meloidogynidae (галловые нематоды), Anguinidae (пшеничная нематода, стеблевая нематода картофеля, земляничная стеблевая нематода), Pratylenchidae (пратиленх проникающий, пратиленх зазубренный, пратиленх луговой), Hoplolaimidae, Dolichopodidae, Criconematidae, Paratylenchidae
	Rhabditida	Diplogasteridae, Rhabditidae, Cephalobidae, Steiner-nematidae
	Aphelenchida	Aphelenchoididae (земляничная нематода, хризантемная нематода)
	Strongylida	Drilonematoidea, Strongyloidea, Trichostrongyloidea
	Ascaridida	Metastrongyloidea
	Oxyurida	Ascaridoidea, Anisakoidea, Oxyuroidea
	Spirurida	Atractoidea, Cosmocercoida, Subuluroidea, Spiruroidea, Acarioidea
	Camallanida	Thelazioidea, Physalopoidea
Adenophorea (Aphasmdia)	Teratocephalida	Filarioidea
	Araeolaimida	Camallanoidea, Dracunculoidea
	Desmoscolecida	Teratocephaloidea
	Monhysterida	Plectoidea
	Chromadorida	Axonolaimoidea
	Enoplida	Desmoscolecoida
	Dorylaimida	Longidoridae, Trichodoridae
	Trichosyringida	Enoploidea, Tripyloidea
	Diectophymatida	Alaimoidea, Diphtherophoroidea, Mononchoidea, Dorylaimoidea, Mermithoidea, Trichinelloidea, Diectophymatoidea

3. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДКЛАССА КЛЕЩИ – ACARI

Подкласс клещей (Acari) и подкласс пауков (Aranea) относятся к классу паукообразных (Arachnida) типа членистоногих (Arthropoda). Подкласс клещей включает три отряда: клещи-сенокосцы, паразитиформные и акариформные. Причем наиболее вредоносными в хозяйственной деятельности человека являются представители двух последних отрядов.

Клещи – это небольшие, часто микроскопической величины членистоногие с характерным обособлением весьма своеобразного участка тела – гнатосомы, несущей комплекс ротовых частей. Для клещей типично также максимальное слияние остальных сегментов тела по сравнению с другими паукообразными и стирание границ между отделами с сохранением лишь следов сегментации у отдельных групп. Постэмбриональное развитие клещей в отличие от других паукообразных проходит с метаморфозом. Личинка имеет три пары ног, т. е. на одну пару меньше, чем нимфы и взрослые особи.

По широкой приспособленности к различным местообитаниям клещи приближаются к насекомым. Они встречаются среди мхов и лишайников; составляют 70–80 % популяции лесной подстилки, в некоторых типах почв нередко достигают 95 % фауны членистоногих. Свою фауну клещей имеет вода ручьев, озер, прудов, морей и океанов. Убежищем для клещей могут служить органы и ткани растений. Разнообразны и пищевые взаимоотношения клещей с другими организмами растительного и животного мира.

Значение клещей многообразно. Прежде всего, ряд видов наносят серьезный ущерб здоровью человека и животных. Кроме общего угнетения организма хозяина многие клещи являются переносчиками и длительными хранителями возбудителей ряда опасных болезней. Например, некоторые виды иксодовых клещей переносят вирус весенне-летнего таяжного энцефалита.

Не менее большой ущерб наносят клещи и сельскому хозяйству. Многие растительноядные клещи являются серьезными вредителями ценных сельскохозяйственных растений. Так, при отсутствии или недостаточно высоком качестве мероприятий по борьбе с обыкновенным паутинным клещом потери урожая огурца и томата в защищенном грунте могут достигать 30–50 %. Земляничный клещ может снизить урожай ягод до 40–70 %. Почковый клещ до сих пор наносит огромный вред растениям черной смородины в большинстве районов мира,

где возделывается эта культура. Плантации черной смородины из-за большой вредоносности этого клеща быстро теряют свою промышленную ценность, и кусты приходится выкорчевывать. Большой вред зерну, муке, крупе и другим продуктам в период хранения причиняет еще одна специфическая группа так называемых амбарных клещей. Повреждение ими зародышей семенного зерна приводит к резкому снижению всхожести посевного материала. Мука, заселенная клещами, приобретает неприятный привкус и запах; при этом резко снижаются ее хлебопекарные качества. Употребление в пищу продуктов, в сильной степени поврежденных клещами, может привести к серьезному расстройству пищеварения у человека. Такие продукты нельзя скармливать домашним животным.

Среди клещей встречаются не только вредители растений, но и хищники, способные регулировать численность некоторых видов растительноядных клещей и насекомых. К ним относятся представители семейства фитосейид, стигмеид и др. Например, клещ *Phytoseiulus persimilis* Ath. Непр. применяется для подавления размножения паутинного клеща в защищенном грунте.

Большая группа панцирных клещей имеет важное значение в почвообразовательных процессах. Данная группа клещей принимает участие в круговороте веществ, и особенно азота, причем в этом отношении панцирные клещи являются немногими эффективными потребителями мицелия грибов, оболочки которых очень медленно разлагаются в почве. Многие виды клещей известны как важные разрушители подстилки, способствующие разложению органического вещества опавших листьев. Панцирные клещи, прокладывая ходы в зоне накопления отмирающих корней, содействуют аэрации почвы и распространению ее микрофлоры.

3.1. Морфология клещей

Сегментация тела. Тело клещей, как и всех членистоногих, состоит из сегментов, объединенных в отделы (рис. 71). Сегменты тела у большинства групп утратили свою видимую повторяемость или метамерность. Лишь у наиболее примитивных форм (например, представители семейства Opilioacaridae) можно обнаружить следы первичной сегментации. Различают комплекс ротовых частей – гнатосому и собственно тело – идиосому. Идиосома, в свою очередь, подразделяется на подосому, несущую четыре пары ходильных ко-

нечностей, и опистосому, лишенную их. У представителей некоторых групп подосома расчленена поперечной бороздкой на проподосому, несущую две пары передних ног, и метаподосому с двумя парами задних ног. В этом случае часто ограничиваются подразделением тела клеща на два крупных отдела: передний, или протеросому (гнатосома и проподосома), и задний, или гистеросому (метаподосома и опистосома). В состав гнатосомы входит нижняя (вентральная) часть предротовой головной лопасти (акрон) и двух последующих сегментов с членистыми конечностями. Подосома образуется за счет верхней (дорсальной) части указанных сегментов и четырех полных сегментов, несущих по паре ходильных ног. Остальные 11 сегментов, лишенные конечностей (иногда с их рудиментами), входят в состав опистосомы. Следовательно, общее число сегментов тела достигает 18.

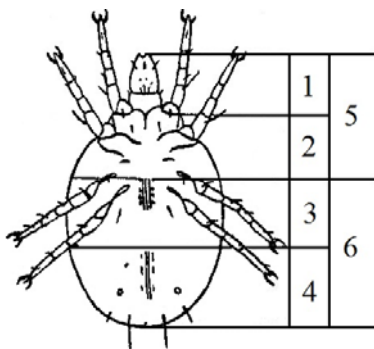


Рис. 71. Схема деления тела клеща (по Р. Фришше, 1964): 1 – гнатосома; 2 – проподосома; 3 – метаподосома; 4 – опистосома; 5 – протеросома; 6 – гистеросома; 1 + 2 + 3 – просома; 2 + 3 + 4 – идиосома; 2 + 3 – подосома

Для клещей, как и для других членистоногих, характерно явление олигомеризации. В процессе эволюции у разных групп клещей происходит уменьшение числа сходных между собой сегментов (главным образом за счет опистосомы) путем редукции или полного слияния некоторых из них. Поэтому видимое число сегментов у большинства групп не превышает 13 и лишь у наиболее примитивных (отряд *Noto-stigmata*) достигает 18.

Ротовые органы. Образованы двумя парами видоизмененных членистых конечностей – хелицерами и педипальпами, прикрывающими ротовое отверстие. Несмотря на значительную модификацию ротового аппарата у различных групп и видов в связи с особенностями питания и образа жизни, у клещей все же можно различать два основных типа ротовых аппаратов: грызущий и колюще-сосущий.



Рис. 72. Гнатосома мучного клеща (правая хелицера сбоку) (по А. А. Захваткину, 1941): 1 – неподвижный палец; подвижный палец

предположить, что неподвижный палец соответствует голени, а подвижный – лапке.

Педипальпы, или ногощупальца, являются придатками, закрываю-

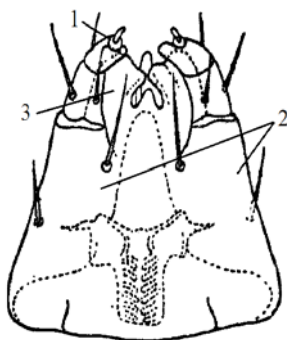


Рис. 73. Гнатосома мучного клеща (гипостом снизу) (по А. А. Захваткину, 1941):

1 – педипальпа; 2 – слившиеся тазики педипальп; 3 – лопасти тазиков педипальп

вают значительные изменения. Пальцы хелицер теряют зубцы и делают-
ся более тонкими, напоминая по форме ножницы. В других случаях хе-

Ротовой аппарат грызущего типа характерен для видов, питающихся твердой растительной пищей (поврежденные семена, мука, органические остатки с обильной микрофлорой). Подобный ротовой аппарат встречается, например, у амбарных клещей и характеризуется крупными клещнеобразными хелицерами. Последние заканчиваются неподвижным и подвижным пальцами, имеющими зубцы на внутренней поверхности (рис. 72). Так как хелицеры гомологичны (связаны общностью происхождения) ходильным конечностям, то можно

Они чаще всего состоят из шести члеников, которые имеют те же названия, что и у ходильных ног, а именно: тазик, вертлуг, бедро, колено, голень и лапка. Тазики педипальп, или гнатококсы, слившиеся вместе с нижними полукольцами сегментов гнатосомы, образуют непарную пластинку – гипостом (рис. 73). Остальные членики педипальп обычно свободны и отходят от гипостома в виде двух щупалец различной длины.

С переходом к питанию жидкой пищей (кровь, сок растений) ротовой аппарат клещей претерпе-

лицеры становятся пустотелыми и вместе образуют трубку, функционирующую как продолжение предротового канала и открывающуюся в желоб гипостома. В этом отношении сильно изменился по сравнению с грызущим колюще-сосущий ротовой аппарат тетраниховых клещей (рис. 74).

Неподвижные пальцы хелицер здесь слились в непарный массивный орган – стилофор, а подвижные превратились в парные тонкие колющие щетинки – стилеты.

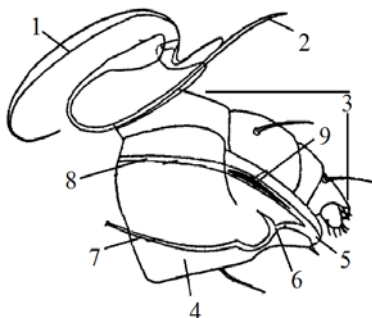


Рис. 74. Схема ротового аппарата обыкновенного паутиного клеща (по Б. А. Вайнштейну, 1960): 1 – стилофор; 2 – стилет; 3 – педипальпа; 4 – гипостом; 5 – ротовое отверстие; 6 – глотка; 7 – пищевод; 8 – желобок, по которому движутся стилеты; 9 – гребень, разделяющий часть желобка

Стилофор является опорой и футляром для стилетов. Впереди стилофор вытянут в пальцеобразный отросток клювовидной формы. Парные стилеты в виде двух желобов составляют трубку, которая при питании выдвигается далеко вперед и погружается в ткань растения. Стилофор вместе со стилетами может втягиваться внутрь так называемой хелицеральной воронки, образованной складкой кожи гнатосомы. Эта складка охватывает стилофор сверху и с боков.

Направляющим ложем для стилофора снизу служит гипостом (у тетраниховых клещей часто называется рострумом), который представляет собой сильно развитую четырехугольную пластинку. В состав гипостома, как и в грызущем ротовом аппарате, входят тазики педипальп. На верхней поверхности гипостома расположен широкий канал, по которому движется назад и вперед стилофор (рис. 74). Несколько ниже проходит пара узких желобков, разделенных хитиновым гребнем и в передней части превращенных в пару канальцев. Они служат для движения по ним стилетов. У переднего конца гипостома расположена глотка, переходящая затем в пищевод.

Пальпы имеют от одного до пяти свободных члеников в зависимости от видовой принадлежности. Строение члеников пальп и их опушенность щетинками служат систематическими признаками. Так, у представителей семейства паутиных клещей (Tetranychidae) пальпы состоят из четырех члеников: бедра, колена, голени и лапки.

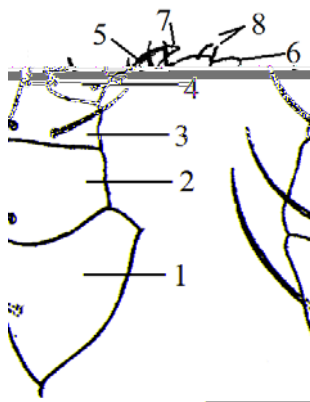


Рис. 75. Пальпа *Tetranychus* sp.
(по Г. Ф. Рекку, 1959): 1 – бедро;
2 – колено; 3 – голень; 4 – лапка,
или хетофор; 5 – коготок на голени;
6 – булава; 7 – веретено; 8 – шипики

На вершине голени с наружной стороны расположен коготок, нависающий над лапкой (рис. 75). Лапка пальпы у паутиных клещей называется хетофором и несет 6 или 7 щетинок; одна из них сильно утолщена (булава), другая имеет палочковидную или веретеновидную форму (веретено).

Кроме участия в питании (размельчение пищи, прокалывание кожи хозяина или ткани растения) пальцы хелицер нередко выполняют и другие функции. Так, у самцов гамазовых клещей хелицеры используются для переноса сперматофора из генитального отверстия самца в генитальное отверстие

самки. На подвижном пальце хелицер для этого имеется специальное приспособление в виде узкой щели или особого выроста – сперматоактиля (рис. 76, А)

Педипальпы также сильно видоизменены у отдельных групп клещей и могут выполнять различные функции. У паразитических форм они часто редуцированы до зачаточных выступов, снабженных специализированными шипами или угловыми выростами для закрепления на теле хозяина. У хищных клещей (семейство Cheyletidae), наоборот, педипальпы значительно более развиты и приспособлены для схватывания добычи.

Голень пальп у них снабжена большим когтем, а сдвинутая внутрь лапка несет гребневидную и серповидную когтеобразную щетинки (рис. 76, Б). Поскольку правая и левая пальпы противопоставлены одна другой, образуется сильный хватательный аппарат, с помощью которого добыча прижимается к небольшим хелицерам.

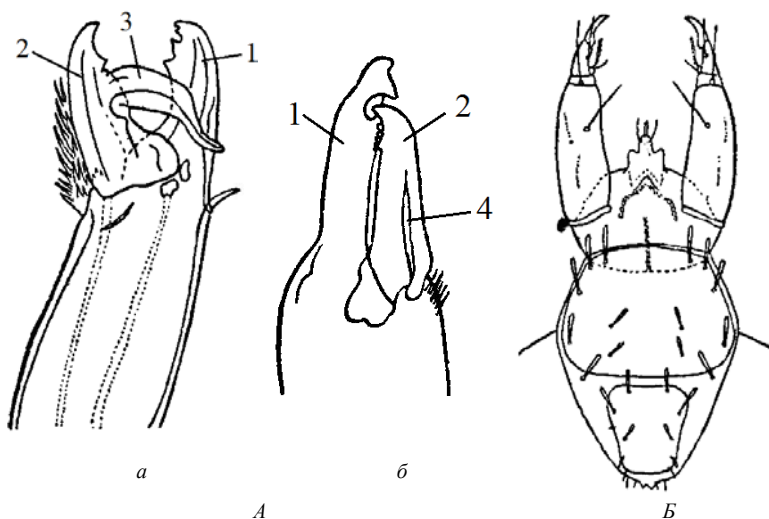


Рис. 76. Части гнатосомы самцов (по Н. Г. Брегетовой, 1960; В. В. Волгину, 1955): *A* – хелицеры гамазовых клещей: *a* – *Macrocheles glaber* Mull.; *б* – *Eugamasus magnus* Kran.; 1 – неподвижный палец; 2 – подвижный палец; 3 – сперматодактиль; 4 – шель на подвижном пальце; *Б* – педипальпы и хелицеры хейлетид (*Cheyletus polymorphus* Volg.)

Строение ног. Большинство видов обладает тремя парами ходильных ног в фазе личинки и четырьмя – во всех последующих фазах развития. Нередки случаи редукции общего числа ног у взрослых клещей до трех (некоторые плоскотелки) и даже до одной пары (самки рода *Podapolipus* Rov. et Grass. из семейства Podapolipidae, ведущие паразитический образ жизни). Наличие лишь двух первых пар ног во всех фазах развития характерно для представителей надсемейства четырехногих клещей (Tetrapodili).

Ноги обычно состоят из шести члеников: тазика, вертлуга, бедра, колена, голени и лапки. У некоторых форм происходит слияние отдельных члеников до пяти или четырех, а две пары передних ног клещей рода *Chirodiscus* Trouess. et Neum. (семейство Listrophoridae), паразитирующих в оперении птиц, состоят всего из одного членика. Нередко бедро разделяется на две части: основную и концевую (в этом случае нога насчитывает 7 члеников). Иногда вторично делится лапка. Например, у некоторых свободноживущих хищников из семейства Anystidae число члеников на лапке достигает 18.

Тазики ног могут быть подвижными (виды гамазовых и некоторые примитивные панцирные клещи) или неподвижно причлененными к брюшной поверхности (иксодовые клещи).

Лапки ходильных ног имеют в различной степени развитые приспособления для передвижения по субстрату – коготки (амбулакры) и эмподий. Чаще всего лапка несет пару коготков, иногда один, а у многих паразитических видов они отсутствуют. Коготки обычно подвижны и сидят не на лапке, а на бесцветном перепончатом стерженьке – предлапке. Эмподий расположен между коготками. Он имеет форму присоски, коготка или щетинки.

Строение придатков лапки в значительной мере зависит от условий жизни животного. В связи с приспособлением к передвижению по поверхности листьев, стеблей, стволов деревьев и последующим переходом от одиночного к колониальному образу жизни нетрудно проследить эволюцию так называемого онихимального аппарата на лапках ног у существующих видов тетраниховых клещей. У более примитивных представителей этой группы, неспособных выделять паутину (*Tetranychopsis horridum* Can. et Fanz.), эмподий имеет одинаковую форму с коготками и каждый из трех придатков несет по два ряда железистых волосков – хетоидов (рис. 77). Из утолщений на вершине хетоидов выделяется липкий секрет, обеспечивающий в необходимых случаях надежное сцепление лапок с гладким субстратом. Затем количество хетоидов уменьшается (род *Bryobia* Koch), и у видов, способных выделять паутину (семейство паутиных клещей), они сохраняются в небольшом количестве лишь на коготках. Эмподий, в свою очередь, расщепляется в нижней части на лопасти или полностью редуцируется. Подобные видоизменения онихимального аппарата являются диагностическим признаком.

В других группах еще более разнообразно строение ног, особенно их последних члеников, в зависимости от образа жизни или способов передвижения. Так, у водных клещей ноги вооружены многочисленными, длинными, густо сидящими волосками, т. е. превращены в плавательные. Задние ноги мелких представителей семейства Nanorche-*stidae* приспособлены для прыгания. На лапках многих видов клещей, паразитирующих на животных, развились приспособления для прикрепления к волосам, перьям и т. д.

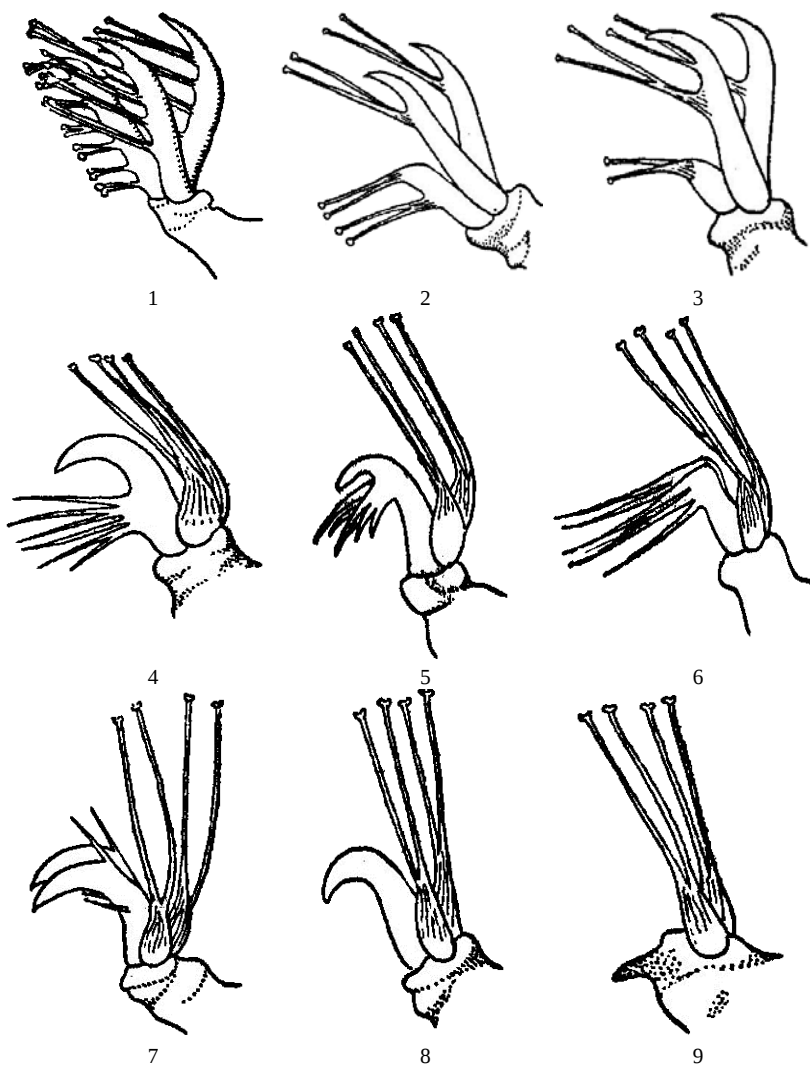


Рис. 77. Эмподии и коготки у различных видов тетраниховых клещей (по Г. Ф. Рекку, 1952): 1 – *Tetranychopsis horridum* Can. Et Fanz.; 2 – *Bryobia godechiana* Reck.; 3 – *Bryobia redicorzevi* Reck.; 4 – *Oligonychus ununguis* Jacobi; 5 – *Panonychus citri* McGr.; 6 – *Schizotetranychus pruni* Oud.; 7 – *Schizotetranychus schizopus* Zach.; 8 – *Eurytetranychus buxi* Garman; 9 – *Eurytetranychus* Oud. sp.

Кожные покровы и их производные. Кожа клещей, как и других членистоногих, состоит из кутикулы, гиподермы и подстилающей ее базальной перепонки (рис. 78). Непосредственно с кожей связаны ее производные.

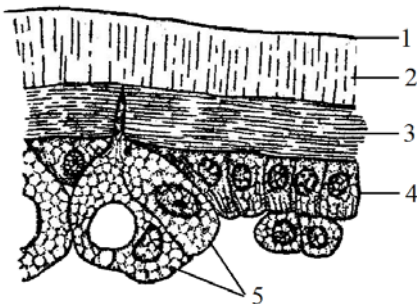


Рис. 78. Строение кожи клеща *Ixodes ricinus* L. (по Ю. С. Балашову, 1960): 1 – эпикутикула; 2 – мезокутикула; 3 – эндокутикула; 4 – гиподерма; 5 – кожные железы

Кутикула – это продукт выделения клеток гиподермы; составляет наружную часть кожи и не имеет клеточного строения. Кутикула образует наружный скелет, служит опорой для прикрепления мышц, а также выполняет роль механической защиты тела от внешних воздействий. Она состоит из двух основных слоев: наружного – эпикутикулы и внутреннего – прокутикулы.

Эпикутикула отличается незначительной толщиной, не содержит хитина и поровых канальцев. Она бывает однослойной или может состоять из нескольких слоев (кутикулинового, полифенолового, липоидного и цементного). От строения и физиологического состояния эпикутикулы зависит проницаемость покровов и смачиваемость их водой.

Прокутикула образует основную толщу покровов и состоит из хитина, прочно связанного с белками в крупные макромолекулы – мицеллы. При отложении в прокутикуле ароматических веществ и липидов происходит дубление и связанное с ним уплотнение и затвердение, т. е. склеротизация. В зависимости от структурных особенностей, химического состава и в первую очередь от степени склеротизации в прокутикуле различают три слоя: экзо-, мезо- и эндокутикулу. Экзокутикула – наружный, твердый, полностью склеротизованный слой прокутикулы, часто сильно пигментированный. Слоистость практически отсутствует. Экзокутикула пронизана многочисленными поровыми канальцами и имеет естественную янтарно-желтую или коричневую окраску. Мезокутикула обладает относительной мягкостью и эластичностью, пронизана поровыми канальцами. Пластинчатое строение в ней выражено слабо, окраска отсутствует. Эндокутикула имеет пла-

стинчатое строение вследствие чередования горизонтальных слоев различной плотности. Поровые каналы обычно неразличимы.

Степень развитости отдельных слоев прокутикулы неодинакова как на некоторых участках тела одного вида, так и у различных групп клещей. Например, на участках подвижных сочленений кутикула гибка и эластична, так как представлена преимущественно эндокутикулой, а в твердых склеритах основную массу составляет экзокутикула. Тело некоторых клещей полностью или частично покрыто сверху мощным панциревидным щитом (многие панцирные клещи, представители семейства *Uropodidae* и др.), также состоящим в основном из экзокутикулы. У кровососущих форм (иксодовые) кожные покровы, напротив, слабо склеротизованы. В период второй фазы питания кутикула опистосомы у них сильно растягивается, в результате чего длина тела напивавшихся самок, например рода *Hyalomma* Koch, может увеличиваться в 4–5 раз (достигает 20–25 мм). У четырехногих клещей отдельные участки кутикулы на опистосоме утолщаются и имеют форму продольных полос, что придает телу кольчатость, т. е. ложную сегментацию.

Гиподерма представляет собой внутреннюю часть кожи клещей, или кожный эпителий, подстилающий кутикулу, и состоит из одного слоя преимущественно цилиндрических клеток, функционирующих в течение жизни организма. Клетки гиподермы участвуют в образовании кутикулы и в выделении линочной жидкости, которая растворяет старую эндокутикулу перед линькой. Снизу гиподерма подстилается тонкой и трудно различимой у клещей базальной перепонкой.

К производным кожи относятся щитки, волоски, мелкие скульптурные образования на наружной стороне кутикулы и кожные железы. Более сильно склеротизованные участки кутикулы образуют на теле клещей пластинки или щитки. Они соответствуют склеритам насекомых, но отличаются тем, что обычно покрывают не один, а несколько сегментов, а нередко и всю идиосому. Кроме того, щитки у клещей чаще не являются видоизменением первичных склеритов, а развиваются вторично. Так, из первичных стернитов лишь у представителей отрядов клещей-сенокосцев и паразитоидных клещей сохраняется рудиментарный остаток тритостернума (третьего стернита, т. е. стернита сегмента подосомы, несущего первую пару ног). Он состоит из непарной основной части и парных опушенных долей (рис. 79).

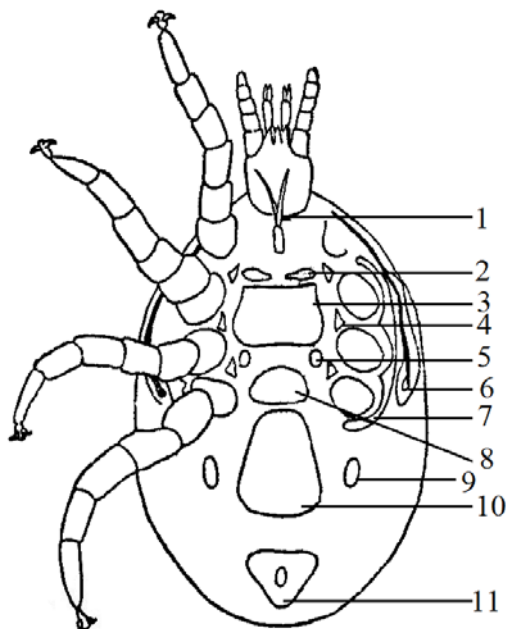


Рис. 79. Расположение щитков на брюшной стороне тела гамазовых клещей (по Н. Г. Брегетовой, 1952): 1 – тритостернум; 2 – предгрудной; 3 – грудной; 4 – межкоксальный; 5 – промежуточный; 6 – перитремальный (с дыхальцем и перитремой на его фоне); 7 – прикоксальный; 8 – генитальный; 9 – боковой брюшной (латероventральный); 10 – брюшной (вентральный); 11 – анальный

Еще реже спинные щитки являются видоизмененными тергитами (некоторые виды семейства пузатых клещей – *Pyemotidae*). Чаще остатком первичных тергитов является проподосомальный щиток, образованный слиянием тергитов сегментов, несущих две передние пары ног. Этот щиток часто носит специальное название, различное у разных групп. Например, у представителей семейства иксодовых и краснотелок этот щиток называют скутум, у панцирных клещей – аспис и т. д.

Формирование вторичных щитков у разных групп также имеет свою специфику. В одних случаях они возникают в результате расширения и слияния оснований щетинок, в других – в местах выхода протоков желез или прикрепления мышц. У некоторых групп щитки

формируются за счет слияния тазиков ног, погруженных под кожные покровы. Форма и расположение вторичных щитков на теле служат важным диагностическим признаком, особенно для представителей отряда паразитоидных клещей (рис. 79).

Также кожные покровы тела и конечностей несут большое количество разнообразных по форме и функциям щетинок, или хет. Различают обычные и видоизмененные щетинки.

Обычные щетинки не имеют внутренней полости и наиболее разнообразны по форме. Они бывают щетинковидными, веретеновидными, перистыми, веерообразными и др. (рис. 80, *А*). Видоизмененные щетинки обычно немногочисленны и состоят из акантоидов и соленийдиев. Акантоиды представляют собой заостренные щетинки. Их актинохитиновый стержень является полым, и в него входит плазма чувствительной нервной клетки (рис. 80, *Б*). Акантоиды встречаются на лапках пальп, а также на первой, иногда второй паре ног. Однако их никогда не бывает на лапках задних ног. В одном гнезде иногда можно обнаружить несколько акантоидов. Соленийдий имеет подобное строение, но не содержит актинохитинового стержня и на конце притуплен (рис. 80, *Б*). Соленийдии встречаются на коленях, голених и лапках пальп и ног. Предполагают, что акантоиды и соленийдии служат хеморецепторами.

Совокупность всех щетинок называют хетомом. Хетом тела у многих групп служит надежным диагностическим признаком рода и вида, а применение патологического метода позволяет расшифровывать родственные связи между отдельными, иногда сильно измененными формами.

У многих групп клещей обнаружены кожные железы. У иксодовых клещей железы представлены увеличенными клетками гиподермы, выделяющими секрет на поверхность тела (см. рис. 78). Кроме того, у представителя той же группы – *Dermacentor andersoni* Stil. обнаружены более сложные железы, секрет которых, по-видимому, участвует в процессе линьки.

Большинство представителей акароидных клещей (Acaroidae) и панцирные клещи имеют пару жировых желез, расположенных в задней половине гистеросомы и открывающихся позади четвертой пары ног. Эти железы секретируют на поверхность тела маслянистую жидкость, окрашенную в желтый или темно-коричневый цвет. Имеются кожные железы и у водных клещей.

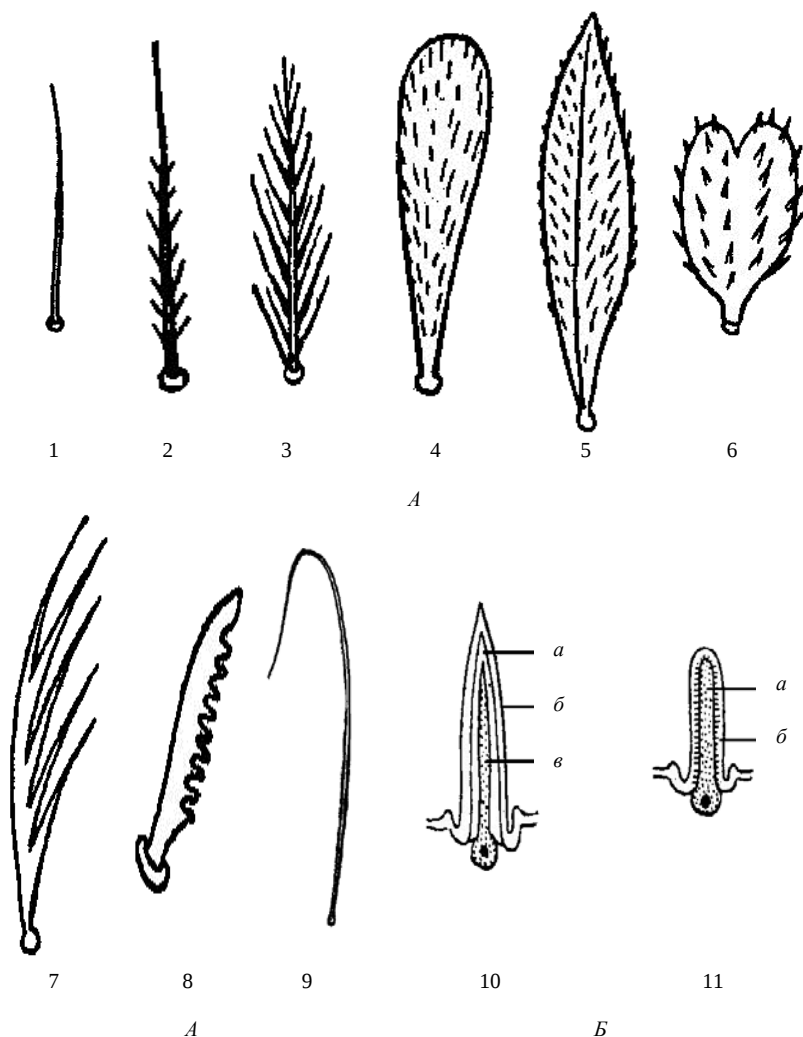


Рис. 80. Типы щетинок (по Э. Беккеру и Г. Уартону, 1955; Б. А. Вайнштейну, 1960; Т. Хьюзу, 1959): *А* – обычный тип: 1 – щетинковидная; 2 – опушенная; 3 – перистая; 4 – булавовидная; 5 – ланцетовидная; 6 – сердцевидная; 7 – гребневидная; 8 – пило-видная; 9 – бичевидная; *Б* – видоизмененный тип: 10 – акантоид; 11 – солений (*a* – двоякопреломляющий хитин; *б* – обычный хитин; *в* – цитоплазма)

3.2. Анатомия и физиология клещей

3.2.1. Пищеварительная система клещей

Пищеварительный канал у клещей начинается ротовым отверстием в гнатосоме и заканчивается анальным отверстием на брюшной стороне опистосомы. Обычно он состоит из передней, средней и задней кишок. Передняя и задняя кишки эктодермального происхождения и изнутри имеют выстилку кутикулярной природы. Средняя кишка развивается из энтодермы и обладает хорошо развитым эпителием.

Передняя кишка. Подразделяется на мускулистую глотку и пищевод. Пищевод в виде длинной узкой трубки впадает в среднюю кишку. Конец пищевода часто слегка вдается в полость средней кишки. У тетраниковых клещей в конце пищевода хорошо просматривается клапан из 4–5 лопастей (рис. 81, *a*). У панцирных клещей пищевод часто расширяется к концу, образуя зоб, или пищевой резервуар.

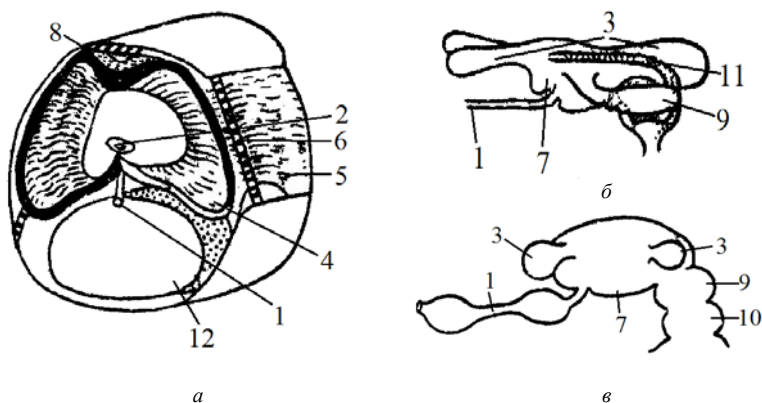


Рис. 81. Схема пищеварительной системы у представителей различных групп клещей (по У. Мак-Инро, 1964; Т. Хьюзу, 1959): *a* – тетраниковых (поперечный разрез обыкновенного паутиного клеща в области средней кишки); *б* – иксодовых; *в* – панцирных; 1 – пищевод; 2 – клапан пищевода; 3 – слепые отростки средней кишки; 4 – передний слепой отросток; 5 – складка переднего слепого отростка; 6 – спинно-брюшная мышца; 7 – средняя кишка; 8 – губы задней кишки; 9 – толстая кишка; 10 – прямая кишка; 11 – мальпигиевы сосуды; 12 – яичник

Средняя кишка. Чаше всего средняя кишка имеет широкий просвет, изнутри она выстлана клетками железистого эпителия и иногда называ-

ется желудком. У многих видов средняя кишка связана со слепыми отростками. Размер средней кишки и степень развития отростков зависят от характера питания. Слепые отростки наиболее хорошо развиты у кровососущих клещей; они расположены спереди и сзади от средней кишки и значительно превышают ее по размеру (рис. 81, б). У хищных клещей (род *Cheyletus* Latr.) средняя кишка также небольшая, но имеет пару очень больших отростков в своей задней части. У представителей амбарных клещей, питающихся продуктами, богатыми белком и клейковиной, средняя кишка крупная и по размеру значительно больше слепых отростков. Сравнительно небольшие трубчатые или сферической формы отростки имеют и панцирные клещи – сапрофаги (рис. 81, в).

Специфично строение средней кишки у клещей, питающихся соком растений. У четырехногих клещей (Tetrapodili) она представляет собой длинную трубку, лишенную слепых отростков. У тетраниховых клещей передний слепой отросток – это своеобразная камера, периодически изолируемая от средней кишки кольцевой мускулатурой. Здесь осуществляется функциональная связь между пищеводом и задней кишкой: отверстие последней в виде двух губ (в нормальном состоянии плотно сомкнутых) расположено над клапаном пищевода (рис. 81, а). Это позволяет большей части жидкого клеточного сока проходить непосредственно в задний отдел кишечника, в то время как хлоропласты попадают в среднюю кишку. В результате труднее перевариваемая твердая белковая часть пищи находится здесь более длительное время, тогда как растворенные в воде небольшие молекулы и ионы могут поглощаться стенками задней кишки. Подобный, но еще более совершенный механизм освобождения значительной части средней кишки от избытка жидкости в виде фильтрационных камер известен у ряда видов сосущих растительный сок насекомых (отряд Homoptera).

Задняя кишка. К задней кишке относятся тонкая, толстая и прямая кишки. Тонкая кишка у кровососущих клещей представлена короткой трубочкой (гамазовые клещи) или почти атрофировалась (иксодовые клещи). У мучных клещей (*Acarus siro* L.) тонкая кишка имеет сферическую форму и четко отделена сфинктерами (мышцами-сжимателями) от средней и задней кишок. В несколько меньшей степени это можно наблюдать и у орибатид. Толстая кишка хорошо выражена у большинства видов, но также имеет различную форму и объем в зависимости от характера питания и видовой принадлежности. На границе между тонкой и толстой кишками в кишечник впадают мальпигиевы сосуды. Прямая кишка обычно очень короткая, выстлана хитином и

заканчивается анальным отверстием. Последнее в виде продольной щели открывается на брюшной стороне заднего конца тела.

Предполагается, что кроме железистых клеток эпителия средней кишки пищеварительные ферменты выделяются слюнными железами, протоки которых открываются на гнатосоме около ротового отверстия. Следовательно, процесс пищеварения начинается в переднем отделе кишечника. В средней кишке и ее слепых отростках пища подвергается дальнейшему перевариванию и всасыванию, причем у растительноядных клещей усвоение отдельных элементов питания, находящихся в форме небольших молекул или ионов, может происходить и в передней части заднего отдела кишечника. В тонкой кишке одновременно происходит формирование непереваренных остатков в виде шариков. В толстой кишке из них отсасывается вода. Сохранение воды в организме особенно важно для видов, питающихся мукой, зерном и другими продуктами.

Для отдельных видов клещей характерно явление внекишечного пищеварения, хорошо известное для насекомых. Так, у некоторых хищных клещей рода *Cheyletus* Latr. непарная слюнная железа выделяет ферменты, вызывающие быстрый гистолит тканей жертвы. Разжиженные ткани высасываются хищником и остается лишь пустой наружный скелет жертвы.

У паутиных клещей кроме слюнных желез имеются шелкоотделительные, или прядильные, железы. Они расположены внутри педипальп, и их протоки открываются на вершине хетофора. На конце одной из коротких щетинок – булаве (см. рис. 75) расположена группа неправильных отверстий, через которые секрет железы выводится наружу в виде прочной паутиной нити.

3.2.2. Кровеносная и дыхательная системы клещей

Кровеносная система. У клещей кровеносная система лакунарного типа. Большинство видов, за исключением наиболее примитивных немногочисленных представителей отряда Parasitiformes, не имеют не только сосудов, но и сердца. Кровь клещей бесцветна. Она омывает все органы тела. Отсутствие органа, заставляющего циркулировать кровь, у большинства видов компенсируется значительным разрастанием отделов кишечника, участвующих в процессах пищеварения и экскреции, и энергичной перистальтикой стенок этих отделов.

Дыхательная система. Формы клещей с более крупным телом и склеротизованными кожными покровами обладают системой воздухоносных трубок – трахей, открывающихся наружу особыми отверстиями – дыхальцами. Мельчайшие разветвления трахей образуют трахеолы. У некоторых видов водных клещей две трахеи, идущие от дыхалец внутрь тела, расширяются, образуя воздушные мешки. От последних отходит множество тонких трахей.

Мелкие, слабо хитинизированные формы (четырехногие клещи) утратили дыхальца и трахеи. Они дышат через кожу.

Дыхальца, или стигмы, как правило, являются парными образованиями. Их число и расположение имеет важное таксономическое значение. У наиболее примитивных клещей-сенокосцев (отряд *Notostigmata*) сохранилось четыре пары дыхалец по бокам первых четырех сегментов опистосомы. У остальных групп, имеющих дыхальца, сохраняется одна пара стигм. Они располагаются на брюшной стороне сбоку от тазиков ног (гамазовые и иксодовые клещи) или открываются на спинной стороне, как на гнатосоме, так и между гнатосомой и проподосомой (тетраниховые, разнокоготковые клещи, хейлетида и др.).

У большинства форм, сохранивших дыхательную систему, дыхальца и трахеи связаны с перитремами, которые принимают участие в регулировании поступления воздуха в трахеи. У иксодовых клещей перитремы представляют собой пластинки, прилегающие к стигмам сзади и с боков. У остальных групп они имеют форму трубок различной длины и изогнутости.

Своеобразно устроены перитремы у тетраниховых клещей. Как указывалось при рассмотрении ротового аппарата, стилофор вместе со стилетами может втягиваться внутрь хелицеральной воронки, образованной складкой кожи гнатосомы. К внутренней поверхности этой воронки подходят трахейные стволы, снаружи переходящие в перитремы. У большинства тетраниховых клещей перитремы представляют собой незамкнутые трубки со щелеобразным отверстием вдоль наружной стенки почти на всем их протяжении (рис. 82, б). При выдвинутом стилофоре перитремы находятся почти полностью снаружи, их концы направлены назад и воздух легко проникает в трахеи через продольную щель. По мере втягивания стилофора воронка хелицер как бы ввинчивается внутрь, перитремы переворачиваются, прижимаются щелевидной стороной к стилофору и в результате поступление воздуха в трахеи резко ограничивается. Такое положение является особенно характерным для диапаузирующих форм.

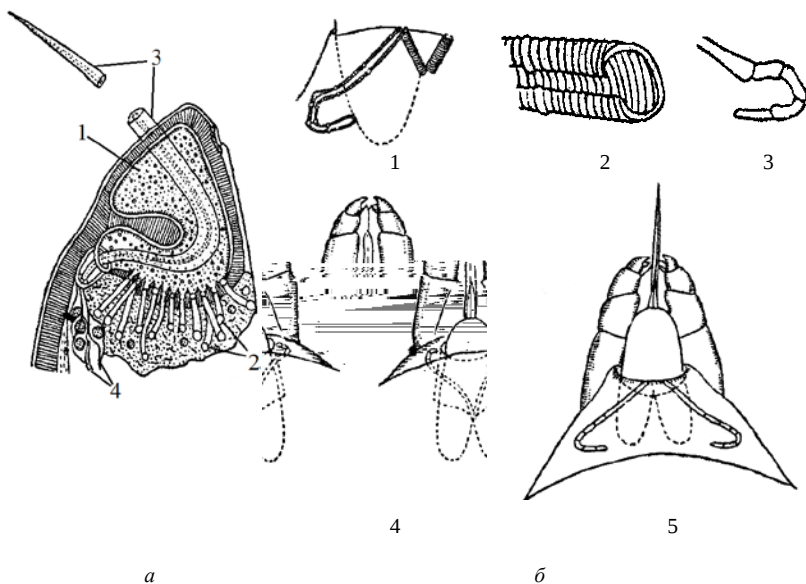


Рис. 82. Органы дыхания (по Е. М. Булановой-Захваткиной, 1967; Б. А. Вайнштейну, 1960; И. З. Лившицу, 1964): *а* – ботридия (псевдостигма) панцирного клеща: 1 – ботрия; 2 – трахеи; 3 – трихоботрия; 4 – нервные клетки; *б* – часть перитремы в разрезе: 1, 3 – концевые части перитремы; 2 – часть перитремы в разрезе; 4 – положение перитремы на втянутом стиллофоре; 5 – положение перитремы на выдвинутом стиллофоре

Перитремы изнутри по всей длине имеют утолщения в виде незамкнутых колец, напоминающих хитиновую выстилку – интиму трахейных стволов.

Кроме дыхалец и перитрем, воздух в трахеи у ряда видов может поступать через так называемые половые поля и псевдотрахейные органы. Так, у многих орибатид на спинном щите легко различимы менее склеротизованные участки кутикулы – поровые поля. Они пронизаны мелкими порами, связанными с небольшими мешочками и короткими трахеями. Многочисленные трахеи отходят также и от дна псевдотрахейных органов, расположенных у основания протеросомы, ближе к ее боковым краям, например у орибатид, называемых ботридиями (рис. 82).

У некоторых групп трахейная система связана с генитальной. Так, у многих представителей семейства Bdellidae помимо обычной имеется генитальная трахейная система. Трахейные стволы последней от-

ходят от дыхалец, расположенных впереди генитального отверстия. У некоторых панцирных клещей дыхальца расположены ниже генитальных клапанов.

Физиология дыхания у клещей изучена слабо. Однако известно, что многие виды существуют в местах, где очень мало кислорода. Так, некоторые представители надсемейства амбарных клещей способны выживать в условиях хранилищ при концентрации углекислого газа, достигающей 30 %.

3.2.3. Выделительная система клещей

Под функциями выделительной системы в широком смысле понимается ее способность выделять наружу или внутрь разнообразные соединения и таким образом участвовать в обмене веществ. В связи с этим выделительная система делится на три группы органов, или желез, составляющих экскреторную, секреторную и эндокринную системы. Экскреторная, или собственно выделительная, система обеспечивает удаление из организма бесполезных или вредных соединений, образующихся в процессе обмена веществ в тканях и органах, т. е. вне пищеварительной системы. Эти ненужные или вредные вещества называются экскретатами, а процесс их выделения – экскрецией. Конечные продукты окисления безазотистых компонентов пищи – углекислый газ и вода удаляются из организма с помощью дыхательной и частично пищеварительной системы. При окислении белков, кроме углекислого газа и воды, могли бы накопиться вредные для организма азотсодержащие вещества. Поэтому основными экскретатами являются продукты белкового обмена – азотистые вещества, накапливающиеся в теле клеща в виде гуанина. Кроме того, выделительная система освобождает организм от избытка катионов K^+ , Na^+ , Ca^+ и Mg^+ и некоторых кислот.

Основным органом выделения у большинства видов клещей являются экскреторные трубочки, гомологичные мальпигиевым сосудам насекомых. На вершине они слепые и открываются в задний отдел кишечника. Большинство видов клещей имеет пару трубочек, которые наиболее сильно развиты у кровососущих форм. Например, у иксодовых клещей они обычно вдвое превышают длину тела и свернуты в несколько петель у голодных особей. Крупные клещи голотиры (Holothyroidea) имеют две пары экскреторных трубочек.

Вспомогательным экскреторным органом у многих видов служат тазиковые, или коксальные, железы (от одной до четырех пар), откры-

вающиеся между тазиками ног. Особенно важную роль они играют у кровососущих форм. Так, при питании вес самки *Ornithodoros moubata* Murr. (семейство Argasidae) в течение 10–30 мин увеличивается в 6–7 раз. Тазиковые железы выделяют примерно треть всей жидкости, причем вместе с ней удаляется и избыток ионов, главным образом NaCl.

Сложнее проходит процесс экскреции у видов, питающихся более твердой пищей, содержащей значительное количество клейковины. Так, у мучного клеща мальпигиевы сосуды короткие и почти не содержат гранул гуанина. Это свидетельствует о том, что мальпигиевы сосуды слабо участвуют в выделении и их экскреторная функция переходит к заднему отделу кишечника (тонкая и толстая кишки) и к соединительной ткани опистосомы. Отмечено, что у клещей, питающихся грибами и мукой, паренхимные клетки опистосомы заполнены гуанином.

Таким образом, в зависимости от систематического положения и характера питания экскреторные функции могут выполнять не только мальпигиевы сосуды и коксальные железы, но и отделы кишечника и даже клетки соединительной ткани, причем роль кишечника в экскреции усиливается у высших специализированных форм. Экскреторные функции перешли целиком к задней кишке и у тетраниховых клещей.

Секреторная и эндокринная системы у клещей также имеются, но изучены слабо. Так, только у крупных краснотелковых клещей обнаружено шесть парных желез и одна непарная, расположенных вблизи кишечного тракта. Видимо, некоторые из них являются эндокринными.

3.2.4. Нервная система и органы чувств клещей

Центральная нервная система. В отличие от насекомых и других членистоногих ганглии брюшной нервной цепочки у клещей настолько сближены друг с другом, что центральная нервная система представляет собой единую цельную массу нервной ткани, окружающую пищевод плотным кольцом, которое часто называют мозгом. В эмбриональной и личиночной фазах слияние ганглиев еще не такое полное, как это наблюдается у нимф и взрослых клещей. Снаружи мозг одет тонкой оболочкой соединительной ткани, под которой лежат клетки ганглиев. Последние не образуют однородного периферического слоя. Границы отдельных ганглиев можно обнаружить по их клеткам, которые в определенных местах вдаются внутрь центральной волокнистой части мозга (рис. 83, а).

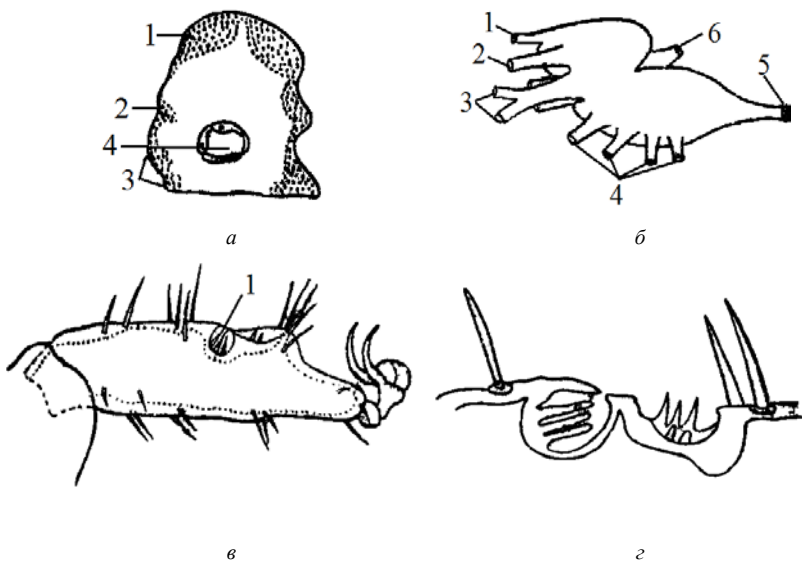


Рис. 83. Центральная нервная система и органы чувств (по Э. Беккеру и Г. Уартону, 1955; Г. В. Сердюковой, 1956; Т. Хьюзу, 1959): а – мозг мучного клеща: 1 – церебральный и хелицеральный ганглии; 2 – ганглии педипальп; 3 – ганглии 1-й и 2-й пар ног; 4 – пищевод; б – центральная нервная система иксодовых клещей: 1 – нерв от эпифаринкса; 2 – нерв хелицеры; 3 – нерв педипальп; 4 – нервы от ног; 5 – нерв от внутренних органов опистосомы; 6 – пищевод; в – галлеров орган (1) на лапке ноги нимфы *Ixodes crenulatus* Koch; г – срез через галлеров орган клеща *Dermacentor venustus* Banks

Детально строение центральной нервной системы изучено у более крупных иксодовых клещей (рис. 83, б). Часть мозга, лежащая над пищеводом, состоит из парных центральных или церебральных ганглиев, слившихся по средней линии, и пары ганглиев, относящихся к хелицеральному сегменту. Они дают начало нервам, которые иннервируют глаза (если они имеются), хеморецепторы и хелицеры. На уровне пищевода или несколько ниже лежат ганглии педипальп, иннервирующие не только пальцы, но и мышцы глотки. Предполагается, что нервы, идущие от этих ганглиев, содержат как двигательные, так и чувствительные (сенсорные) волокна. Под пищеводом находится четыре пары ганглиев, нервы которых иннервируют ноги. Позади и между четвертой парой ганглиев ног лежат от двух до четырех пар ганглиев с нервными стволами, идущими к опистосоме. Они иннервируют половую систему, кишечник и мышцы опистосомы.

Данная схема расположения ганглиев сохраняется у большинства групп лишь с небольшими изменениями. Так, у мучного клеща верхняя часть мозга лежит полностью в проподосоме, а ганглии, расположенные под пищеводом, проходят несколько дальше назад. У четырехногих клещей центральная нервная система перемещена в опистосому, а редукция в числе ног привела к уменьшению доли мозга, лежащей под пищеводом.

Органы чувств. У клещей известны органы, связанные с механическим, химическим, гигротермическим чувствами и зрением. Основу органов чувств составляют их нервно-чувствительные единицы – сенсиллы, состоящие из производных кожи (щетинки, поры, линзовидное утолщение) и прилегающих к ним одной или нескольких нервных чувствительных клеток.

Органы механического чувства. Наиболее широко представлены осязательными рецепторами в виде обычных щетинок, разбросанных по всему телу. Пассивные движения щетинок, возникшие под влиянием какого-то раздражителя, передаются чувствительным нервным клеткам, находящимся у их основания. К числу рецепторов, воспринимающих механические раздражители, относят так называемые микро-сенсорные щетинки (фамулус), встречающиеся у многих видов на коленях, голенях и лапках ног. Они раздражаются при сгибании и разгибании ног и играют роль органов, регулирующих движение тела при ходьбе. Кроме того, имеются сенсиллы, способные воспринимать особенно слабые колебания воздуха и сотрясения. У орибатид и краснотелок эти сенсиллы называются трихоботриями (см. рис. 82). Они своими основаниями глубоко погружены в полость ботридии, или псевдостигмального органа, и к ним подходит несколько чувствительных нервных клеток.

Органы химического чувства. Представлены хеморецепторами, которые служат для восприятия запаха и вкуса. К хеморецепторам относятся видоизмененные щетинки – соленидии и акантоиды (см. рис. 80). Специализированным хеморецепторным органом является также галлеров орган у иксодовых клещей. Кроме того, он выполняет функцию гигротермического чувства. Галлеров орган расположен на лапке первой пары ног (см. рис. 83) и состоит из одно- или двухкамерного углубления с рядом специализированных щетинок. Он связан с обонянием и служит для ориентировки клеща в поисках хозяина. Кроме основной функции, он также чувствителен к разведению масляной кислоты и к изменению влажности.

Органы зрения. У клещей органы зрения встречаются всегда только в виде простых глаз. Наиболее примитивные глаза представляют собой скопление зерен пигмента, связанное с глазным нервом. Глаза обычно красного цвета, но встречаются также коричнево-черного или синего. У водных клещей глаза устроены более сложно. Число глаз у различных групп варьирует от двух (иксодовые) до пяти (водные клещи). Чаще бывает две пары глаз, и расположены они на проподосоме. Значительное число видов (большинство саркоптоидных, многие панцирные клещи) совсем не имеют глаз. Но они все же воспринимают изменение интенсивности света с помощью просветленных участков кожи или сенсорных щетинок, расположенных на месте глаз. Так, перьевые клещи лишены глаз, но обладают резко выраженным отрицательным фототаксисом.

3.2.5. Органы размножения клещей

Все клещи раздельнополы. Половой диморфизм проявляется часто в виде внешних вторичных половых признаков, таких, как величина и форма тела, степень склеротизации кожных покровов, форма и величина хелицер и педипальп, особые приспособления на ногах и др. Так, самцы паутиных клещей всегда мельче самок и имеют более узкое, заостренное к заднему концу тело. У самцов хищных клещей – хейлетид педипальпы развиты значительно сильнее, чем у самок. Задняя пара ног у самцов земляничного клеща устроена более сложно, чем у самок. Существенные различия между полами могут проявляться также в образе жизни и поведении. Например, самцы ряда видов иксодовых клещей совсем не питаются, тогда как самки могут иметь несколько гонотрофических циклов. С другой стороны, представители некоторых групп (панцирные, четырехногие клещи) не имеют вторичных половых признаков и распознавание полов у них возможно лишь по строению гениталий.

Органы размножения самца и самки в своей основе имеют много общего. Они состоят из парных половых желез, или гонад, пары выводящих протоков, чаще всего переходящих в непарный проток, парных придаточных половых желез и половых придатков. Генитальное (половое) отверстие, как правило, находится на уровне задней пары ног на брюшной стороне тела. Как у самца, так и у самки оно обычно прикрыто специальными щитками или клапанами с расположенными на них сенсорными щетинками.

Половая система самца состоит из пары семенников, парных семяпроводов, семяизвергательного канала, придаточных желез и совокупительного органа. Семенники могут сливаться в своей задней части при сохранении парных семяпроводов (иксодовые клещи). У разнокоготковых и четырехногих клещей кроме семенников сливаются в единый выводной проток и семяпроводы. Между семяпроводами и семяизвергательным каналом часто располагается семенной пузырек.

Совокупительные органы полностью отсутствуют у паразитоидных клещей в связи с наличием у них сперматофорного оплодотворения. Сперматофор в виде порции сперматозоидов, покрытых секретом придаточных желез, вводится в генитальное отверстие самки с помощью хелицер самца. У панцирных клещей сперматофор прикрепляется самцом к субстрату и в дальнейшем захватывается генитальными клапанами самки.

Половая система самки состоит из яичников, парных яйцеводов, непарного яйцевода, влагалища и придаточных желез. Яичники у большинства семейств являются непарным образованием. Парные яйцеводы при их слиянии образуют непарный яйцевод, часто называемый маткой. Здесь яйца заканчивают свою дифференцировку. Влагалище, в отличие от яйцеводов, покрыто кутикулой и по своему происхождению является впячиванием внутрь наружного зародышевого листка. Часто с влагалищем связан семяприемник, образующий небольшую сферическую камеру.

Придаточные железы развиты у самок слабее, чем у самцов. Непарная придаточная железа, секрет которой служит для смазки яиц в течение откладки, открывается у многих краснотелковых клещей в непарный яйцевод. У иксодовых клещей парные железы открываются во влагалище. Для иксодовых характерен также орган Женэ, находящийся над основаниями хелицер. Секрет клеток этой железы быстро затвердевает на воздухе и предохраняет яйца от высыхания и других неблагоприятных воздействий внешней среды.

У панцирных клещей и некоторых других групп имеется яйцеклад, в обычном состоянии погруженный в тело и прикрытый генитальными створками. При откладе яиц яйцеклад выдвигается наружу, достигая иногда значительной длины.

3.3. Биология клещей

3.3.1. Биология размножения клещей

Подавляющее большинство видов клещей является яйцекладущими. Но живорождение отмечено, например, у хлебного и пузатого клещей. Для ряда панцирных клещей известно явление посмертного живорождения. При сильно растянутой во времени яйцекладке часть яиц остается в теле самки на весь холодный период года до наступления благоприятных для развития условий. Затем отродившиеся личинки покидают тело матери, выходя наружу через анальное отверстие, гнатосому или через прогрызенную оболочку панциря. Это явление рассматривается как особая форма защиты потомства: твердый панцирь тела матери защищает эмбрионы от неблагоприятных условий, а ее ткани служат пищей личинкам. Размножение чаще всего сопровождается спариванием и оплодотворением, т. е. связано с участием обоих полов и называется гамогенетическим. Однако среди клещей отмечаются случаи и партеногенетического размножения.

Партеногенез, или девственное размножение, происходит без оплодотворения, т. е. без участия самцов. В зависимости от характера партеногенеза из неоплодотворенных яиц могут развиваться только самцы (арренотокия) или самки (телитокия) либо те и другие (амфитокия). У ряда видов партеногенез возникает временно, лишь в определенных условиях, например при полном отсутствии самцов в популяции обыкновенного паутиного клеща. В этом случае молодые неоплодотворенные самки откладывают яйца, из которых отрождаются лишь самцы. Следовательно, развитие здесь будет идти по типу арренотокии, а партеногенез носить факультативный характер. Появившиеся самцы спариваются с оставшимися самками, и далее размножение пойдет путем гамогенеза. В других случаях наблюдается обязательный, или облигатный, партеногенез. Он возникает у тех видов, у которых самцы отсутствуют или встречаются крайне редко. Например, из неоплодотворенных яиц бурого плодового клеща отрождаются только самки и развитие все время идет по типу телитокии. Кроме тетраниховых клещей партеногенез отмечен также у иксовых, гамазовых, панцирных и других групп клещей.

3.3.2. Развитие и превращение клещей

В течение индивидуального развития, или онтогенеза, клещи проходят следующие фазы развития: яйца, личинки, нимфы и взрослого клеща. Яйцо представляет собой крупную клетку и кроме протоплазмы и ядра содержит также желток, необходимый для питания и развития зародыша. Снаружи яйцо обычно покрыто плотной оболочкой, напоминающей хорион насекомых. Эта оболочка бывает гладкой или с явственной микроскульптурой. Например, у яиц красного плодового клеща она испещрена многочисленными тонкими радиальными ребрышками. Иногда оболочка окрашена в различные цвета. Под наружной оболочкой лежит истинная, или желточная, оболочка, образующаяся в период пребывания зародыша в яйце.

Размеры и внешний вид яйца разнообразны. Обычно оно очень крупное по сравнению с величиной тела клеща (его диаметр нередко превышает половину ширины опистосомы самки). По форме яйца могут быть шаровидными, овальными, а также удлинёнными или несколько сплюснутыми к обоим полюсам. Форма, размер, окраска яиц наряду с разнообразием мест откладки нередко служат признаками для распознавания отдельных видов.

После соответствующего периода эмбрионального развития сформировавшаяся личинка выходит из яйца, наружная оболочка которого у многих видов тетраниковых клещей, например, разрывается по экватору. У некоторых представителей водных, панцирных, перьевых и других групп клещей известна так называемая эмбриональная линька зародыша в яйце, когда вокруг эмбриона образуется еще одна оболочка, являющаяся продуктом секреции бластодермы. Такой сформировавшийся перед выходом из яйца зародыш, как особую фазу развития, одни авторы называют фазой дейтоовума (или фазой второго яйца), другие – фазой предличинки.

Личинка кроме меньших размеров тела отличается от взрослого клеща отсутствием полового отверстия и последней пары ног; хетом тела личинок также более обеднен по сравнению с последующими фазами развития. Чаще всего меньшее количество щетинок имеется на ногах и нижней стороне тела. У форм с сильно склеротизованным наружным покровом (многие панцирные клещи) кожа личинок нежная, прозрачная и складчатая, часто сохраняющая первичную сегментацию тела. Личинки некоторых хищных и паразитических видов клещей (например, гамазовых) не питаются и живут за счет запасов

эмбрионального желтка. Закончившая развитие личинка впадает в состояние покоя, затем линяет и превращается в нимфу.

Нимфа имеет уже четыре пары ног. На теле у нее появляются зачатки наружных гениталий, увеличивается количество щетинок, у многих видов (кроме гамазовых) становятся заметными стигмы и перитремы. Фаза нимфы имеет у разных видов от одного до трех возрастов: нимфа первого возраста, нимфа второго возраста и нимфа третьего возраста, или протонимфа, дейтонимфа и тритонимфа соответственно. Переход из одного возраста в другой сопровождается покоем и линькой. В состоянии линочного покоя их называют нимфохризалидами.

Полное число нимфальных возрастов (три) сохранилось у аргасовых и панцирных клещей. У представителей ряда семейств (амбарные, перьевые) имеются два обязательных (нимфа первого возраста и нимфа третьего возраста) возраста и один факультативный (нимфа второго возраста). Так, в обычных условиях у мучного, волосатого обыкновенного и других видов клещей имеются лишь два нимфальных возраста. При наступлении неблагоприятных условий (высокая или низкая влажность субстрата, повышенная или пониженная температура воздуха, недостаточное количество, а также ухудшение качества пищи, растущая плотность популяции) нимфа первого возраста переходит в особую стадию гипопуса. Гипопусы резко отличаются от обычных нимфальных фаз развития клещей. Они лишены функционирующего ротового аппарата, имеют сильно редуцированную пищеварительную систему и существуют за счет запасов, накопленных предыдущей нимфальной фазой. Гипопусы бывают подвижные, или расселительные, и покоящиеся.

У подвижных гипопусов сохраняются развитыми ноги, но их кожные покровы сильно склеротизованы и окрашены в бурый и желтый цвет, а тело становится уплощенным (рис. 84, *а*). Они способны передвигаться не только активно, но и пассивно, прикрепляясь к различным животным с помощью специальных приспособлений. Так, у гипопусов, расселяющихся с помощью насекомых, имеется 3–4 пары присосок в области анального отверстия, а у переносимых мелкими млекопитающими есть приспособления для крепления к шерстному покрову.

Покоящиеся гипопусы отличаются сильной редукцией (рис. 84, *з*) или полной потерей ног (волосатый домовый клещ). Они способны находиться в этом состоянии многие месяцы и обладают высокой устойчивостью к некоторым фумигантам. При наступлении условий, благоприятных для развития, гипопус линяет, превращается в нимфу, а

последняя после покоя и линьки – во взрослого клеща. Таким образом, нимфа второго возраста является для амбарных клещей факультативной. Кроме амбарных формы нимф, аналогичные расселительным гипопусам, известны у ряда видов перьевых клещей, аноетид и других групп.

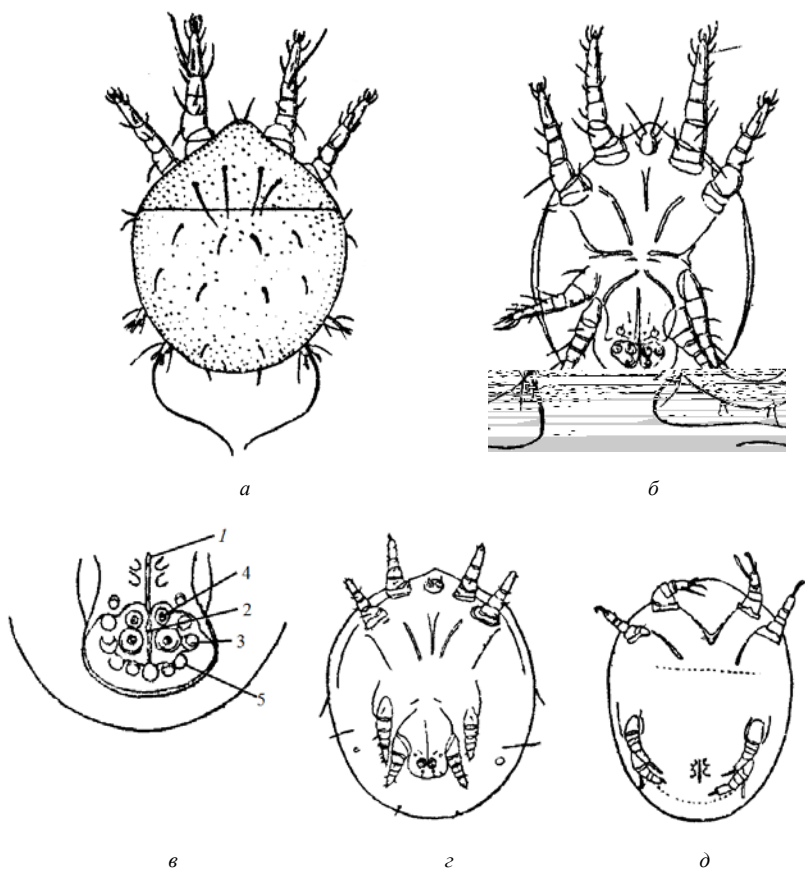


Рис. 84. Гипопусы у амбарных клещей (по Т. Хьюзу, 1959; А. Хьюз, 1961): *a* – подвижный гипопус мучного клеща со спинной стороны; *б* – подвижный гипопус мучного клеща с брюшной стороны; *в* – присасывательный диск: 1 – генитальное отверстие; 2 – анальное отверстие; 3 – основные присоски; 4 – передние присоски; 5 – вспомогательные присоски; *г* – покоящийся гипопус мучного клеща; *д* – покоящийся гипопус обыкновенного волосатого клеща

У большинства тетраниховых клещей сохранилось два нимфальных возраста. Лишь у немногочисленных примитивных представителей этой группы из семейства Tuckerellidae имеется три возраста. У четырехногих и иксодовых клещей личинка после покоя и линьки превращается в нимфу, а нимфа – во взрослого клеща. У тетраниховых клещей и других групп, у которых хорошо выражен половой диморфизм, самцы развиваются быстрее самок. Поэтому к моменту последней линьки самки самцы достигают половой зрелости и вскоре после сбрасывания самкой линичной шкурки происходит спаривание. Через два-три дня после оплодотворения самки начинают откладку яиц.

3.3.3. Жизненный цикл и роль диапаузы у клещей

Жизненные циклы клещей очень разнообразны. В зависимости от вида клещей и особенностей внешней среды данной местности различия могут проявляться в количестве генераций, приуроченности тех или иных фаз развития к определенным периодам сезона, а иногда даже в появлении сезонного диморфизма и чередования гамо- и партеногенеза.

Цикл развития клеща, начиная с фазы яйца и кончая взрослой фазой, достигшей половой зрелости, называется поколением (генерацией). По этому принципу различают виды моновольтинные, поливольтинные и виды с многолетней генерацией. Моновольтинные виды (многие представители семейства бриобиид) дают одну генерацию в год. Большинство видов семейства паутиных клещей (обыкновенный паутиный, боярышниковый, красный плодовый и др.) являются поливольтинными, т. е. имеют в году от 3–4 до 20, а иногда и более поколений. Виды с многолетней генерацией не успевают закончить развитие в течение одного, а иногда и двух лет (некоторые представители семейства иксодовых клещей).

В жизненном цикле каждого организма встречаются неблагоприятные периоды сезона, когда активная жизнедеятельность невозможна или нецелесообразна. Для видов, живущих в тропиках и субтропиках, неблагоприятным периодом является сухой сезон, для обитателей умеренных широт – зимнее время года. В неблагоприятные для активной жизни периоды организм вынужден резко замедлить или приостановить процессы роста и развития. Такое состояние физиологического покоя у членистоногих получило название диапаузы. Диапауза не только является пассивным элементом жизненного цикла, обеспечивающим переживание неблагоприятных сезонов, но и определяет по-

стоянство жизненного цикла данного вида и синхронность его развития с фенологией питающих растений и климатическими условиями данной местности. Так, у красного плодового клеща, являющегося обитателем древесных листопадных растений умеренных широт, наличие эмбриональной диапаузы позволяет строго синхронизировать его годичный цикл с фенологическим циклом плодового дерева. В обычных условиях самки этого вида начинают заблаговременную, еще до массового листопада, откладку зимних диапаузирующих яиц. Весной из яиц отрождаются личинки не ранее чем появятся первые листочки. Известно, что если дерево срубить осенью и оставить под глубоким снежным покровом вместе с зимними яйцами клеща, т. е. создать необычные для зимовки условия, то синхронизация нарушится: развитие почек будет опаздывать, а отрождение личинок ускорится. В результате большинство личинок погибнет из-за отсутствия пищи. Следовательно, диапауза является важным элементом жизненного цикла. В отличие от обычного покоя или оцепенения диапауза находится в сложном взаимоотношении с внешней средой. Обычно появляясь задолго до наступления неблагоприятных условий, диапауза прекращается часто уже под влиянием факторов, отличных от первоначально вызвавших ее. Поэтому внешняя среда программирует жизненный цикл и диапаузу, вовлекая в работу нервную и эндокринную регулирующие системы и соответственно настраивает их на выполнение необходимых физиологических процессов. Организм клеща, находящийся в состоянии диапаузы, характеризуется рядом специфических особенностей: активные фазы развития прекращают питание и становятся малоподвижными, а при эмбриональной диапаузе приостанавливается развитие зародыша. У некоторых видов меняется отношение к свету – диапаузирующие самки обыкновенного паутиного, атлантического и боярышничкового клещей, например, в отличие от активных особей имеют четко выраженный отрицательный фототаксис. Это позволяет им находить более подходящие укрытия для зимовки. Для диапаузирующего организма характерен пониженный обмен веществ. Так, диапаузирующие самки обыкновенного паутиного клеща потребляют кислорода в 6,2 раза меньше, чем активные, а их дыхательный коэффициент в среднем составляет 0,85, тогда как у активных особей – 1,4. Следовательно, обмен веществ диапаузирующих особей происходит за счет жировых ресурсов, накопленных в эпителии средней кишки в виде масляных капель оранжевого цвета (поэтому цвет таких особей у многих видов оранжево-красный).

Снижение уровня обмена веществ и накопление жировых запасов

повышают устойчивость клещей, находящихся в состоянии диапаузы, к действию неблагоприятных факторов. Они становятся значительно более холодостойкими, устойчивыми к действию многих акарицидов и к затоплению.

Формы, или типы, диапаузы разнообразны, и их можно классифицировать не менее чем по трем принципам: в зависимости от фазы развития клеща, на которой возникает диапауза; от обязательности ее появления в данной генерации и от сезона наступления диапаузы. При этом каждый вид обычно имеет свою специфику. Так, имагинальная диапауза, возникающая у взрослых половозрелых клещей, характерна для обыкновенного паутинного, боярышникового и ряда других видов клещей. В фазе яйца имеет место эмбриональная диапауза, свойственная красному и бурому плодовым клещам. Кровососущий клещ *Ixodes ricinus* L., имеющий в северной части ареала четырехлетнюю генерацию, обладает эмбриональной, личиночной, нимфальной и имагинальной диапаузами.

Различают диапаузу обязательную, или облигатную, и необязательную, или факультативную. Обязательная диапауза характерна для моновольтинных видов и обеспечивает развитие только одной генерации в течение года. Наблюдается она обычно в таких климатических зонах, где недостаток тепла, длительный засушливый период или особенности растения-хозяина не позволяют развиваться двум и более поколениям. Обязательная диапауза возникает в определенной фазе развития клеща в каждом поколении под влиянием вырабатывавшегося в течение многих лет и закрепленного отбором годичного цикла, и ее появление мало зависит от внешних факторов. Например, она характерна для некоторых моновольтинных видов бриобиид.

Факультативная диапауза характерна для поливольтинных видов, и ее возникновение зависит в основном от факторов внешней среды. Рост и развитие нескольких поколений происходит без диапаузы, но при приближении неблагоприятных условий включается механизм диапаузы; под влиянием какого-то сигнала развитие особей поколения, достигшего определенной для данного вида фазы, приостанавливается и они начинают подготовку к переживанию неблагоприятного периода – зимы или сухого сезона. Наиболее точным сигнализатором приближения неблагоприятных зимних условий в умеренных широтах является укорачивание длины светового дня.

При длине фотопериода, близкой к критической, качество пищи может также несколько ускорить или замедлить наступление диапаузы. В основном это относится к обитателям лиственных древесных

растений, у которых сезонный характер качества пищи выражен особенно резко. Так, самки красного плодового клеща при сильном повреждении листьев растений начинают откладку зимних яиц на 40–50 дней раньше обычного срока, т. е. еще в условиях длинного дня. Иначе преждевременно опавшая листва деревьев может не возобновиться в текущем сезоне и это приведет активно развивающуюся популяцию клеща к гибели. Летняя диапауза появляется в условиях низкой влажности воздуха и высокой температуры.

3.4. Систематика клещей

Как уже отмечалось ранее, подкласс клещей включает три отряда: клещи-сенокосцы, паразитиформные и акариформные. Наибольший вред сельскому хозяйству наносят представители двух последних отрядов.

Отряд Паразитиформные – Parasitiformes

Дыхалец 1, реже 2 пары, и расположены они на нижней, т. е. брюшной, стороне тела позади тазиков 2–4-й пар ног. Ротовые органы чаще колюще-сосущие в виде короткой трубки, образованной из сильно измененных тазиков педипальп, надглоточника и хелицер. В составе надсемейства гамазовых (Gamasoidea) подотряда среднедыхальцевых (Mesostigmata) имеется семейство фитосейид, представители которого играют важную роль в снижении численности клещей и насекомых, вредящих сельскохозяйственным культурам.

Семейство Фитосейиды (Phytoseiidae). Небольшие (0,25–0,6 мм) клещи овальной или удлинено-овальной формы, бесцветные или желтоватой, коричневатой, иногда красноватой окраски. Дыхалец 1 пара, и снаружи они связаны с направленными вперед трубчатыми перитремами, обычно достигающими тазиков 2-й пары ног. Спинная сторона тела покрыта одним крупным щитком, брюшная – двумя: генитальным и слившимся вентроанальным.

Ряд видов фитосейид, питаясь растительноядными клещами, являются важным регулятором их численности, особенно в садах, не подвергающихся частой обработке пестицидами. К ним относятся: *Typhlodromus subsolidus* Begl., *Amblyseius reductus* Wainst., *A. finlandicus* Oud., *A. andersoni* Chant и др. Но при этом они являются факультативными хищниками и поэтому при отсутствии жертвы могут питаться соком и пылью растений, спорами грибов. Этого недостатка лишен облигатный хищник фитосейулюс (*Phytoseiulus persimilis* Ath.-Henr.),

интродуцированный еще в СССР Г. А. Бегляровым. В настоящее время он, как и амблисейус калифорникус (*Amblyseius californicus*) и амблисейус андерсона (*A. andersoni*), широко применяется для борьбы с паутинными клещами в защищенном грунте. Некоторые виды фитосейид могут питаться также белокрылками, щитовками, трипсами и другими мелкими насекомыми и их яйцами.

Отряд Акариформные – Acariformes

Дыхалец 1 пара, открываются они на гнатосоме или в передней части идиосомы и связаны с трубкообразными перитремами. Часто дыхальца отсутствуют. Отряд делится на два подотряда – Краснотелковые и Саркоптоидные.

Подотряд Краснотелковые – Trombidiformes. Дыхалец 1 пара у обоих полов, или только у самок, или они отсутствуют. Если дыхальца имеются, то они расположены на гнатосоме или между гнатосомой и проподосомой и, за исключением водных клещей, связаны с трубчатыми перитремами. Пальпы обычно подвижны и хорошо развиты. Ротовые органы колюще-сосущие. Тазики ног обычно неподвижно присоединены к телу. Некоторые щетинки оптически анизотропны, т. е. обнаруживают двойное преломление лучей при исследовании в поляризованном свете. Этот признак сближает краснотелковых с представителями следующего подотряда – Саркоптоидные. Краснотелковые – наиболее крупный из подотрядов, объединяющих сухопутных и водных клещей. Из сухопутных к серьезным вредителям растений относятся представители надсемейств тетраниховых, тарзонемидных и четырехногих клещей.

Надсемейство Тетраниховые – Tetranychoidae. Дыхальца открываются снаружи в длинные парные перитремы, расположенные у основания хелицер. Основания хелицер превращены в стилофор, а подвижные пальцы – в стилеты, служащие для прокола эпидермиса растения. Ног 4, иногда 3 пары. Из семейств, которые входят в состав этого надсемейства, представители трех (паутинных клещей, бриобий и плоскотелок) имеют значение как вредители растений.

Семейство Паутинные – Tetranychidae. Среднего размера клещи (0,3–0,5 мм) зеленовато-желтой, бурой, ярко-красной окраски. У питающихся особей по бокам тела просвечивают темные пятна. Большинство видов способно выделять паутину, за что и получили свое название. Живут колониями на листьях и других частях растений, нередко покрытых паутиной. К наиболее серьезным вредителям растений относятся обыкновенный паутинный (*Tetranychus urticae* Koch),

атлантический (*T. atlanticus* McGregor), боярышниковый (*T. viennensis* Zach.), красный плодовый (*Panonychus ulmi* Koch), красный цитрусовый (*P. citri* McGregor), садовый паутинный (*Schizotetranychus pruni* Oud.) клещи и др.

Семейство Бриобии – Bryobiidae. Наиболее крупные (до 1 мм) и подвижные представители надсемейства с интенсивной окраской тела грязноватых тонов – зеленой, бурой, оранжевой, иногда желтой. Паутину не выделяют и ведут одиночный образ жизни. Фитофаги, но иногда в значительном количестве проникают в жилище человека и загрязняют продукты. К числу вредителей относятся бурый плодовый клещ (*Bryobia redikorzevi* Reck) и другие виды бриобий (*B. tiliae* Bagd., *B. loniceræ* Reck).

Семейство Плоскотелки – Tenuipalpidae. Мелкие (0,2–0,4 мм) клещи ярко-красной окраски с уплощенным телом и более склеротизованными покровами, чем у представителей предыдущих семейств. Голени пальп без коготков. Плодовым культурам в южных широтах вредит плодовая плоскотелка (*Cenopalpus pulcher* Can. et Fanz.), отличающаяся повышенной требовательностью к теплу; чайному кусту и цитрусовым в открытом грунте и ряду культур в теплицах вредит оранжевая плоскотелка (*Brevipalpus obovatus* Don.).

Надсемейство Тарзонемидные – Tarsonemini. Пара дыхалец, расположенных позади пальп, развита лишь у самок и их нимф. У самцов дыхалец нет или иногда встречаются лишь рудиментарные стигмы. На нижней стороне тела между тазиками 1-й и 2-й пар ног у самок часто имеются псевдостигмальные органы булавовидной формы. Ноги имеются (4, реже 3 пары) у некоторых видов, у многих видов они редуцированы в связи с паразитическим образом жизни. Вредители растений встречаются среди двух семейств – разнокоготковых и пузатых клещей.

Семейство Разнокоготковые – Tarsonemidae. Мелкие клещи светло-желтой, желтой или бурой окраски с сегментированным телом. У самцов коготки развиты на всех четырех парах ног, у самки только на первых трех парах; 4-я пара ног без коготков, и они оканчиваются длинными щетинками – отсюда название семейства. У большинства видов между тазиками 1-й и 2-й пар ног у самок развиты парные псевдостигмальные органы булавовидной формы. Представители семейства – фитофаги и сапрофаги. Из наиболее серьезных вредителей широко распространен земляничный клещ (*Tarsonemus pallidus* Banks). Белоколосость пшеницы вызывает пшеничный цветочный клещ (*Steneo-*

tarsonemus panshini Wainst. et Begl.). Нарциссы повреждает *Steneotarsonemus laticeps* Halb.

Семейство Пузатые – Pyemotidae. По форме тела напоминают представителей предыдущего семейства, но у самок лапки всех четырех пар ног с коготками. Для большинства видов характерно живорождение – клещи проходят все фазы развития в теле матери, в связи с чем ее опистосома шарообразно раздувается, увеличиваясь в размерах в 100–500 раз. Из вредителей растений известен хлебный, или зерновой, клещ (*Siteroptes graminum* Reut.) Известен также пузатый клещ (*Pyemotes ventricosus* Newp.), питающийся яйцами зерновой моли и некоторых других насекомых, вредящих продуктам при хранении. При попадании на тело человека может вызывать сильный зуд кожи (сенная, или зерновая, чесотка).

Надсемейство Четырехногие – Tetrapodili. Очень мелкие (0,1–0,2 мм) клещи. Имеют во всех фазах развития лишь две передние пары ног. Тело червеобразной формы, удлинненное, суживающееся к заднему концу, кольчатое. В состав надсемейства входит лишь одно семейство эриофиид – Eriophyidae. Все его представители – фитофаги. Серьезный вред сельскохозяйственным культурам наносит смородинный почковый (*Cecidophyes ribis* Westw.), грушевый галловый (*Eriophyes pyri* Pagst.), виноградный войлочковый (*E. vitis* Pagst.), ржавый томатный (*Vasates lycopersici* Massee) клещи и др.

Подотряд Саркоптоидные – Sarcoptiformes. Дыхальца отсутствуют, но трахейная система иногда развита и открывается наружу через пористые поля, расположенные в различных частях тела. Ротовые органы обычно грызущие с клешневидными хелицерами, неподвижный и подвижный пальцы которых превратились в жевательные лопасти. Тазики неподвижны и часто настолько сливаются с наружным скелетом, что снаружи остаются различимы лишь поперечные склеротизованные пластинки – аподемы.

Подотряд состоит из двух обособленных групп клещей – панцирных клещей, или орибатеи (*Oribatei*), и акаридий (*Acaridiae*). Панцирные клещи привлекли внимание как промежуточные хозяева некоторых паразитов сельскохозяйственных животных. Позднее выяснилась их важная роль в почвообразовательных процессах. Группа акаридий объединяет около 25 семейств, которые входят в состав 6–9 надсемейств. Среди них наиболее важное значение имеют амбарные клещи, относящиеся к надсемейству акароидных, чесоточные и перьевые клещи – наружные паразиты позвоночных животных, а также ряд хищников и паразитов насекомых и клещей.

Надсемейство Акароидные, или Амбарные – *Acaroidea* (*Tyroglyphoidea*). Покровы тела мягкие, без склеротизованного панциря. Тело часто разделено полной или прерванной снизу поперечной кольцевой бороздкой на два отдела – протеросому и гистеросому. Хелицеры крупные, клешневидные. Генитальное отверстие самки продольное, с хорошо выраженными генитальными дисками. В жизненном цикле часто встречаются в состоянии гипопуса. В состав надсемейства входит не менее пяти семейств; из них наиболее важное значение имеют представители семейств мучных и волосатых клещей.

Семейство Мучные – *Acaridae* (*Tyroglyphidae*). Среднего размера (0,5–1,0 мм) клещи овальной или яйцевидной формы с полупрозрачным, блестящим телом, иногда с легким сероватым, бурым или зеленоватым оттенком. Поперечная бороздка на теле обычно хорошо заметна. В естественных условиях представители семейства живут в лесной подстилке, в гнездах птиц и норах грызунов, в скирдах соломы и сена. Попадая в зернохранилища, склады и овощехранилища, они повреждают зерно, муку, сухие фрукты, овощи и другие продукты. Наиболее сильно вредят: мучной клещ (*Acarus siro* L.), удлинённый (*Tyrophagus putrescentiae* Schrank.), темноногий (*Aleuroglyphus ovatus* Group.), луковый (*Rhisoglyphus echinopus* Fum. et Rob.) клещи и др.

Семейство Волосатые – *Glycyphagidae*. Тело несколько меньше по размеру (0,4–0,6 мм), чем у представителей семейства мучных клещей, довольно широкое, с гладким или шероховатым покровом, спинные щетинки длинные, опушенные, перистые или веерообразные. Представители семейства живут в зернохранилищах, складских помещениях, иногда в домах. Из природных местообитаний чаще встречаются в норах грызунов. Повреждают семена масличных культур, битое или поврежденное насекомыми зерно, а также кожу, перья, коллекции насекомых. Наиболее распространены волосатый обыкновенный (*Glycyphagus destructor* Schrank.), волосатый домовый (*G. domesticus* Deg.), бурый хлебный (*Gohieria fusca* Oud.) клещи и др.

4. ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА МОЛЛЮСКИ – MOLLUSCA

Оценка общего количества видов моллюсков колеблется в разных публикациях в диапазоне от 100 до 200 тысяч. На территории бывшего СССР насчитывается около 2900 видов. Моллюски освоили практически все среды обитания: морские и пресноводные водоемы, почву, наземно-воздушную среду. Некоторые моллюски стали временными или постоянными паразитами других животных.

Самых мелких представителей моллюсков относят к классу двусторчатых. Взрослые особи самого мелкого вида – *Condylonucula maya* достигают в длину 0,5 мм. К моллюскам относят и крупнейших ныне живущих представителей беспозвоночных – колоссальных кальмаров (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) из класса головоногих. Их масса достигает 495 кг.

Моллюски очень разнообразны не только по размеру, но и по анатомическому строению и поведению. Головоногие моллюски, такие как кальмары, каракатицы и осьминоги, занимают одно из первых мест среди беспозвоночных по степени развития нервной системы.

Большинство моллюсков могут передвигаться с помощью ноги. У головоногих моллюсков нога трансформирована в щупальца. Одной из характерных особенностей моллюсков является минерализованная раковина, форма и строение которой меняются от класса к классу. У большинства головоногих раковина отсутствует. Характерным для моллюсков является особый ротовой орган – радула. У двусторчатых радула (как и вся голова) полностью редуцирована.

Многие виды моллюсков (в основном сухопутные и пресноводные) оказались под угрозой вымирания в результате человеческой деятельности и находятся под охраной.

Моллюски являются важным источником питания для человека, а также источником материалов, служащих сырьем для предметов роскоши, таких как перламутр, жемчуг, пурпур и виссон. Вместе с тем некоторые моллюски являются сельскохозяйственными вредителями, а некоторые могут представлять прямую угрозу для человека. Так, вредителями являются слизни и улитки – представители отряда стебельчатоглазых улиток (*Stylommatophora*) класса брюхоногих моллюсков. Слизни в отличие от других представителей брюхоногих (улиток) лишены наружной раковины, в которой располагается большая часть внутренних органов и в которую в случае какой-либо опасности улитка стягивает свое мягкое тело. Наиболее опасными улитками для сельскохозяйственных культур являются виноградная улитка и садовая улитка. У слизней все внутренние органы погружены в толщу ноги, а свое название эти животные получили из-за сильного развития слизистых желез в покровах их тела, экскрет которых – слизь – обильно покрывает поверхность тела и играет важную роль в жизни этих моллюсков.

Слизни – это многоядные вредители, повреждающие около 150 видов и разновидностей культурных растений – полевых, кормовых, овощных, технических, плодово-ягодных, цветочно-декоративных, выращиваемых в условиях открытого и закрытого грунта.

Несмотря на многоядность, у слизней есть ряд излюбленных растений, которые повреждаются ими особенно часто и сильно. Наиболее сильно страдают картофель, белокочанная и цветная капуста, салат, различные корнеплоды, горох, фасоль, томаты, огурцы, земляника, многие цветочно-декоративные культуры. Особенно ощутимый вред они причиняют озимой пшенице и ржи.

Разные виды слизней приспособлены к вполне определенным биотопам, и поэтому их вредоносная деятельность имеет свои особенности. В Республике Беларусь наиболее широко распространены слизни из семейства агриолимацид (*Agriolimacidae*). Слизни-арионы (*Ariopidae*) обитают обычно в садах, огородах и редко повреждают полевые культуры. Вредоносная деятельность слизней из семейства лимацид (*Limacidae*) проявляется чаще в сооружениях закрытого грунта и хранилищах.

Повреждения, причиняемые слизнями, очень характерны и легко отличимы от следов деятельности других сельскохозяйственных вредителей. В листьях они обычно выгрызают неправильной формы отверстия, оставляя нетронутыми лишь черешок и крупные жилки. На корнеплодах, клубнях картофеля, плодах земляники, томатов и огурцов они выгрызают различной формы и размеров каверны, обычно расширяющиеся внутрь. У капусты они повреждают не только поверхностные и приземные листья, но и выгрызают как зародыш, так и эндосперм.

Особенно часто слизни повреждают всходы многих культурных растений. Опасность таких повреждений заключается в том, что поврежденные растения, как правило, погибают. Проростки могут быть погрызены слизнями еще до их появления на поверхности почвы, что наблюдается обычно при неглубокой заделке семян или посеве их в рыхлую почву без последующего прикатывания грунта. При этом слизни проникают к набухающим семенам и могут повредить их еще до прорастания. Именно поэтому от слизней страдают молодые всходы озимых, которые нередко после нападения моллюсков уже не могут оправиться и гибнут. Даже относительно крупные всходы не всегда восстанавливаются после таких повреждений.

Уязвимые фазы развития озимых (прорастание семян, всходы) приходятся на конец лета – начало осени, когда слизни особенно многочисленны и прожорливы. Нередко поэтому поврежденные моллюсками участки озимых приходится пересевать или занимать под другие культуры.

Столь же опасны повреждения, причиняемые слизнями прорастающим семенам и всходам овощных культур, особенно при безрассадном способе выращивания. При высокой численности вредителей их

деятельность может привести к полной гибели растений и в условиях рассадной культуры. Это наблюдается при раннем появлении слизней на полях и благоприятных для них погодных условиях в весенне-летний период.

Опасны также и повреждения слизнями сочных частей растений – ягод, плодов, клубней, корнеплодов, кочанов, что наблюдается как в период вегетации растений, так и во время их уборки и хранения. Как правило, это приводит к загниванию сочных органов растений. Отчасти это связано с разрушением покровных тканей, предохраняющих от проникновения вглубь возбудителей бактериальных и грибных гнилей. Кроме того, экспериментально доказано участие слизней в переносе фитопатогенных микроорганизмов – грибов, бактерий, вирусов, вызывающих серьезные болезни культурных растений. Слизни – переносчики таких патогенных организмов, как *Botrytis cinerea* Pers., возбудители ложной мучнистой росы капусты (*Peronospora brassicae* Gaum.), X-, S-, M-вирусы картофеля (Runham, Hunter, 1979; Шапиро, 1978).

4.1. Морфология слизней

Тело слизней сильно вытянуто в длину, так что при рассмотрении сверху боковые контуры его кажутся почти параллельными. Впереди, по направлению к голове, линии тела плавно и закругленно смыкаются, сзади – сходятся под более или менее острым углом (у большинства) или тоже плавно и закругленно смыкаются (все виды рода арион). В целом тело слизней, особенно во время ползания, имеет цилиндрическую или слабоверетеновидную форму, уплощенную снизу, т. е. со стороны подошвы. При сокращении они приобретают более вздутый и массивный веретеновидный или булавовидный облик за счет сжатия в длину и втягивания головы и шеи внутрь тела.

Благодаря отсутствию спирально закрученной наружной раковины тело слизней, в отличие от улиток, было бы внешне строго симметричным, если бы не расположение на правой стороне дыхательного отверстия легкого (пневмостом) и слабо заметных выходных отверстий: кишечника (анус), мочеточника и полового. Тело состоит из следующих основных отделов: голова, шея, мантия, спина и нога с подошвой (рис. 85). Участки верхней поверхности ниже мантии называются боками.

Голова у слизней имеет аналогичное строение с родственными им наземными легочными улитками. Впереди, в центре «лицевой» по-

верхности, располагается рот с двумя ротовыми лопастями по сторонам и складчатыми верхней и нижней губами.

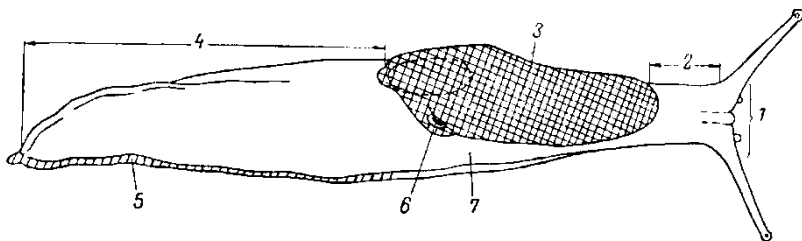


Рис. 85. Основные отделы тела слизня: 1 – голова; 2 – шея; 3 – мантия; 4 – спина; 5 – нога; 6 – пневмостом; 7 – бок (Прерывистой линией обозначено положение внутренней раковины под мантией)

Ротовые органы голых слизней протирающие, по механизму воздействия на пищевой субстрат – грызущие. Сверху глотки в ротовую полость свисает непарная роговая челюсть. Из глотки выступает подушкообразный язык, сверху покрытый тонкой роговой пленкой, усаженной микроскопическими роговыми зубчиками, которые образуют терку. Снизу, между головой и передним концом подошвы, имеется широкая щель, в которую открывается наружу ножная железа. В некотором отдалении от ротовых лопастей на голове располагается пара небольших губных щупалец. Выше и немного позади губных находится пара более крупных глазных щупалец.

Сзади голова плавно переходит в шею – участок тела между головой и мантией. На правой стороне шеи, чуть выше ноги, находится половое отверстие. У большинства видов слизней оно располагается немного позади правых щупалец, но у видов рода арион оно сильно смещено назад, к дыхательному отверстию.

Мантия имеет вид плоского утолщения на верхней стороне тела. Чаще всего она удлинненно-овальная, реже более или менее круглая. Вблизи от правого края мантии расположено дыхательное отверстие (пневмостом), которое с краем мантии связано глубокой вырезкой или мантийной щелью. Здесь наружу открываются: задняя кишка – анусом, мочеточник – выделительной порой.

Задняя половина мантии плотно прирастает к спине, передняя же образует широкую свободную (т. е. не приросшую к телу) лопасть – капюшон. Он играет защитную роль, так как при сокращении животного закрывает шею и голову слизня. Кроме того, периодически втягивая

шею под капюшон, слизень очищает с помощью слизи эту часть тела от пыли и других раздражающих частиц, в частности пестицидов.

Участок верхней стороны тела, лежащий позади мантии, называется спиной. К заднему концу она снижается и сужается. У многих видов вдоль средней линии спины тянется киль. У одних видов он представляет собой четкую мускулистую складку, простирающуюся от мантии к заднему концу тела, а у других – это легкая угловатость, порой заметная только у заднего конца тела. У видов рода арион всякие следы килля отсутствуют и спина в поперечном сечении закруглена. Другой характерной особенностью арионов является присутствие на заднем конце тела железистого органа – хвостовой ямки, лежащей над ногой и прикрытой треугольной лопастью.

Нога у слизней располагается под внутренностями и является мускулистым утолщением нижней стенки тела. Внешне от остального тела она отделена кольцевой бороздой. Нижнюю поверхность ноги называют подошвой. В целом нога повторяет общие очертания тела. У большинства видов при рассмотрении сверху нога почти не выступает за боковые контуры спины и шеи, но у арионов она заметно шире верхней стороны тела. Как сверху, так и снизу покровы слизней имеют своеобразный рельеф, слагающийся из различной формы возвышений (морщин) и углублений (борозд). Рельеф верхней стороны, кроме мантии, образован сетью бороздок, между которыми возвышаются ряды морщин. Основу этой сети составляют бороздки, довольно регулярно радиально расходящиеся от мантии к ноге. На шее наиболее выражены две пары бороздок. Одна пара – боковые бороздки, идущие наклонно от мантии до губных щупалец. Над ногой, по всему периметру тела, с перерывом только у головы, располагается четкая кольцевая борозда. У многих видов над ней бывает вторая кольцевая борозда, но менее четкая, чем первая. Между радиальными и продольными бороздами располагаются короткие и неглубокие бороздки; эти борозды и бороздки создают общую сеть. В ячейках сети располагаются возвышения – морщины гексагональной или полигональной формы. При жизни этот рельеф обычно менее четок.

Поверхность мантии имеет свой рельеф. У одних слизней при жизни по ней пробегают волны концентрических сокращений в виде морщин. У других (виды рода арион) при жизни на поверхности мантии возникают и исчезают (пробегают) многочисленные сосочки. В отличие от верхней стороны тела подошва имеет более простой рельеф или гладкую поверхность (виды рода арион). У остальных слизней рельеф подошвы слагается из двух глубоких продольных борозд, разделяю-

щих поверхность ее на три доли: срединную и две боковые. В жизни слизней рельеф верхней стороны тела играет важную роль. Благодаря морщинам увеличивается поверхность тела, что особенно важно для животных, у которых значительную роль играет дыхание через кожу, поэтому чем крупнее слизни, тем крупнее и резче рельеф их покровов. Кроме того, бороздки служат путями, по которым стекает слизь, смазывающая поверхность тела.

В отличие от наземных улиток, поверхность тела которых обычно окрашена в черный, темно- или светло-серые тона без всяких следов рисунка, окраска слизней более разнообразна как по цветовой гамме, так и нередко за счет темного рисунка на светлом фоне. Обычно молодые слизни окрашены светлее взрослых. Окраска создается различными пигментами, которые либо концентрируются в особых клетках кожи – хроматофорах, либо свободно лежат в виде гранул между клетками покровов. Наиболее распространены черный, красный и желтый пигменты. Различные сочетания их и глубина залегания в толще покровов могут создавать многочисленные вариации фоновой окраски и рисунка. Наиболее обычные типы окраски – черная, темно-серая, коричневая и серовато-желтая. Рисунок может слагаться из пятен: крупные или мелкие пятна, пятна-брызги, пятна-точки. Мелкие пятна могут сливаться в более крупные, нередко с неправильными контурами. Слияние пятен может привести к образованию парных (1 или 2 пары) цветных полос вдоль спины (особенно вдоль киля), а на мантии – вдоль ее боковых краев и посередине.

Подошва обычно окрашена значительно светлее верхней стороны тела либо лишена пигмента, белая. Следует учесть, что окраска слизней сильно изменчива и зависит от возраста, образа жизни и местообитания.

4.2. Анатомия и физиология слизней

Кожа слизней снаружи покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, местами несущим микроскопические реснички. Изнутри к эпителию прилегают слои подкожной мускулатуры и соединительной ткани. В отличие от улиток покровы слизней особенно богаты слизистыми железами, которые вместе с ножной железой обильно выделяют слизь. Практически вся поверхность тела слизней продуцирует слизь, но некоторые участки (мантия, район дыхательного отверстия, голова, кольцевые борозды) в этом отношении играют особенно заметную роль.

Слизь представляет собой смесь различного типа секретов. Основную долю в ней занимает вода – более 90 %. В сухом остатке слизи 77 % составляют белки, 15 – углеводы и 8 % – неорганические вещества.

Слизь играет очень важную роль в жизни слизней. Основным ее назначением является увлажнение покровов, что особенно важно для поддержания кожи в таком состоянии, чтобы животное могло дышать через нее и одновременно впитывать капельно-жидкую воду. Кроме того, в условиях перегрева и низкой влажности воздуха выделение слизи и связанное с этим процессом испарение воды способствуют временно-му понижению температуры тела. Так, например, показано, что некоторые виды арионов способны при температуре 33,7 °С и влажности воздуха 24 % поддерживать некоторое время температуру тела на уровне 21 °С, т. е. значительно ниже верхней летальной границы.

В жаркое время дня и при засухе многие слизни прячутся в различные укрытия (под камни, в трещины почвы и т. п.), где окружают себя чехлом из вязкой слизи и переживают неблагоприятное время.

При движении вязкий секрет ножной железы, выделяясь у переднего края подошвы, предохраняет ее от трения, создавая «дорожку», по которой движется животное. В свою очередь, жидкая слизь, выделяемая покровами подошвы, способствует скольжению животного по «дорожке».

Также слизь имеет и ряд дополнительных функций. Стекая по поверхности тела, она смывает посторонние твердые частицы, нейтрализует различные раздражающие вещества, смывает споры болезнетворных грибов и микробов. У многих слизней слизь служит успешной защитой от хищников, как в силу своих ядовитых свойств (у некоторых видов), так и из-за вязкости ее, затрудняющей действие нападающего.

Мускулатура. Слагается из кожно-мускульного мешка и системы ретракторов, втягивающих голову и шею внутрь тела. Различают ретракторы глотки, щупалец и особый половой ретрактор (рис. 86).

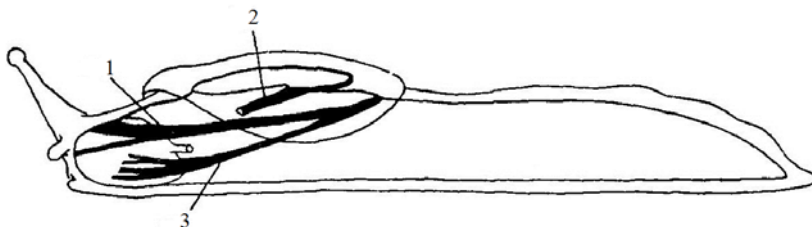


Рис. 86. Схема системы ретракторов тела слизня (правые ретракторы глотки и щупалец не изображены): 1 – левый щупальцевый; 2 – половой ретрактор; 3 – левый глоточный

Раковина. Одно из главных отличий слизней от улиток заключается в отсутствии на поверхности тела раковины. Рудимент ее лежит в особой полости в толще мантии. У слизней рода арион от раковины сохранилось лишь несколько известковых зерен.

Чаще всего раковина имеет вид округло-прямоугольной или неправильно-овальной пластинки, состоящей из двух частей: небольшой гладкой эмбриональной и более крупной дефинитивной.

Легкое и мантийный комплекс органов. Под приросшей к спине задней частью мантии располагается легкое – относительно небольшая полость, служащая для дыхания и открывающаяся наружу дыхательным отверстием – пневмостомом. Гладкая и мускулистая нижняя стенка легкого называется диафрагмой. Поочередное сокращение и расслабление диафрагмы, изменяя объем легочной полости, приводит к засасыванию или выталкиванию воздуха через пневмостом, который, в свою очередь, попеременно то раскрывается, то замыкается.

Большая часть верхней стенки (потолка) легкого покрыта сложной системой крупных и мелких, переплетающихся между собой складок. В толще их залегает сеть кровеносных сосудов, в которых и происходит газообмен, т. е. насыщение крови кислородом. Установлено (Runham, Hunter, 1970), что у легочных улиток легкое обеспечивает около одной трети общей потребности в кислороде. Остальная покрывается за счет кожного дыхания. Так как дыхательная поверхность легкого у слизней относительно меньше, чем у улиток, кожное дыхание у них играет еще более значительную роль.

Кровеносная система. Как и у всех брюхоногих моллюсков, кровеносная система у слизней незамкнутого типа. Она состоит из трех отделов: сердце и артериальная сеть сосудов; система полостей между органами, называемая гемоцелом и состоящая из крупных полостей (синусов) и мелких (лакун); венозная сеть сосудов.

Артериальная сеть начинается короткой аортой, отходящей от желудочка (рис. 87). Аорта распадается сначала на крупные, а затем на более мелкие артерии, заканчивающиеся очень тонкими сосудами, которые иногда называют капиллярами. Стенки артериальных сосудов снабжены кольцевой мускулатурой, которая помогает сердцу проталкивать кровь в органы.

В отличие от артериальной сети полости гемоцеля лишены собственных стенок, так же, как и большинство венозных сосудов, за исключением сосудов легкого и мантии, стенки которых очень тонкие и лишены мускулатуры.

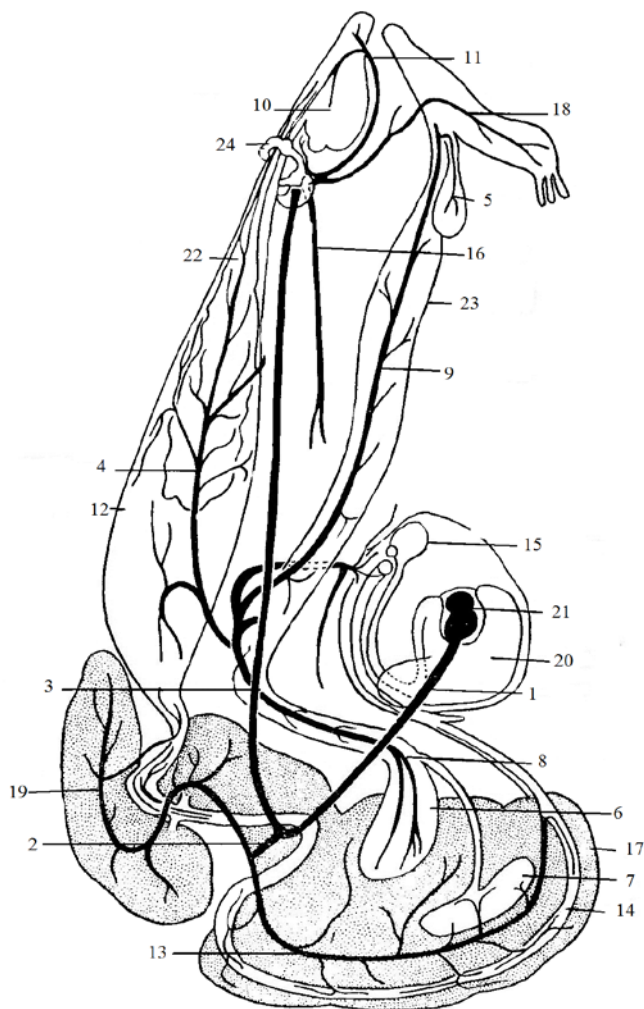


Рис. 87. Артериальная система кровообращения слизия сетчатого: 1 – аорта (главный ствол); 2 – задняя аорта; 3 – передняя аорта; 4 – артерия слюнных желез; 5 – артерия семяприемника; 6 – белковая железа; 7 – гонада; 8 – задняя артерия гениталий; 9 – передняя артерия гениталий; 10 – глотка; 11 – артерия глотки; 12 – зоб; 13 – задняя артерия печени; 14 – кишка; 15 – мочевой пузырь; 16 – артерия ноги; 17 – печень; 18 – артерия пениса; 19 – передняя артерия печени; 20 – почка; 21 – сердце; 22 – слюнные железы; 23 – семяяцевод; 24 – мозг

У слизней сердце пульсирует более интенсивно, чем у улиток. У крупных видов частота биения сердца ниже, чем у мелких. С возрастом сердце также пульсирует медленнее. Кроме сердца и мускульной выстилки артерий в кровообращении слизней большую роль играют движения диафрагмы, глотки и местные сокращения мускулатуры стенок тела.

Дыхательную функцию крови выполняет растворенный в ней белок гемоцианин. Благодаря ему насыщенная кислородом кровь сердца и артерий окрашена в синий цвет, а отработанная венозная кровь бесцветная.

Кровь слизней (гемолимфа) составляет значительную часть массы тела – около 40%. Это объясняется не только теми важными и разносторонними функциями, которые играет кровь в обмене веществ, но и еще двумя особенностями, специфическими только для слизней. Во-первых, в гемолимфе сохраняется резерв свободной воды, необходимой для поддержания водного баланса, способствующего активной жизнедеятельности. Во-вторых, гемолимфа и гемоцель обеспечивают нормальную форму животного и расположение органов внутри тела, т.е. выполняют опорную функцию (гидроскелет). В частности, приток и отток крови способствуют проникновению слизней в узкие убежища, а также втягиванию и выворачиванию половых органов при копуляции и всего переднего конца тела.

Выделительная система. Состоит из почки и мочеточника. Последний нередко открывается наружу через мочевой пузырь. Почка лежит на верхней стенке легочной полости вблизи от ее заднего края. Мочеточник и мочевой пузырь располагаются рядом с прямой кишкой и открываются наружу вблизи пневмостома.

В моче этого животного азот представлен главным образом пуринами, а именно мочевой кислотой и ксантином (около 92 %). Как и у других наземных моллюсков, у слизней в мочеточнике происходит извлечение воды из жидкой мочи и продукты выделения выходят наружу в виде «сухой мочи» (подобно насекомым и птицам). Тем самым достигается (еще одним путем) экономия водных ресурсов, необходимая для всех наземных моллюсков.

Пищеварительная система. Подобно большинству брюхоногих моллюсков, у слизней пищеварительный тракт имеет вид более или менее спирально закрученной петли. Впереди он начинается ртом, ведущим в ротовую или предглоточную полость; за нею следует глотка, в которую открывается пара слюнных желез; от глотки тянется назад узкий пищевод, переходящий в зоб и желудок; в последний открыва-

ются протоки двух долей печени; за желудком начинается кишка, которая, образуя несколько петель и извивов, открывается наружу заднепроходным отверстием, или анусом, лежащим рядом с пневмостомом.

На границе ротовой полости с глоткой располагается хитиноидная челюсть, имеющая форму дуги с острым внешним краем. У видов рода арион снаружи она покрыта поперечными ребрышками, а у остальных растительноядных слизней она гладкая, с тупым выступом на середине внешнего края (рис. 88).

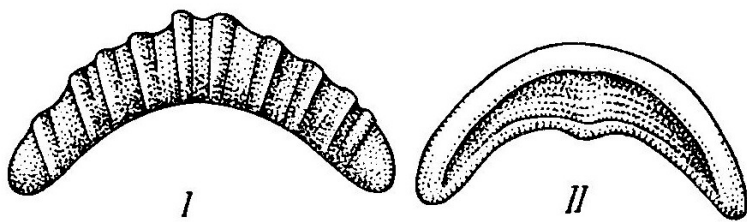


Рис. 88. Основные типы челюсти растительноядных слизней:
I – у арионов; II – у остальных видов

Глотка представляет собой крупный орган с мускулистыми стенками. Системой коротких мускулов она связана с передней и нижней стенками тела. Кроме того, два длинных ретрактора соединяют ее с основной системой ретракторов тела.

В полость глотки снизу выступает крупный язык, покрытый сверху роговой мембраной, на которой располагаются многочисленные ряды мелких хитиноидных зубов.

Эта мембрана и зубы в совокупности образуют терку, или радулу. У растительноядных слизней радула служит для размельчения пищевого объекта путем скобления по его поверхности и подачи частиц пищи внутрь глотки.

Короткий и узкий пищевод соединяет глотку с длинным и вздутым зобом. Здесь пищевые частицы подвергаются дальнейшему размельчению путем перетираания друг о друга и обрабатываются многочисленными ферментами. Сзади к зобу прилегает сравнительно небольшой желудок, в который впадают два протока крупной печени.

У наземных моллюсков печень выполняет несколько функций. Как и в зобе, здесь продолжается переваривание частиц пищи путем обработки их ферментами и всасывание ее стенками специальных клеток. Кроме того, в печени происходит накопление запасов гликогена, каль-

ция и резервной воды. Некоторую роль печень играет в выделении продуктов обмена веществ.

От заднего конца желудка начинается кишка. Почти не меняясь в диаметре, она делает несколько петель и извивов среди других органов; в самом конце, перед входом в легочную полость, она несколько сужается, и этот участок называют прямой кишкой; пройдя через легкое, прямая кишка открывается наружу рядом с пневмостомом.

Форма пищеварительного тракта (кишечника) растительноядных слизней имеет важное значение в систематике и определении этих животных. Здесь можно выделить два основных типа строения кишечника.

1. Двухпетлевый кишечник. Слагается из двух петель, состоящих, в свою очередь, из двух колен: первая образована глоткой, пищеводом, зобом и желудком (1-е колено) и началом средней кишки (2-е колено); вторая слагается из задней части средней кишки (3-е колено) и задней кишки (4-е колено). При переходе первой петли во вторую кишка огибает спереди аорту (хорошо видно при вскрытии). Задняя кишка располагается слева от основания мускула-ретрактора.

Двухпетлевый план строения кишечника наиболее обычен для большинства слизней. Он имеет несколько вариантов. У одних кишка в основном располагается позади сравнительно короткого зоба – виды рода *дероцерас* и др.; у других зоб очень длинный, и кишка полностью располагается над и под ним (виды рода *арион* и др.).

2. Трехпетлевый кишечник. Если у слизней с первым типом кишечника задняя кишка располагается слева от основания мускула-ретрактора тела, то в семействе *лимацид* она огибает его спереди и образует третью петлю, лежащую справа от упомянутого мускула на поверхности внутренностного мешка.

Функция кишки сложная. С одной стороны, здесь продолжается усвоение переваренных элементов пищи, с другой – обезвреживание непереваренных остатков и формирование фекального шнура.

У некоторых видов с двух- и трехпетлевыми типами кишечника задняя кишка имеет ориентированный назад слепозамкнутый выступ, называемый слепой кишкой. Функция этого органа не изучена.

Нервная система. Как у всех легочных моллюсков, нервная система слизней состоит из двух основных отделов: мозга и периферической нервной системы; в некоторых органах (нога, кишечник, гениталии) нервы образуют сложные сети – нервные плексусы. Мозг располагается позади глотки, вокруг пищевода и слагается из пяти парных ганглиев (церебральные, буккальные, педальные, плевральные, парие-

тальные) и одного непарного абдоминального ганглия. Ганглии связаны друг с другом нервными перемычками.

В связи с более высокой активностью по сравнению с улитками мозг слизней отличается большей концентрацией ганглиев и увеличением размеров церебральных ганглиев.

Органы чувств. Так как у слизней вся поверхность тела открыта прямому воздействию внешних факторов, на покровах этих животных имеются многочисленные чувствительные клетки. Особенно много таких клеток на голове, шее и подошве. Однако ведущее значение имеют специальные органы чувств, расположенные на глазных и губных щупальцах.

Каждое щупальце представляет собой полый цилиндрический выступ головы с несколько вздутой вершиной (особенно у глазных щупалец), в который заходит участок головного синуса гемоцеля. Внутри щупальца залегает ветвь мускула-ретрактора тела, которая передним концом срастается с вершиной щупальца. При сокращении этого мускула вершина втягивается, а затем и все щупальце погружается внутрь тела. Другие мускулы, крепящиеся у основания щупальца, управляют движением всего органа. Обратное выворачивание наружу обеспечивается расслаблением мускулатуры и притоком гемолимфы внутрь щупальца. Внутри каждого щупальца залегает нерв, а у глазного щупальца два нерва – обонятельный и зрительный.

В верхнем конце каждого глазного щупальца располагаются глаз и обонятельный ганглий. У слизней обоняние развито лучше, чем у улиток. Так, некоторые виды рода *арион* способны различать запах съедобных грибов на расстоянии 120 см и более. Губные щупальца также способны различать запахи, но на значительно меньшем расстоянии.

Глаза слизней представляют собой полые овальные пузырьки. Передняя стенка глаза прозрачная, а задняя (ретины) состоит из многочисленных пигментных клеток, среди которых регулярно расположены светочувствительные клетки. Последние заканчиваются нейрофибриллами, которые, сливаясь друг с другом, образуют зрительный нерв. В отличие от улиток, слизи кроме основной обладают еще дополнительной ретиной, располагающейся в передней части глаза и служащей для восприятия инфракрасного участка спектра (Newell, 1968). В центре глаза находится хрусталик.

Как строение глаз, так и опыты по влиянию света на поведение слизней показывают, что эти животные не способны различать детали предметов и их глаза рассчитаны на определение интенсивности освещения.

В губных щупальцах также имеются органы обоняния. Кроме того, на их поверхности располагаются сенсорные клетки, выполняющие роль органов вкуса. Ту же роль выполняют и ротовые лопасти, однако главным их назначением является осязание, особенно поверхности пищевого объекта.

Важным органом чувств являютсястатоцисты. Это парные сферические образования, лежащие на верхней стороне педальных ганглиев. Они служат органами равновесия и обеспечивают ориентацию животного, особенно при движении по наклонной поверхности и при закручивании тела спиралью.

Половая система. Как и все легочные моллюски, слизни являются гермафродитными животными: половая железа (гонада) продуцирует как спермин, так и яйцеклетки. Обычно спермин формируется раньше. Соответственно половой аппарат складывается из мужских и женских половых путей и органов. Их строение отличается значительным разнообразием и нередко имеет большое значение при определении данных моллюсков.

4.3. Биология слизней

4.3.1. Копуляция слизней

У большинства слизней копуляция обычно происходит ночью или в сумерки, реже в сырые пасмурные дни. Ей предшествует серия поведенческих реакций, называемых брачными играми или танцами. Продолжительность как брачных игр, так и копуляции различна у разных видов. В общей сложности они могут занимать от трех минут до суток.

Брачным играм предшествует поиск готового к копуляции партнера. При этом важную роль играет обоняние и слизь, которую оставляет после себя животное, так как замечено, что при попадании на след партнера слизень неоднократно задерживается, чтобы съесть оставшуюся после него слизь. У арионов в этом отношении особенно важную роль играет хвостовая железа, которая к началу размножения сильно вспухает и начинает выделять крупные капли густой слизи. По-видимому, слизь содержит какие-то вещества, сигнализирующие о готовности к копуляции и вызывающие определенные реакции у партнера.

После встречи начинаются брачные танцы. В наиболее полном виде они состоят из трех фаз: преследование, кружение и соединение. По-видимому, одной из главных задач брачных танцев является син-

хронизация определенных физиологических процессов у партнеров. В это время сперма обильно поступает в семяяйцевод и семяпровод и простата обогащает ее своим секретом, а у видов, размножающихся с помощью сперматофоров, в эпифаллусе заканчивается их формирование. Выворачивание копулятивных органов начинается уже в конце брачных танцев и обычно идет синхронно у обоих партнеров. В течение всех фаз брачных танцев происходит взаимное ощупывание партнеров с помощью щупалец и поедание слизи как с поверхности тела, так и с субстрата. После окончания преследования слизи серповидно изгибаются, так что их половые отверстия прижимаются друг к другу, и в таком положении они начинают кружиться. В это время они выделяют большое количество слизи, густо покрывающей площадку, на которой происходит копуляция. К концу кружения, а у некоторых видов и раньше, начинается выворачивание атриумов и penisов и набухание стимуляторов (если они имеются). При этом партнеры все время ощупывают друг друга вывернутыми участками гениталий; особенно активны стимуляторы и другие придатки penisа и атриума.

Затем кружение прекращается, слизи плотно прижимаются друг к другу копуляционными органами и сильно сжимают тела. При этом происходит выталкивание и передача спермы либо в виде желеобразных капель, либо внутри сперматофоров. В обоих случаях сперма подается внутрь семяприемника, щелевидный вход в который нередко заметен снаружи. После завершения копуляции и разъединения партнеров некоторые слизи съедают слизь, оставшуюся на месте копуляции.

Описанный ход брачных игр и копуляции с некоторыми вариациями обычен для многих видов слизней. В частности, так идет копуляция у арионов и дероцерасов.

Большинство видов совершают брачные игры и копуляцию на горизонтальных поверхностях: на почве, верхней стороне камней и т.п. и значительно реже – на наклонных поверхностях, например на стволах деревьев. Совсем иначе ведут себя слизень большой (*Limax maximus*), слизень черный (*Limax cinereoniger*) и некоторые другие виды того же рода. Они копулируют в подвешенном состоянии над землей, прицепившись к веткам деревьев или к нижней стороне нависающих над землей скал, к потолкам гротов и т.п.

При встрече эти слизи также ощупывают и облизывают друг друга. Затем они сплетаются телами и, одновременно приклеиваясь с помощью слизи к ветке или камню задними концами, повисают в воздухе вниз головами. У слизи большого партнеры повисают на слизистом

шнуре длиной 15–45 см. Сплетаясь, они постепенно выворачивают пенисы, которые, в свою очередь, переплетаются, но в обратном направлении, чем туловища.

Нередко в поведении партнеров наблюдаются некоторые различия в активности. Так, у слизня большого один копулянт более активен и в этом отношении напоминает самца: он начинает преследование, а после завершения копуляции съедает слизистую нить; другой менее активен: он следует за первым на дерево или стену и сразу уходит после обмена спермой (Langlois, 1963).

4.3.2. Оплодотворение и формирование яиц

Когда после копуляции сперма попадает в семяприемник партнера, она освобождается от слизи или оболочки сперматофора.

По-видимому, значительная часть спермы партнера активно проникает из семяприемника по семяйцеводу в квадрий, где и происходит перекрестное оплодотворение. Экспериментально показано, что чужая сперма, еще находясь в семяприемнике, стимулирует овогенез и овуляцию (поступление зрелых яйцеклеток в квадрий). После оплодотворения неиспользованная чужая сперма растворяется секретом стенок семяприемника, а также, вероятно, и квадрии.

Время, проходящее между копуляцией, оплодотворением яйцеклетки и откладкой яиц, различно у разных групп слизней: так, у сетчатого слизня на это требуется 8–10 дней, а у некоторых арионов – несколько недель.

После оплодотворения, еще в квадрии, каждую зиготу окружает слой питательного белка – продукта выделения белковой железы, образующего основную массу будущего яйца. В дальнейшем, продвигаясь вперед по женскому каналу семяйцевода, окруженная белком зигота последовательно одевается внутренней студневидной и внешней оболочками. На границе между белком и внутренней оболочкой возникает перивителлиновая мембрана. Внутренняя оболочка состоит из мукополисахаридов и небольшого количества кальция, а внешняя – из полисахаридов, протеина и кальция (Carrick, 1938; Bayne, 1968; Kosińska, 1980).

У большинства слизней яйца прозрачные, но у некоторых арионов внешний слой их заполнен кристаллами углекислой извести, что делает яйца непрозрачными.

Откладка яиц. Обычно размножение и откладка яиц более или менее приурочены к определенным сезонам года, но нередко аномаль-

ные погодные условия могут изменить сроки. Слизни откладывают яйца в щели почвы, у подножия травянистых растений, под камни и другие предметы, лежащие на земле, где имеется достаточная влажность. Нередко перед откладкой яиц в почву слизни расширяют изbranную ямку или щель. Чаще всего каждый слизень откладывает яйца порциями (кладками), и не в одно место, а в несколько расположенных по соседству. Число яиц в каждой кладке, по-видимому, сильно варьирует в зависимости от возраста, питания, физиологического состояния слизня и погодных условий. Однако общее число яиц более или менее постоянно. Так, слизень сетчатый в среднем откладывает за сезон до 500 яиц (Carrick, 1938; Kosińska, 1980), слизень желтоватый и арион бурый – до 340 (Künkel, 1916).

Постэмбриогенез и рост. Даже из яиц одной кладки слизни вылупляются не одновременно. Уже на этой стадии они заметно различаются по размерам и дальнейший рост также идет неравномерно.

В постэмбриогенезе рост слизней складывается из следующих фаз: инфантильная, ювенильная, взрослая и старческая. Эти фазы характеризуются темпом роста тела (вес, размеры) и состоянием гениталий.

Инфантильная фаза отличается высоким темпом роста животного, зачаточными гонадой и половым трактом; только семьяйцевод начинает дифференцировку. С наступлением ювенильной фазы темп роста падает, а гонада начинает интенсивно увеличиваться в размерах и дифференцироваться на отдельные доли: к концу фазы масса ее достигает максимума. Внутри гонады идет интенсивный сперматогенез (сперматоциты превращаются в сперматиды). Кроме того, происходит дифференциация белковой железы, а к середине фазы заканчивается формирование семьяйцевода.

Наступление взрослой фазы знаменуется остановкой роста тела. При этом завершается формирование всех органов полового тракта. В начале этой фазы оканчивается сперматогенез и гонада вместе с ее протоками заполняется зрелыми спермиями. Вслед за этим начинается овогенез, а масса гонады и ее размеры уменьшаются. Завершается созревание белковой железы, которая к началу этой фазы начинает функционировать. Простата, начавшая выделять секрет еще в ювенильной фазе, заканчивает этот процесс к середине взрослой фазы, когда начинается развитие желез женского канала семьяйцевода. К концу взрослой фазы приурочены копуляция и откладка яиц.

У однолетних слизней (виды родов арион и дероцерас) вслед за взрослой фазой наступает фаза старения. Нередко она очень короткая и заканчивается смертью животного. Лишь при благоприятных усло-

виях, особенно в лабораториях, эта фаза может растянуться и даже сопровождаться ростом тела животного.

У многолетних слизней после периода покоя гонада вновь повторяет свой цикл (Abeloos, 1943, 1945).

Описанная связь между ростом и репродуктивным циклом может несколько варьировать у разных групп слизней, причем расхождения связаны с особенностями физиологии. Это заметно, если сравнить арионов с дероцерасами. Если у первых мужская и женская функции гениталий четко разграничены во времени, то у вторых они частично совпадают или перекрывают друг друга во взрослой фазе. Именно в силу того, что арионам требуется больше времени на завершение репродуктивного цикла, они дают только одно поколение в вегетационный сезон, а при неблагоприятных условиях размножение переносится на весну следующего года. Слизень сетчатый и слизень Штурания, напротив, при благоприятных условиях способны давать в год до 2–3 генераций, которые повторяют жизненный цикл, каждый раз завершая его размножением, откладкой яиц и смертью родительских особей.

4.3.3. Жизненный цикл слизней

Широкий круг вопросов, связанных с фенологией роста и размножения многих слизней, пока еще недостаточно изучен или полностью неизвестен.

По основным особенностям жизненного цикла и длительности жизни слизней можно разделить на однолетние и многолетние виды. Однолетние живут 3–5 либо 12–18 мес и имеют только один период размножения. Отложив яйца, взрослые слизи гибнут. Многолетние живут 2,5–3 года и имеют два периода размножения; после второго, отложив яйца, животные также вскоре умирают.

Среди однолетних слизней наблюдается несколько типов жизненных циклов.

1. Циклы дероцерасов. Эти слизи живут около 5 мес. Благодаря этому генерации, начавшие свою жизнь весной, успевают закончить цикл за один вегетационный сезон. При благоприятных климатических и погодных условиях и хорошем питании эти виды могут дать вторую и третью генерации, жизненные циклы которых заканчиваются нередко уже в следующем вегетационном сезоне. Наглядным примером такого типа жизненного цикла служит слизень сетчатый.

Короткий жизненный цикл дероцерасов тесно связан с некоторыми особенностями физиологии этих животных. Они отличаются высоким темпом роста и более ранним, чем у других слизней, наступлением зрелости, в частности, более ранним началом овогенеза. Благодаря этому между копуляцией, оплодотворением и откладкой яиц проходит значительно меньше времени, чем у других слизней (например, арионов). Кроме того, у дероцерасов эмбриональное развитие идет значительно быстрее, чем у других видов. Так, у слизня сетчатого при влажности около 100 % и температуре воздуха 15 °С молодь вылупляется из яиц на 11–13-й день после яйцекладки.

2. Циклы слизней из рода арион. Эти виды живут 12–18 мес. Чаще всего, а в европейской части СССР всегда, жизненный цикл, начавшись с вылупления из яиц осенью, через полтора года заканчивается размножением и откладкой яиц. Поэтому обычно зимуют как молодые, так и почти взрослые слизни. Только в таких странах, как Франция и Англия, при благоприятных погодных условиях (в частности, при безморозной зиме) и хорошем питании в отдельных популяциях эти слизни завершают жизненный цикл за 12 мес, начав его осенью и закончив откладкой яиц осенью следующего года. Но и в этих странах 1,5-летний жизненный цикл достаточно обычен.

Столь растянутый во времени жизненный цикл этих животных в первую очередь связан с темпом роста и развития половой системы. У арионов темп роста значительно ниже, чем у дероцерасов, и зрелость наступает позднее. Кроме того, овогенез заметно отстает от сперматогенеза, а поэтому откладка яиц начинается позднее и сильно растянута во времени. Следует учесть, что и эмбриональное развитие у арионов занимает около месяца, что значительно длиннее, чем у дероцерасов.

У многолетних слизней (большого и черного) эмбриональное развитие длится минимум 18–21 день. Вылупление из яиц происходит осенью. В первый год жизни эти животные только растут, но не размножаются. Первая копуляция обычно происходит в июне – июле второго года жизни, на 21–22-й мес после вылупления. Вторая копуляция происходит на третьем году жизни, обычно в мае – июне. Откладка яиц растягивается до двух месяцев. Продолжительность жизни обоих видов около трех лет.

Жизненный цикл слизня желтоватого отличается более ранним наступлением половозрелости – первая копуляция и откладка яиц отмечены в конце первого года жизни. В отношении дальнейшего размножения этого слизня мнения расходятся. Кюнкель считает, что размножение происходит еще два раза – на втором и третьем годах жиз-

ни. Фрёмминг с ним не согласен и утверждает, что слизень с небольшими перерывами откладывает яйца почти до самой гибели. Он объясняет это тем, что данный вид живет в подпольях и подвалах различных строений и на его половой цикл не влияют ни изменения погоды, ни сезоны года. Оба автора единомышленны, что слизень живет 2,5–3 года.

4.3.4. Питание слизней

подавляющее большинство слизней – растительноядные полифаги с большей или меньшей склонностью к сапро-и копрофагии или к микофагии. Основой питания этих животных служат листья, стебли, плоды, луковицы, корнеплоды и подземные клубни, зерна многих диких и культурных растений.

Ассортимент растений, используемых слизнями в пищу, очень широк, причем они поедают растения как в свежем виде, так и в различных фазах гниения. Обычно отдается предпочтение сравнительно сочным и мягким частям растений – листовая паренхима, мякоть сочных плодов и клубней; слизи избегают участков с жесткими покровами или с крупными сосудисто-волокнистыми пучками.

Выбор пищи зависит от того, что имеется в непосредственной близости от убежищ, в которых скрываются слизи на дневное время, а также от их возраста – взрослые слизи охотнее поедают более грубую пищу, чем молодые, что, вероятно, связано с тем, что глотка их имеет более мощную мускулатуру и радулу.

Только что вылупившиеся слизи вначале питаются остатками своих же яиц и невылупившимися яйцами из той же кладки, а затем переходят к питанию гумусом и разлагающимися остатками растений. Лишь с возрастом свежий растительный корм занимает все большее место в их рационе.

Даже у такого в основном растительноядного животного, как слизень сетчатый, в питании заметное место занимает животный белок, в первую очередь различные тли и мелкие двукрылые. Еще большую долю продукты животного происхождения занимают у некоторых арионов. С другой стороны, такие лесные виды, как арион бурый и слизень черный, не являясь чистыми микофагами, охотно поедают шляпочные грибы и лишайники.

В связи с тем что активность слизней чаще всего приходится на ночь и сумерки, они в основном и питаются в это время. Наибольшая прожорливость слизней совпадает с периодом интенсивного роста перед размножением и резко снижается к началу копуляции и в период яйцекладки. В это время слизи почти не питаются.

Количество потребляемой пищи тесно связано также с температурой и влажностью. При влажности воздуха 90–100 % у слизня сетчатого наибольшая прожорливость наблюдается при температуре 17–19 °С и суточная прибавка массы тела в среднем составляет 22,7 мг. При 24–25 °С потребление пищи сокращается в три раза. Характерно, что при столь высоком уровне усвоения пищи на рост идет только 27% ассимилированной энергии. Последнее связано с тем, что слизни затрачивают много энергии на движение и регулирование водного баланса.

4.4. Систематика моллюсков

По поводу количества классов моллюсков существуют различные мнения. Наиболее популярна классификация, согласно которой современные моллюски подразделяются на 8 классов. Имеется также 2 общепризнанных класса ископаемых моллюсков. Классы ямкохвостых (Caudofoveata) и бороздчатобрюхих (Solenogastres) в некоторых старых работах объединяются в один класс беспанцирных моллюсков (Aplousophora), хотя, скорее всего, эти классы не являются близкими родственниками.

В русскоязычной литературе принято выделять два подтипа типа Моллюски: подтип боконервных (Amphineura), объединяющий панцирных и беспанцирных моллюсков, и раковинных (Conchifera), включающий все остальные современные классы (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика классов типа Моллюски

Название класса	Описание
Ямкохвостые, или каудоfoвеаты (Caudofoveata)	Обитают в толще рыхлого морского осадка, где занимают экологическую нишу избирательных детритофагов или хищников. Длина тела обычно 1–15 мм, некоторые особи достигают 30 мм
Бороздчатобрюхие (Solenogastres)	Морские моллюски, обитающие в основном на колониях гидроидных и коралловых полипов, по которым они ползают, изгибая червеобразное тело. В связи с узкой специализацией на колониях полипов у большей части редуцируются мантийная полость, жабры, частично нога; развиты защитный кутикулярный покров, кожно-мускульный мешок, специализированная радула
Панцирные, или хитоны (Polyplacophora)	Морские медленно ползающие животные, питаются, соскабливая водоросли с твердого субстрата, к которому присасываются подошвой ноги. Встречаются немногочисленные хищные формы. На спинной стороне имеется панцирь из 8 пластинок; в случае опасности могут сворачиваться в шар, подобно ежу, выставив пластинки наружу. В мантийной полости много пар жабр. Нога оснащена подошвой

Название класса	Описание
Моноплакофоры (Monoplacophora)	Один из наиболее примитивных классов, обладающий архаичными чертами – сохранением обширных целомических полостей, метамерией в строении некоторых систем органов, примитивной нервной системой
Двустворчатые, или пластинчатожаберные (Bivalvia)	Наиболее характерные особенности строения – наличие раковины из двух створок, расположенных по бокам тела, и редукция головы и всех связанных с нею образований, включая радулу. Складки мантии подавляющего большинства двустворчатых моллюсков образуют на заднем конце тела вводной и выводной сифоны, с помощью которых создается ток воды в мантийной полости
Лопатоногие, или ладье- ногие (Scaphopoda)	Длина тела от 1,5 мм до 15 см. Тело двусторонне-симметричное, заключено в трубчатую раковину, напоминающую изогнутый клык или бивень слона. Нога (у некоторых видов редуцирована) обычно снабжена придатками в виде пары боковых лопастей либо зубчатого диска и приспособлена к рытью в грунте. На голове расположены рот и многочисленные нитевидные придатки (каптакулы), служащие для поиска и захвата пищи. Глотка с челюстью и радулой (5 зубов в каждом сегменте). Жабры редуцированы, глаз нет. Кровеносная система лакунарного типа, циркуляция крови происходит благодаря сокращениям ноги
Брюхоногие, или га- строподы (Gastropoda)	Самый многочисленный класс в составе типа Mollusca, который включает около 100 тыс. видов, в России – 1620 видов. Основной признак брюхоногих моллюсков – торсия, т. е. поворот внутренностного мешка на 180°. Кроме того, для большинства гастропод характерно наличие турбоспиральной раковины
Головоногие (Cephalopoda)	Осьминоги, кальмары, каракатицы, адский вампир. Класс моллюсков, характеризующийся двусторонней симметрией и 8, 10 или большим количеством щупалец вокруг головы, развившихся из ноги. У представителей подкласса Coleoidea, или Двужаберные, раковина редуцирована или полностью отсутствует, тогда как у представителей Nautiloidea внешняя раковина остается. Головоногие, по сравнению с другими беспозвоночными, имеют наиболее совершенную кровеносную систему и наиболее развитую нервную систему. Описано приблизительно 800 современных видов (и около 11 тыс. ископаемых), в России – 70 видов
†Rostroconchia	Ископаемые морские моллюски. Возможные предки двустворчатых
†Helcionelloida	Ископаемые морские улиткообразные моллюски. Наиболее известный представитель – Latouchella

Около 80 % видов моллюсков относят к классу брюхоногих, еще около 19 % – к классу двусторчатых и лишь около 1 % современных видов – к остальным классам.

Как уже отмечалось выше, основными вредителями сельскохозяйственных культур из класса брюхоногих являются слизни – представители отряда стебельчатоглазых улиток (Stylommatophora). Всего на европейской части бывшего СССР встречается 16 видов слизней из которых 10 видов в большей или меньшей степени являются вредителями. Остальные в силу местообитания (лес) и характера питания (питаются в основном шляпочными грибами и лишайниками) являются безвредными. Данные слизни входят в состав следующих семейств: Ариониды – Arionidae (арион бурый – *Arion subfuscus*, арион полосатый – *Arion fasciatus*, арион окаймленный – *Arion circumscriptus*, арион лесной – *Arion silvaticus*), Агриолимациды – Agriolimacidae (слизень сетчатый – *Deroceras reticulatum*, слизень полевой, или пашенный, – *Deroceras agreste*, слизень гладкий, или проворный, – *Deroceras laeve*, слизень Штурания – *Deroceras sturanyi*), Бётгериллиды – Boettgerillidae (бётгерилла светлая – *Boettgerilla pallens*), Лимакиды – Limacidae (слизень черный – *Limax cinereoniger*, слизень большой – *Limax maximus*, слизень желтоватый – *Limax flavus*, слизень крапчатый – *Limax maculatus*, малаколимакс нежный – *Malacolimax tenellus*, леманния каемчатая – *Lehmannia marginata*, леманния валенсийская – *Lehmannia valentiana*).

5. ХАРАКТЕРИСТИКА ВРЕДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Вредные грызуны относятся к двум отрядам класса млекопитающих (Mammalia) – грызунов и зайцеобразных. При этом наибольший вред сельскохозяйственному производству наносят грызуны, которых насчитывается более 1500 видов. Отряд отличается не только видовым разнообразием и множеством адаптивных форм, но и высокой численностью отдельных видов.

Грызуны – в основном мелкие животные массой от одного-двух десятков до нескольких сотен граммов. Крупные виды немногочисленны. Наибольшая масса достигает 50 кг (американская капибара). Самыми крупными грызунами нашей фауны являются бобры и дикобразы, масса которых не превышает 30 кг.

Грызуны существенно отличаются друг от друга по образу жизни, местообитанию, строению тела, характеру питания, типу размножения. Они обитают на всех континентах, занимая все стации, кроме морей.

Живут на деревьях или на земле, часто ведут подземный образ жизни. Немало полуводных форм, жизнедеятельность которых связана с водоемами. Грызуны заселили все материки, за исключением Антарктиды, где лишь на некоторых островах встречаются завезенные человеком серые крысы.

Грызуны – растительноядные животные. У многих видов в рацион случайно или постоянно включается и животная пища. Поедают наряду с растениями личинки насекомых, мелких беспозвоночных, яйца птиц, иногда птенцов и трупы животных. У такого синантропного вида, как серая крыса, животные корма занимают значительное место в питании, вплоть до того, что она может существовать, питаясь исключительно мясом.

Грызуны различаются по характеру потребляемой ими растительной пищи. Многие виды поедают зеленые части растений, которые служат им также источником воды. Для других необходима более калорийная пища, и основу их рациона составляют семена. При отсутствии тех или иных необходимых виду кормов они достаточно легко переходят на другой тип питания, например в зимнее время обгрызают кору деревьев. Это свойство грызунов делает их весьма опасными вредителями.

Важной биологической особенностью грызунов является их феноменальная плодовитость. Так, значительная группа видов серых полевков и некоторых хомячков отличается самой высокой в классе млекопитающих плодовитостью. Наряду с круглогодично размножающимися полевыми есть виды, дающие лишь один выводок в год (сурки, суслики, дикобразы).

Серые полевки, лемминги и некоторые другие виды при благоприятных условиях могут размножаться круглый год. Так, обыкновенная полевка и ряд близких видов рода *Microtus* могут приносить выводки через каждые 20 дней, что обеспечивается спариванием и соответственно наступлением новой беременности в день родов. У них же наблюдается и самая ранняя половозрелость молодых зверьков – в 30–45 дней. По характеру развития подавляющее число видов относится к незрелорождающимся: родившиеся детеныши слепые, с закрытыми ушными отверстиями, без волосяного покрова. Они не способны поддерживать температуру тела и полностью зависят от родительской заботы. Однако встречаются и отдельные зрелорождающиеся формы.

Для видов с высокой частотой выводков характерна неустойчивая численность: годы их исключительного обилия (массовые размножения) сменяются годами почти поголовного вымирания, на единице

площади плотность грызунов может колебаться в смежные годы в десятки тысяч раз. Поэтому прогноз численности грызунов имеет важнейшее хозяйственное значение.

У грызунов хорошо развиты слух и обоняние, многие виды различают не слышимые человеком ультразвуки, которые они используют в качестве внутривидовой информации. Особенно сложным поведением характеризуются виды, ведущие групповой, колониальный образ жизни. В последние годы изучению поведения грызунов уделяется большое внимание. Получение новой информации позволяет совершенствовать методы борьбы с этими серьезными вредителями сельского хозяйства и переносчиками многих тяжелых инфекционных заболеваний человека.

Грызуны наносят существенный вред, как пищевые конкуренты человека и домашних животных. Они повреждают сельскохозяйственные культуры в период вегетации и созревания урожая, а также высеянные семена и собранные кормовые запасы.

Наиболее вредоносны в нашей стране мышевидные грызуны (полевки, мыши). В плодовых садах зимой некоторые виды грызунов и зайцеобразных обгрызают кору деревьев, нанося значительный урон молодым саженцам. При численности 300 нор/га обыкновенной полевки на полях люцерны уничтожается до 32 % растительности.

В постройках человека обитают синантропные виды грызунов. Первое место среди них занимает серая крыса. В настоящее время проблема высокой численности серой крысы является одной из важнейших. По данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (ФАО), в мире обитает 7 млрд. крыс. Строительство крысонепроницаемых зданий, поддержание санитарного порядка, систематические истребительные мероприятия позволяют удерживать рост численности грызунов в определенных границах. Наибольшая численность крыс в странах Азии, на Тихоокеанских островах, а в последние десятилетия – в Северной Африке. Крысы всеядны и в определенной мере хищны. Для питания им необходимы высококалорийные корма: зерно, зерновые и животные продукты. В свинарниках они нередко обгрызают хвосты пороссятам, на птичниках уничтожают яйца и цыплят.

Грызуны являются носителями многих крайне опасных для человека инфекционных заболеваний, в частности чумы. От больных грызунов (особенно серых и черных крыс) заражаются обитающие на них блохи, которые после гибели хозяина переселяются на человека и инфицируют его. В настоящее время во всех странах существует раз-

ветвленная противочумная система, сотрудники которой проводят систематический отлов и микробиологический анализ грызунов. Кроме крыс носителями чумной инфекции являются сурки, тушканчики, песчанки и другие виды.

Рыжие полевки издавна считаются переносчиками тяжелого инфекционного заболевания лептоспироза (геморрагическая септицемия). В Германии его называли «болезнью красных мышей». В последние годы в носительство возбудителя все чаще включается серая крыса. В отдельных районах до 20–25 % крыс являются носителями этой болезни.

Распространенным заболеванием человека и грызунов является туляремия, передающаяся человеку через клещей и комаров. Пастереллез также является широко распространенным заболеванием грызунов, которое может поражать и домашний скот. Грызуны могут быть и переносчиками бешенства.

В то же время грызуны могут приносить и определенную пользу. Так, многие виды обладают более или менее ценным мехом и являются объектами пушного промысла. В первую очередь к ним относятся бобры. Бобры дают очень ценный прочный мех, пух идет на изготовление наиболее качественного сорта фетра, а выделения особых желез используют как сырье для парфюмерного производства.

Эти животные предпочитают селиться на небольших, медленно текущих речках или лесных озерах, где роют норы в крутых берегах. На речках с низкими берегами делают плотины и хатки, в которых живет пара бобров со своим потомством.

Грызуны, благодаря мелким размерам, неприхотливости, высокой плодовитости, позволяющей получать обильный экспериментальный материал, являются незаменимыми лабораторными животными.

5.1. Морфология, анатомия и физиология грызунов

В пределах одной возрастной и половой группы каждый вид или популяция имеют определенный диапазон морфологических и физиологических показателей: массы и длины тела, относительной величины внутренних органов, уровня обмена веществ, состава крови и др. Всякие отклонения условий жизни от средних величин, влияние различных внешних факторов вызывают заметные сдвиги указанных параметров, получивших название морфофизиологических индикаторов (С. С. Шварц и др., 1968). В целом эти индикаторы отражают общее

физиологическое состояние организма, обусловленное внешними и внутренними факторами.

Изучение морфофизиологических индикаторов дает наиболее объективное представление об общем состоянии животного и соответствии условий жизни его потребностям. При морфофизиологическом анализе масса органов рассматривается не в абсолютных показателях, а по отношению к массе тела, в индексах, выраженных в процентах. В массе тела суммарно отражается уровень биохимических и физиологических процессов, являющихся основой жизнедеятельности организма. Поэтому масса тела – наиболее удобный и объективный показатель состояния организма, своего рода эталон для выражения морфологических и физиологических индексов (потребления кислорода, воды и корма, теплопродукции, массы внутренних органов).

Пищеварительная система. Тип питания животного наиболее полно отражен в строении *системы зубов*. Она настолько стабильна, что служит основой классификации млекопитающих. На рис. 89 при-

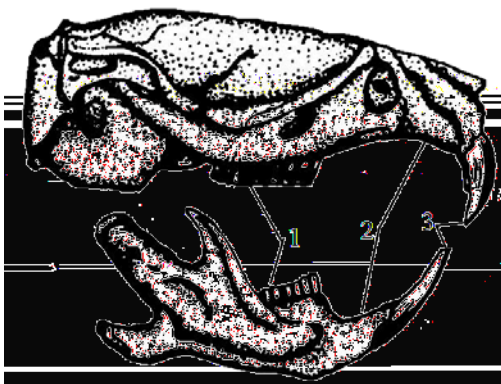


Рис.89. Череп серой крысы (вид сбоку):
1 – коренные зубы; 2 – диастема; 3 – резцы

ведено строение черепа серой крысы (вид сбоку). Для всех грызунов характерно наличие в верхней и нижней челюстях лишь по одной паре резцов. Они не имеют корней, растут всю жизнь и служат для добывания корма, рытья нор, защиты и нападения. Резцы, постоянно стачиваясь в процессе жизнедеятельности, сохраняют всегда заостренную форму, так как

слой эмали покрывает лишь их наружную сторону, а внутренняя состоит из более мягкого дентина и скорее стирается. Между резцами и рядом коренных или щечных зубов имеется беззубый промежуток, так как клыки у всех грызунов отсутствуют. Он называется диастемой и особенно хорошо выражен у грызунов, ведущих подземный или водный образ жизни. У этих грызунов верхняя и нижняя губы смыкаются за резцами и ротовая полость оказывается защищенной от попадания

земли или воды. Число коренных зубов, а также их строение различны в разных семействах и являются систематическим признаком.

Так как у грызунов, как и у всех позвоночных, тело симметрично, на каждой половине челюсти имеется одинаковое количество зубов. Поэтому зубная формула приводится только для одной половины. В числителе – число зубов в половине верхней челюсти, в знаменателе – нижней. При этом резцы обозначают буквой *I*, предкоренные зубы – буквой *P*, а коренные – буквой *M*.

В общем виде зубная формула грызунов имеет следующий вид:

$$\frac{I^x P^x M^x}{I^x P^x M^x}.$$

Коренные зубы различаются не только числом, но и строением. Бугорчатая поверхность коренных зубов мышеобразных служит для раздавливания твердых семян, являющихся для них основным кормом, а плоская поверхность коренных зубов полевок хорошо приспособлена для перетирания жесткой травянистой растительности. Грызуны очень тщательно перетирают во рту пищу, так что в желудок она попадает уже в измельченном виде.

Желудок у грызунов простой, образован слизистой, мускульной и

серозной оболочками с выходом в двенадцатиперстную кишку (рис. 90). В двенадцатиперстную кишку открываются протоки печени и поджелудочной железы. В ней завершается процесс переваривания пищи, далее она переходит в тонкую кишку. Последняя служит основным местом всасывания расщепленных пищевых продуктов и достигает довольно большой длины – у крыс она превышает длину тела в 5–9 раз (индекс кишечника 500–

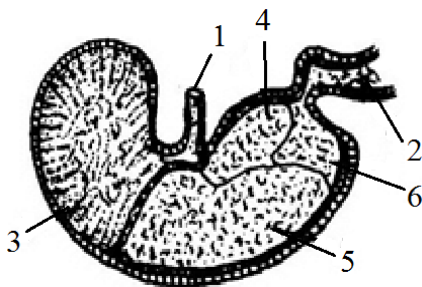


Рис. 90. Строение желудка грызуна (по П. П. Гамбаряну, Н. М. Дукельской, 1955):
1 – пищевод; 2 – двенадцатиперстная кишка;
3 – пищеводный отдел; 4 – кардиальная часть;
5 – дно; 6 – пилорическая часть

900 %). Относительная длина кишечника у грызунов, как и у других млекопитающих, зависит непосредственно от характера питания. Чем

калорийнее корм, тем короче кишечник. Если у ежа, питающегося в основном животной пищей, индекс кишечника 227 %, то у лесной мыши – 520, малого суслика – 635 %. Даже в пределах одного вида индекс кишечника может колебаться в широких пределах в зависимости от используемого корма.

Домовые мыши, выросшие на растительной пище, имеют индекс кишечника 536 %, на мясном рационе – 413 %. У молодых грызунов в подсосный период, когда они питаются только молоком матери, относительная длина кишечника равна 350–355 %. После прозревания и перехода на растительный корм она увеличивается в 3,4–3,7 раза.

В зависимости от пищевой специализации наблюдаются значительные видовые различия в развитии слепой кишки. У видов, основу питания которых составляют зеленые части растений, она очень хорошо развита и служит своего рода бродильным чаном, в котором бактерии расщепляют клетчатку. У зерноядных видов слепая кишка невелика, а у сонь вообще отсутствует.

Печень – самая крупная пищеварительная железа со сложной функцией. Ее относительная масса у грызунов может колебаться от 4 до 10 %. В печени вырабатывается желчь, способствующая пищеварению, идет синтез белков (альбуминов, глобулинов и т. д.) из поступающих с кровью аминокислот, синтез гликогена. В печени же происходит дезинтоксикация ядовитых для организма веществ. Это важный кроветворный орган.

При изучении морфофизиологического состояния грызунов индекс печени имеет очень большое значение. Масса печени легко изменяется за счет накопления или расходования углеводов и жира. При кратковременных неблагоприятных условиях используются главным образом запасы гликогена. Так как их относительно немного, они расходуются в короткий срок. При длительном угнетении, особенно голодании, расходуются запасы жира. Печень может терять до 53–60 % первоначальной массы. Немаловажное значение имеет и структура печени. Печень нормального здорового грызуна блестящая, темно-красная, без каких-либо включений. Светлая «глинистая» печень или точечные темные вкрапления на светлом фоне свидетельствуют о глубоких нарушениях ее функции.

У полевок и мышей, по данным С. С. Шварца и др. (1968), печень самок крупнее, чем самцов, что объясняется необходимостью повышенных запасов питательных веществ для вынашивания и выкармливания потомства. Характерно, что у молодых грызунов из больших

выводков, где эмбриональное питание было недостаточным, печень всегда меньше, чем у детенышей этого же вида, но родившихся в больших выводках.

Чем меньше животное, тем больше относительная поверхность тела, с которой происходит теплоотдача. Для восполнения уходящего из организма тепла и поддержания постоянной температуры необходим высокий уровень обмена веществ. Температура тела мелких грызунов составляет от 32 до 36 °С и зависит от температуры среды. Потери тепла и интенсивный обмен веществ компенсируются большим потреблением корма, создающим энергетическую базу для поддержания гомеостазиса. Поэтому у мелких грызунов четко выражена зависимость объемов потребления пищи от температуры окружающей среды. Так, например, обыкновенные полевки при температуре –9 °С, получая в изобилии зерновой корм, могут прожить три и более дней. В таких же условиях, но питаясь только корнеплодами (без зерна), они погибают в первые сутки. При положительных температурах среды полевки не только выживают, но и успешно размножаются, питаясь только корнеплодами или травянистой растительностью. Эта сторона физиологии грызунов имеет важнейшее значение в неблагоприятных условиях зимнего выживания и летних засух.

Кровеносная система. Сердце у грызунов, как и у всех млекопитающих, 4-камерное. У мелких животных, обладающих большой относительной поверхностью тела, высоким уровнем теплоотдачи и обмена веществ, сердечный индекс (относительная масса) выше, чем у крупных видов. Значительно больше разница в индексе сердца у активных подвижных зверьков и более пассивных. Индекс сердца у земляного зайца (большого тушканчика) около 1,0 %, в то время как у малого суслика, сходного по массе, 0,4–0,5 %. У полевок, которые по массе значительно уступают большому тушканчику и значительно менее активны, индекс сердца взрослых особей 0,5–0,6 %.

Очень большой сердечный индекс у эмбрионов перед рождением и у новорожденных грызунов. В первый день после рождения индекс сердца равен 1,3–1,6 %, т. е. в 2–3 раза больше, чем у взрослых особей. Такой высокий показатель объясняется недоразвитием у них опорно-мышечной системы, которая начинает интенсивно развиваться уже в постэмбриональный период, соответственно увеличивая общую массу тела.

У мелких грызунов высокая частота сокращения сердца: у мыши массой 25–30 г частота пульса 500–700 уд./мин (у кошки – 126–140 уд./мин, лошади – 34–36, слона – 8–25 уд./мин). Пульсация сердца

свидетельствует о скорости кровотока и интенсивности обменных процессов как величине, обратной массе тела. Следовательно, зависимость физиологического состояния мелких грызунов от внешних условий больше, чем крупных животных.

Состав крови значительно колеблется с возрастом и при изменении условий жизни. Например, содержание гемоглобина и число эритроцитов после рождения снижаются (физиологическая анемия), затем постепенно возрастают, а у взрослых животных на них влияют факторы среды, в первую очередь питание.

Нервная система грызунов относительно примитивна по сравнению с таковой у представителей других отрядов: в полушариях мозга отсутствуют извилины, поверхность их гладкая. Крупные полушария переднего мозга связаны с обонятельными луковицами. Обоняние у грызунов, как и у большинства млекопитающих, хорошо развито, но в пределах отряда наблюдаются по этому признаку заметные различия.

Нервная система закладывается на очень ранней стадии формирования эмбриона, что обеспечивает высокую дифференциацию ее к моменту рождения. Однако и после рождения идет не только наращивание массы мозга, но и усложнение его структуры. Относительная масса мозга выше у молодых животных. Как показано И. Д. Стрельниковым (1964), существует параллелизм между относительной массой мозга и уровнем метаболизма и теплопродукции, характеризующими общий уровень протекающих в организме окислительных процессов.

Наблюдаются глубокие различия в развитии коры мозга у зрело-рождающихся и незрелорождающихся видов грызунов. У первых формирование коры в основном завершается к моменту рождения и в дальнейшем происходит лишь незначительное увеличение массы мозга, у вторых этот процесс затягивается на длительный постэмбриональный период.

Сильно различаются строение и величина мозжечка, управляющего равновесием животного. У более подвижных видов (мыши) он развит значительно лучше, чем у малоподвижных (полевки).

Органы чувств. *Обоняние* наиболее развито у семеноядных видов, которые с его помощью отыскивают пищу. Во взаимоотношениях грызунов оно играет роль сигнального фактора. У многих видов имеются специфические запаховые железы, выделениями которых они метят свою территорию. Для этого служит также моча. Мечение территории позволяет другим грызунам того же вида ориентироваться в пространстве. У полевок запаховые железы расположены по бокам тела, и зве-

рек боковыми движениями задних лап наносит их секрет на почву. Грызуны различают друг друга в основном по запаху выделений. Значение запаха настолько велико, что на нем основан так называемый эффект Брюса: если к беременной самке подсадить нового, неизвестного ей ранее самца, то у нее происходит рассасывание (резорбция) эмбрионов. Позднее с этим самцом она может успешно спариваться и давать нормальное потомство.

Обоняние грызунов успешно используется в дератизационной практике. Для лучшего нахождения и поедания ими отравленной приманки используют аттрактанты – привлекающие добавки, чаще всего растительное масло.

Слух у грызунов, особенно ведущих ночной образ жизни, развит очень хорошо. У таких видов имеется крупная подвижная ушная раковина, позволяющая животному точно улавливать направление звука. С помощью слуха грызуны общаются. Некоторые грызуны (суслики, сурки и др.) издают своеобразный свист, служащий сигналом для других особей. У видов, ведущих подземный образ жизни или проводящих значительную часть жизни под землей, ушная раковина плохо выражена и представлена небольшим валиком.

У подземных грызунов и у видов, ведущих ночной образ жизни, хорошо развито **осознание**. У всех мышей есть мощные усики-вибриссы, которыми они как бы ощупывают пространство. У слепых, которые всю жизнь проводят под землей, по бокам головы имеются утолщения с жесткими щетинками – специфическими органами осознания.

Эндокринная система (железы внутренней секреции) тесно связана с нервной системой и в совокупности с ней обеспечивает адаптацию грызунов к постоянно меняющимся внешним условиям, а также к физиологическим сдвигам в организме (линька, беременность). Вся жизнедеятельность грызунов определяется соотношением внутренней и внешней среды. Они могут существовать только при сохранении постоянства внутренней среды (гомеостаза) в условиях меняющейся внешней; это постоянство обеспечивается деятельностью системы нейроэндокринной регуляции.

Внешние импульсы, поступающие в нервную систему через промежуточный мозг, передаются важнейшей эндокринной железой – **гипофизу**. Гипофиз, или нижний мозговой придаток, расположен под основанием мозга и, несмотря на очень маленькие размеры, имеет сложную структуру и многообразную секреторную деятельность. Гипофиз со-

стоит из четырех частей, главными из которых являются передняя и задняя доли. Эта железа обильно снабжена кровеносными сосудами и нервными волокнами. В передней доле гипофиза образуются гонадотропные гормоны, стимулирующие рост и развитие яйцевых фолликулов у самок и способствующие образованию спермы у самцов. Помимо гонадотропных, передняя доля гипофиза продуцирует гормоны, стимулирующие функцию щитовидной железы (тиреотропный гормон) и функцию коры надпочечников (адренокортикотропный гормон (АКТГ)).

Задняя доля гипофиза оказывает многообразное действие на организм: повышает кровяное давление, влияет на водно-солевой обмен, на сокращение гладкой мускулатуры (например, на сокращение матки).

Вилочковая железа, или тимус, расположена в загрудинной области. У молодых животных тимус развит очень хорошо, так как регулирует рост организма. При длительных неблагоприятных условиях, тормозящих рост и развитие животного, происходит уменьшение массы тимуса. У половозрелых животных тимус постепенно замещается жировой тканью и уже не может служить достоверным показателем состояния грызуна. Таким образом, относительная масса тимуса является хорошим индикатором физиологического состояния только молодых животных.

Щитовидная железа, расположенная в шейной области, регулирует общий метаболизм, белковый и водный обмены, процессы роста и линьки.

Гипофиз управляет гормональной функцией таких сложных эндокринных желез, как **надпочечники**. Это мелкие парные железы, лежащие у верхнего края почек. Центральная, или мозговая, их часть снаружи покрыта корковой частью, или корой. Мозговое вещество, представляющее собой рыхлые скопления клеток, вырабатывает адреналин, который вызывает учащение пульса, повышает кровяное давление. Снаружи надпочечники покрыты соединительнотканной капсулой и окружены обильной жировой клетчаткой.

Кора надпочечников вырабатывает около двадцати видов гормонов. Она состоит из нескольких слоев клеток, различающихся структурно и функционально. Непосредственно под капсулой находятся мелкие клетки с небольшим числом липидных включений, которые образуют ряды дугообразно изогнутых элементов, составляющих так называемую клубочковую зону. Клетки этой зоны вырабатывают минералокортикоиды. За клубочковой зоной расположен самый широкий

слой – пучковый. Цитоплазма крупных клеток этой зоны заполнена каплями липидов. Железистые клетки пучковой зоны вырабатывают глюкокортикоиды. В нижней части пучковой зоны находится рыхлая сеть железистых клеток, образующих сетчатую зону. Здесь продуцируются стероидные гормоны, близкие к половым.

Многообразие вырабатываемых надпочечниками гормонов определяет особое значение этих желез. Все условия, требующие резкой интенсификации обмена веществ, усиливают выделения кортикостероидов, что в конечном счете может привести к гормональному истощению организма. Повышенная функция надпочечников связана и со структурными изменениями, важнейшим из которых является общее увеличение коркового слоя за счет гиперплазии его клеток.

Половая система. Имеет двойную функцию – воспроизводительную и гормональную, так как половые железы вырабатывают ряд важных для организма гормонов. Сперматозоиды образуются в канальцах семенников. Между канальцами расположена рыхлая соединительная ткань, а по наружному краю канальца проходят крупные клетки Сертоли, которые, по-видимому, обеспечивают питанием сперматозоиды. Между ними находятся мелкие клетки, содержащие диплоидный набор хромосом, – сперматогонии, которые активно делятся и растут, превращаясь в следующую стадию – сперматоциты I порядка. В этих клетках происходит редукционное деление, и следующая стадия развития мужских половых клеток – сперматоциты II порядка – содержит уже гаплоидное число хромосом.

По мере развития мужские половые клетки постепенно отходят от стенок канальца к его центру. В результате деления сперматоцитов II порядка образуются сперматиды, которые в процессе дальнейшего развития более не делятся, а превращаются в зрелые сперматозоиды, снабженные жгутиками и способные к активным движениям. Активность (подвижность) сперматозоидов является одним из важнейших признаков их жизнеспособности. Сперматозоиды заполняют просвет канальца, причем жгуты их направлены к центру.

Регуляция сперматогенеза осуществляется посредством гипофизарных гормонов. Развитие семенников происходит в постэмбриональный период и завершается у разных грызунов в различные сроки. У видов, имеющих в год одну генерацию (суслики и др.), семенники становятся функционально зрелыми лишь через год после рождения. У видов, дающих несколько выводков в год, семенники развиваются в течение нескольких недель от рождения.

Время полового созревания и интенсивность функционирования семенников зависят не только от возраста, но и от физиологического состояния грызуна. При длительной засухе и дефиците влаги размножение прекращается. Угнетающе действуют на функцию семенников сублетальные дозы некоторых родентицидов. Нарушение сперматогенеза может наступить и под действием психических факторов. Так, при высокой плотности грызунов на территории под влиянием психического угнетения, возникающего в результате нарушения функции надпочечников, размножение прекращается.

При угнетении сперматогенеза снижается подвижность сперматозоидов, постепенно нарушается структура семенных канальцев и сперматогенного эпителия.

Половая система самки состоит из парных яичников, яйцеводов, двурогой матки и влагалища. Яичник снаружи покрыт эпителием. Внутри яичника развиваются фолликулы, состоящие из яйцеклетки, окруженной эпителиальными фолликулярными клетками. Фолликул преобразуется в так называемый граафов пузырек, на бугорке которого расположена яйцеклетка. Зрелое яйцо выпадает в брюшную полость и проникает в яйцевод. На другом конце яйцевода открывается в матку, в которой происходит развитие детенышей. У грызунов, как у многоплодных животных, одновременно созревает несколько яйцеклеток.

У половозрелой самки в яичниках происходят ритмические циклы, в основе которых лежит периодическое созревание яйцевых фолликулов. Эти циклы называют эстральными. У грызунов эстральный цикл состоит из нескольких стадий:

1) стадия покоя – диэструс (Dioestrus). Фолликулы небольшие, матка не увеличена, обескровлена. На мазке, взятом из влагалища, значительное количество слизи, основную же массу мазка составляют лейкоциты;

2) стадия предтечки – проэструс (Prooestrus), стадия подготовки к течке. В яичнике появляются зрелые фолликулы, матка набухает. Во влагалищном мазке слизь и лейкоциты исчезают, и весь мазок состоит почти исключительно из эпителиальных клеток, спущенных со стенок влагалища;

3) стадия эструса (Oestrus) – течка. Граафовы пузырьки лопаются, слизистая стенка матки максимально утолщена. В этой стадии возможно оплодотворение. В мазке только ороговевшие безъядерные клетки; лейкоциты и эпителиальные клетки с ядрами отсутствуют;

4) стадия метаэструса – послетечки (Metaoestrus). В яичнике образуются желтые тела, толщина стенки матки уменьшается. В мазке сре-

ди ороговевших клеток появляются отдельные лейкоциты, чешуйки постепенно исчезают.

Для каждого вида характерен свой половой цикл, однако под влиянием внешних факторов длительность отдельных стадий может сильно колебаться. При крайне неблагоприятных условиях может наступить состояние длительного покоя – анэструс с закрытием половой щели.

Как отмечалось ранее, большое значение в размножении грызунов имеет психогенный фактор. При очень высокой плотности животных возникает общее беспокойство, усиливаются агрессивные реакции поведения, наблюдается состояние стресса и размножение прекращается. Пропадает и материнский инстинкт – самки перестают кормить свое потомство, заботиться о нем, затаптывают детенышей, а иногда просто их поедают.

Выделительная система. Служит для выведения из организма соединений, которые образуются при тканевом обмене и не подвергаются в нем дальнейшим превращениям, т. е. конечных продуктов обмена веществ. Выделительные органы играют важную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма. Все конечные продукты обмена (кроме CO_2) выносятся почками. В почках образуется моча – жидкая среда с растворенными продуктами азотистого обмена (мочевина, мочева кислота, креатинин и др.). В моче содержатся также продукты неполного окисления белков, жиров, углеводов и т. п. Удаляются жидкие продукты через мочевые пути. Все условия, требующие интенсификации обменных процессов, сопровождаются некоторым увеличением индекса почек.

Выделительная система находится в тесной связи с физиологией той или иной экологической группы грызунов. Обитатели сухих степей (курганчиковые мыши) могут длительное время вообще обходиться без воды. Серые полевки, в природе получающие воду из растений, на сухом корме погибают через несколько дней.

Повсеместно распространенная серая крыса очень требовательна к воде (пьет часто и помногу) и в природе селится только вблизи водоемов. Виды, приспособленные к условиям сухих степей и пустынь (например, песчанки), воды вообще не пьют, получая ее только из корма: растений и насекомых. Поэтому выбор этими грызунами того или иного корма зависит от количества влаги в нем.

Рассматривая строение той или иной системы органов и ее физиологические функции у грызунов, необходимо иметь в виду их экологическую характеристику: место обитания, тип питания, размножения

и т. д. Изучение морфофизиологических индикаторов дает очень много для понимания состояния данной популяции и прогноза численности.

5.2. Биология грызунов

Периодизация онтогенеза. Индивидуальное развитие грызунов (онтогенез) делится на несколько периодов: 1) эмбриональный, до рождения; 2) ранний постэмбриональный, или гнездовой (подсосный); 3) поздний постэмбриональный, во время которого происходит переход на самостоятельное питание и начинается расселение; 4) половозрелость. Их продолжительность различна у разных видов. Все млекопитающие, в том числе и грызуны, делятся на зрелорождающихся (матуронатных) и незрелорождающихся (имматуронатных).

Развитие незрелорождающихся грызунов. Большинство видов грызунов относится к незрелорождающимся. Срок беременности у них короткий, и на свет рождаются голые, с неразвитой терморегуляцией (неспособные к поддержанию температуры тела) детеныши. Глаза их закрыты, ушная раковина приращена к голове, пальцы лап сросшиеся. Через тонкие кожные покровы просвечивают капилляры кровеносной системы, хорошо просматривается наполненный молоком желудок. Температура тела детенышей зависит от температуры окружающей среды и обогрева взрослыми особями. Поэтому температурный фактор имеет для незрелорождающихся видов важное значение и у них хорошо развито гнездостроение (древесные виды устраивают гнезда в дуплах или искусственных дуплянках, а наземные роют разной глубины и сложности норы). Гнездо устилается теплоизолирующим материалом, преимущественно расщепленными сухими травинками. До открытия глаз детеныши, как правило, питаются только молоком матери.

Для гнездового поведения грызунов характерен каннибализм – поедание особей своего вида (инфантицид). Осуществляет его в первую очередь лактирующая самка в случае дефицита воды, корма, особенно минеральных солей, или при сильном беспокойстве, вызванном перенаселенностью или другими психогенными факторами.

При частых родах организм самки испытывает дефицит кальция. Тогда самка поедает одного детеныша, продолжая кормить и ухаживать за остальными. Через день-другой она съедает следующего, и это продолжается до прозревания оставшихся в живых детенышей. В результате какая-то часть выводка сохраняется. В других случаях, осо-

бенно при психогенных воздействиях, самка уничтожает весь выводок. В инфантициде принимают участие и другие члены семейной группы, но, как правило, инициатором является лактирующая самка.

У грызунов широко распространена резорбция (рассасывание) эмбрионов. Она отражает физиологическое состояние беременной самки и вызвана неблагоприятными факторами внешнего или внутреннего характера. Резорбцию вызывает недостаток корма, воды, неблагоприятная для жизнедеятельности грызуна температура. Установлено, что при температуре 35 °С у серой крысы резорбируется до 58 % всех зародышей. Резорбцию эмбрионов может вызвать также отравление родентицидом или заражение бактороденцидом.

Инфантицид и резорбция эмбрионов имеют немаловажное биологическое значение, позволяя в экстремальных условиях сохранить хотя бы часть потомства за счет гибели остальной.

У незрелорождающихся грызунов огромное значение имеет поведение. Скучивание дает значительную экономию тепла – это один из распространенных видов гнездового поведения. С первых дней жизни детеныши стремятся собраться вместе, что заметно уменьшает теплоотдачу. Скучивание взрослых грызунов с маленькими детенышами позволяет поддерживать температуру воздуха в гнезде на оптимальном уровне (20–25 °С).

Во время отлучки взрослых грызунов в поисках корма детеныши остаются одни, что приводит к их неминуемому охлаждению. Однако физиологически они хорошо приспособлены к сильному переохлаждению, связанному с общим понижением обменных процессов в организме. По возвращении в гнездо взрослых грызунов детеныши обогриваются за счет тепла их тела и вновь становятся активными. Гнездовое поведение не ограничивается только пассивным обогревом потомства. Взрослые зверьки укрывают детенышей подстилочным материалом, втаскивают в гнездо оказавшихся в стороне, очищают их. У сусликов в выращивании потомства принимает участие только самка. У полевок, мышей, пеструшек и некоторых других ухаживают за детенышами также самцы и неразмножающиеся самки.

У мышевидных грызунов нередко две самки устраивают совместное гнездо, где сообща выращивают потомство. В случае гибели одной из них вторая может выкормить осиротевших детенышей. Наличие в гнезде двух или более самок способствует также лучшему обогреву. В результате группового образа жизни многих видов грызунов выработались в процессе эволюции сложнейшие формы передачи инфор-

мации. Так, новорожденные детеныши мышей и полевок в условиях дискомфорта способны издавать ультразвуки, не слышимые человеком, но воспринимаемые взрослыми грызунами как сигнал бедствия. Хотя частота ультразвуков, издаваемых детенышами разных видов, различна, взрослые зверьки реагируют на них одинаково. Поэтому нередко они затаскивают к себе в гнездо детеныша другого вида, а в экспериментальных условиях могут их и выкармливать.

Развитие зрелорождающихся грызунов. Их потомство рождается с шерстным покровом, зубами, открытыми глазами и развитой терморегуляцией, что позволяет им поддерживать температуру тела на постоянном уровне. С первых дней жизни наряду с материнским молоком они начинают употреблять самостоятельно растительный корм. Хорошо развитая опорно-двигательная система позволяет им перемещаться вместе со взрослыми зверьками в поисках корма и уходить от неблагоприятных условий. Вместе с тем они менее выносливы по сравнению с незрелорождающимися к понижению температуры тела. Например, морские свинки не выносят охлаждения ниже 16 °С.

Таким образом, у зрелорождающихся грызунов фактически отсутствует ранний период постэмбрионального развития. Поэтому у них нет или очень слабо развито гнездование, что свидетельствует о главной функции гнезда как места для выращивания потомства. Упрощено и само родительское поведение, так как отпадает забота об обогреве.

В связи со зрелорождаемостью, естественно, удлинен эмбриональный период развития. В фауне нашей страны к зрелорождающимся грызунам относятся дикобраз, нутрия, лабораторный вид – морская свинка. Именно эти виды отличаются относительно небольшими и редкими выводками.

Зрелорождение обеспечивает более высокую выживаемость новорожденного потомства, а повышенная смертность незрелорождающихся вследствие большей их зависимости от внешних условий компенсируется частотой выводков и их величиной.

Моно- и полициклические виды. По характеру размножения грызуны разделяются на две группы: одни виды круглогодично активны и приносят за год несколько выводков (полициклические), другие имеют сезонный ритм активности, проводят неблагоприятный период года в спячке и приносят, как правило, один выводок (моноциклические).

Круглогодично активные зверьки вынуждены обеспечивать себя и свое потомство соответствующими кормовыми и микроклиматиче-

скими условиями. К этой группе относятся все мыши, полевки, песчанки и некоторые другие мышевидные.

Но и у круглогодично активных грызунов размножение зависит от внешних условий. У всех обитающих в условиях нашего климата крыс и мышей оно ограничено несколькими теплыми месяцами года. В то же время серая крыса в помещениях повсеместно размножается круглый год.

Песчанки, населяющие жаркие и сухие биотопы (степи и пустыни), размножаются лишь в весенние и осенние месяцы. Суровые зимние условия, экстремальная температура и высыхание растительности летом вызывают прекращение размножения.

Круглогодично размножается большинство видов полевок. Однако наиболее высокая плодовитость наблюдается у рода серых полевок. Длительность периода беременности у них невелика – 19–20 дней. Так как у самок в день рождения детенышей может наступить новая овуляция и они могут успешно спариваться, выводки могут следовать через каждые 20 дней. Период раннего постэмбрионального развития детенышей по необходимости ограничивается этим сроком. Детеныши быстро развиваются, и через 10 дней после рождения они уже покрыты шерстным покровом, имеют сформировавшиеся ушные раковины, зрение. Через несколько дней после созревания молодые полевки начинают наряду с молоком матери поедать и растительный корм. В возрасте 20 дней, ко времени появления следующего выводка, они уже способны к самостоятельной жизни, хотя еще некоторое время проводят в гнезде. Это помогает обогреву вновь родившихся детенышей. Половой зрелости серые полевки достигают к 4–5-недельному возрасту, если им благоприятствуют кормовые и климатические условия.

В лабораторных исследованиях самка общественной полевки за 2 года дала 24 выводка с промежутками между родами в 20–40 дней. Но в естественных условиях вид никогда не реализует свой потенциал размножения из-за постоянно действующих факторов: кормовых, климатических и др.

Размножение у всех видов грызунов непосредственно зависит от условий жизни и экологии каждого вида. На грызунов, проводящих большую часть года в спячке глубоко под землей, внешние условия почти не влияют. К таким видам относятся суслики и сурки. За короткий период бодрствования они успевают принести лишь один выводок, что вполне обеспечивает постоянный уровень их численности. Характерно то, что и число детенышей в выводке у них наиболее стабильно на протяжении многих лет.

У моноциклических видов половозрелость наступает значительно позже, чем у видов, приносящих несколько выводков за год. Молодые суслики достигают половозрелости через 1–2, а сурки – через 2–3 года после рождения. Условия жизни взрослых особей в значительной мере отражаются на величине выводка и состоянии детенышей.

Число эмбрионов зависит также от возраста и массы самки. Обыкновенные полевки массой от 10 до 15 г в среднем приносят по 4,8 детеныша в выводке, а массой 35–40 г – по 6,0.

Плодовитость, процент участвующих в размножении самок, скорость полового созревания – все это определяет динамику численности вида. В зависимости от обеспеченности кормом изменяются частота и величина выводков. Например, белка может давать в год высокого урожая семян хвойных пород 3 выводка за сезон по 5–10 бельчат в каждом, а в малоурожайные годы лишь 2 выводка с 2–5 бельчатами в каждом.

Особое значение имеет различная реакция молодых и взрослых грызунов на внешние факторы и родентициды. Молодые зверьки устойчивее к высоким температурам и чувствительнее к низким, чем взрослые. Они менее восприимчивы к ряду инфекционных заболеваний. Различно действуют на разные возрастные группы родентициды острого и хронического действия.

5.3. Систематика вредных грызунов

Как отмечалось выше, вредные грызуны относятся к двум отрядам класса млекопитающих: грызунов и зайцеобразных. Но раньше грызунов вместе с зайцеобразными объединяли в один общий отряд Glires. Важными критериями для диагностики грызунов, как и других млекопитающих, являются особенности строения зубной системы, в частности количество и строение отдельных зубов. Кроме того, пользуются промерами тела и черепа. Наиболее часто производят измерения длины тела, хвоста, задней ступни и т. д.

Зубная формула грызунов имеет вид $I \frac{1}{1} P \frac{2}{1} M \frac{3-2}{3-2}$. В фауне нашей страны наибольшее количество вредных видов принадлежит к двум семействам – мышинных и хомяковых.

Семейство Мышиные – Muridae. Зубная формула $I \frac{1}{1} P \frac{0}{0} M \frac{3-1}{3-1}$, жевательная поверхность коренных зубов обычно бугорчатая. Мыши характеризуются длинным хвостом, часто превосходящим половину

длины тела, покрытым редкими волосками, под которыми заметны кольцообразно расположенные чешуйки. Волосистой покров обычно плотно прилегает к телу, уши длинные, хорошо заметные.

Семейство *Хомяковые – Cricetidae*. Зубная формула $I_{1-1}^{1-1}P_{0-0}^{0-0}M_{3-2}^{3-3}$, жевательная поверхность коренных зубов у одних видов бугорчатая (хомяки), у других – плоская, в виде спаянных между собой призм (полевки). Семейство подразделяется на три подсемейства – хомяков, песчанок и полевок. Из них наиболее вредоносными являются представители подсемейства полевок, характеризующиеся более коротким, чем у мышей, хвостом (лишь в редких случаях равным половине длины тела), густо покрытым волосками. Шерсть слегка приподнятая, уши выглядят короткими.

Традиционно грызуны разделяются на три подотряда: белкообразных (Sciuromorpha), мышеобразных (Myomorpha) и дикобразообразных (Hystricomorpha). Но в последнее время все больше замечают, что систематика грызунов гораздо сложнее (табл. 3).

Таблица 3. Классификация отряда грызунов

Подотряд	Семейство	Виды, повреждающие сельскохозяйственные культуры
1	2	3
Белкообразные (Sciuromorpha)	Аплодонтовые (Aplodontiidae)	
	Беличьи (Sciuridae)	Крапчатый суслик
	Соневые (Gliridae)	Садовая соня, соня полчок
Боброобразные (Castorimorpha)	Бобровые (Castoridae)	Бобр обыкновенный
	Гоферовые (Geomyidae)	
	Мешотчатопрыгуновые (Heteromyidae)	
Дикобразообразные (Hystricomorpha)	Агутиевые (Dasyproctidae)	
	Водосвинковые (Hydrochoeridae)	
	Пакарановые (Dinomysidae)	
	Свинковые (Caviidae)	
	Восьмизубые (Octodontidae)	
	Колочешинишилловые (Echimyidae)	
	Хутиевые (Capromyidae)	
	Нутриевые (Myocastoridae)	
	Шиншилловые (Chinchillidae)	
	Крысиношиншилловые (Abrocomidae)	
	Дикобразовые (Hystriidae)	

1	2	3
Дикобразообразные (Hystricomorpha)	Древеснодикообразовые (Erethizontidae)	
	Землекоповые (Bathyergidae)	
	Скальнокрысиные (Petromyidae)	
	Тростниковокрысиные (Thryonomyidae)	
	Гребнепалые (Ctenodactylidae)	
	Гребнемышинные (Ctenomyidae)	
Шипохвосто- образные (Anomaluromorpha)	Долгоноговые (Pedetidae)	
	Шипохвостые (Anomaluridae)	
Мышеобразные (Myomorpha)	Тушканчиковые (Dipodidae)	Большой тушканчик
	Полутушканчиковые (Zapodidae)	
	Мышиные (Muridae)	Полевая мышь, домовая мышь, желтогорлая мышь, черная крыса, серая крыса
	Колючие сони (Platacanthomyidae)	
	Слепышовые (Spalacidae)	Слепыш обыкновенный
	Мышевидные хомячки (Calomyscidae)	
	Незомииды (Nesomyidae)	
	Хомяковые (Cricetidae)	Серый хомячок, обыкновенный хомяк, водяная полевка, обыкновенная полевка, рыжая полевка

При этом белкообразные составляют самый древний подотряд грызунов. Вероятно, все остальные, за исключением дикобразообразных, откололись от них в течение эволюции. Особым предметом споров являются дикобразообразные. Некоторые исследователи считают, что их вообще не следует причислять к грызунам, а составить из них отдельный отряд.

Зайцеобразные (Lagomorpha) – животные небольшого размера, с коротким хвостом либо вовсе без него. Их зубы имеют некоторое сходство с зубами грызунов (зубная формула $I_1^2 P_2^3 M_{3-2}^{3-2}$). От грызунов зайцеобразные принципиально отличаются тем, что в верхней челюсти у них не одна, а две пары резцов. Вторая пара резцов у зайцеобразных развита слабее и располагается позади основной пары; вершины их далеко не доходят до вершин основных (передних) резцов. Кроме того,

костное нёбо у зайцеобразных устроено очень своеобразно. Оно имеет вид узкого поперечного мостика между левым и правым рядами коренных зубов. В отличие от зайцеобразных, у грызунов костное нёбо представляет сплошную площадку, доходящую впереди до резцов. Основное сходство зайцеобразных и грызунов состоит в том, что у них отсутствуют клыки, а резцы и коренные зубы отделены широким, лишенным зубов пространством – диастемой. Зубы у зайцеобразных лишены закрытых корней и постоянно растут, что связано с быстрым снашиванием их коронок.

Все зайцеобразные являются наземными животными, не способными ни хорошо лазать, ни плавать. Они населяют леса, степи и пустыни, высокогорную тундру. Некоторые из них предпочитают обширные открытые пространства, другие живут среди густых зарослей и каменных россыпей. Одни специальных убежищ не делают и держатся одиночно, другие роют норы и поселяются небольшими колониями. Зайцеобразные распространены почти во всех частях света. Раньше их не было в южной части Южной Америки, на Мадагаскаре, островах Юго-Восточной Азии и в Австралии. Однако благодаря человеческому вмешательству в настоящее время они встречаются везде, а в Австралии, в связи с их нестроенностью в пищевую цепь, распространение кроликов приобрело характер национального бедствия (от изобилия корма и отсутствия естественных врагов они заполонили весь континент).

Зайцеобразные представлены двумя семействами – пищух и зайцев.

Зайцевые (Leporidae) – семейство млекопитающих из отряда зайцеобразных, включающее собственно зайцев (главным образом род *Lepus*, но также *Pronolagus* и *Caprolagus*) и кроликов (остальные роды). Отличаются от пищух развитыми задними конечностями, длинными ушами и наличием короткого хвоста. Зубная формула $I_1^2 P_{\frac{3}{2}} M_{\frac{3}{3}}$. Наиболее существенное значение как вредитель садов, виноградников, плодовых и лесных питомников имеет заяц русак (*Lepus europaeus* Pall.), вменьшей степени – заяц беляк (*L. Timidus* L.) и другие виды.

Пищухи (*Ochotona*) – род млекопитающих из семейства пищуховых отряда зайцеобразных, единственный современный род семейства, в котором выделяют 31 вид. Систематика пищух крайне неустойчива, и ее разработка еще далека от завершения.

Пищухи получили свое название из-за разнообразных звуковых сигналов, с помощью которых они переключаются или оповещают друг друга об опасности. Большинство пищух обитает в Азии, два вида – в Северной Америке, один вид заходит в Европу.

У пищух короткие уши, а длина задних и передних ног почти одинакова. Все пищухи – небольшие животные, внешне похожие на хомяков, но все же они родственны семейству зайцевых, а не грызунам, как хомяки. Из-за способности запасать сено на зиму пищух называют также сеноставками. Зубная формула $I \frac{2}{1} P \frac{3}{2} M \frac{2}{3}$.

6. ТИПЫ ПОВРЕЖДЕНИЙ

У вредителей наблюдается колоссальное разнообразие внешних форм и значительные отличия в строении и функциях различных органов. Следует отметить, что эти особенности наблюдаются не только у разных видов, но и у одного и того же вида в разных фазах его развития. Трудно найти такой органический материал, который не мог бы служить пищей вредителям в той или другой фазе их развития. Следует отметить, что большинство видов насекомых являются растениеядными и вещества растительного происхождения служат для них основной пищей.

Необходимо подчеркнуть, что взаимодействия вредителей с растениями особенно сложны и многообразны. Это разнообразие зависит от следующих причин: 1) особенностей филогенетического развития как вредителя, так и растений; 2) паразитического богатства форм вредителей; 3) разнообразия способов и типов питания; 4) значительного многообразия реакций растений на воздействия вредителей.

В связи с этим между насекомыми, клещами, слизнями, нематодами, грызунами и растениями можно наметить целую гамму взаимосвязей, от взаимно выгодного симбиоза до таких форм взаимоотношений, последствиями которых является частичная или полная гибель растений или вредителя.

Среди растений существует, например, обширная группа видов так называемых энтомофильных растений, требующих перекрестного опыления, осуществляемого насекомыми. У этих растений в процессе филогенеза выработался ряд специальных приспособлений, способствующих привлечению насекомых и содействующих опылению (окраска цветков, нектар, запах, устройство органов цветка и пр.). Большая группа насекомых, специализированная на питании пыльцой или нектаром цветков, является в большинстве случаев полезной. В частности, хорошо известно значение шмелей и пчел в урожайности семян красного клевера и люцерны. Весьма обширна группа так называемых насекомоядных растений, выработавших специальные приспособ-

собления для улавливания насекомых и усваивания их в качестве пищи.

Между этими двумя типами существует ряд всевозможных переходов, обуславливающих самые разнообразные последствия как для растения, так и для вредителя. При этом особенно многочисленны такие случаи взаимоотношений, когда питание вредителей вызывает разрушение тех или других тканей и органов растений, что приводит к расстройству нормального развития и роста, а часто и к гибели или отдельных частей, или всего растения. Всякое нарушение целостности того или другого органа растения, независимо от того, как и в какой степени оно отражается на росте и развитии растения, принято называть повреждением.

Значение и степень воздействия на растение повреждений, наносимых насекомыми, степень их вредоносности зависят в основном от следующих условий: 1) типа повреждений; 2) повреждаемого органа; 3) времени повреждений; 4) интенсивности повреждений; 5) величины и характера реакции растения, находящейся, в свою очередь, в зависимости от сортовых особенностей растения, но главным образом от условий среды (удобрения, обработка почвы, погода и пр.).

Тип повреждений растений насекомыми тесно связан с особенностями строения ротовых органов насекомого. Типы ротовых органов насекомых очень разнообразны. Они разделяются, прежде всего, на грызущие и сосущие с рядом переходов между ними. У многих насекомых с полным превращением в разных фазах развития имеются совершенно различные типы ротовых органов. Например, у бабочек ротовые органы относятся к сосущему типу и приспособлены к всасыванию нектара цветков, а гусеницы имеют ротовые органы грызущего типа и питаются твердыми растительными тканями.

Ротовые органы грызущего типа характерны для жуков, прямокрылых, стрекоз, гусениц бабочек, сетчатокрылых, части видов перепончатокрылых насекомых.

Ротовые органы грызуще-сосущего типа характерны для ос, шмелей и пчел.

Ротовые органы колюще-сосущего типа приспособлены, с одной стороны, для прокалывания растительных и животных тканей, а с другой – для всасывания жидкостей. Ротовые органы этого типа характерны для растительноядных клопов, тлей, цикадок, листоблошек.

Повреждения растений насекомыми с сосущими ротовыми органами резко отличаются от повреждений, причиняемых грызущими вре-

дителями. В то время как грызущие насекомые выгрызают отдельные участки ткани растения или съедают целиком его органы, сосущие насекомые, питаясь соками, вызывают обесцвечивание, скручивание, завядание или усыхание растения, что в известной степени связано с действием ферментов слюнных желез, вводимых в ткани.

В отношении выбора пищи и в связи с этим состава растений, служащих для питания, вредные насекомые разделяются на разнообразные типы. Наряду со всеядными насекомыми (пантофаги) и многоядными (полифаги) известен ряд видов, узко специализированных в отношении питания часто на одном каком-либо виде растения (монофаги) или более или менее однородной группе их (олигофаги). Следует отметить, что в зависимости от внешних условий, а также от фазы развития насекомого иногда резко меняется как характер пищи, так и способ питания. Например, гусеницы первых возрастов капустной моли питаются и живут внутри листьев крестоцветных растений, проделывая в них ходы (мины), тогда как более взрослые гусеницы питаются на листьях открыто. Личинки жуков щелкунов нередко питаются главным образом мертвыми растительными веществами, а при известных условиях (в частности, при сухости почвы и бедности ее перегноем) переходят на питание живыми растительными тканями.

Крайне разнообразна специализация питания и в связи с этим специфичность повреждений отдельных органов растений.

Например, на яблоне личинки яблонного цветоеда питаются и развиваются только в бутонах, личинки долгоносика казарки – только в плодах, личинки долгоносика букарки – в черешках листьев; личинки многих короедов питаются только корой или лубом; известны короеды, личинки которых живут в древесине, древесиной же питаются гусеницы пахучего древоточца и вьедливой древесницы. Гусеницы плодовой гусеницы специализированы на питании семенами яблок, а гусеницы шелкопрядов и ряда других видов бабочек – почками и листьями.

На люцерне только корнями питаются личинки люцернового долгоносика; личинки клубеньковых долгоносиков специализированы в отношении питания на азотособирающих клубеньках, в то время как жуки этого рода питаются листьями бобовых растений. Такая специализация некоторых видов не только в отношении растений, но и отдельных их органов в ряде случаев облегчает выяснение вида вредителя.

Необходимо отметить, что у ряда видов насекомых наблюдается совершенно закономерная смена растений, служащих им пищей в разные периоды развития. Особенно резко смена корма выражена у мно-

гих видов тлей, которые в связи с этим даже получили название мигрирующих. У этой категории насекомых питание происходит на генетически весьма различных группах растений. Например, корневая кукурузная тля откладывает яйца осенью на различные виды вязов. На листьях этих деревьев тля питается весной, причем в результате питания на листьях вяза образуются вздутия, получившие название галлов. Внутри галлов и происходит питание тлей весной и в первой половине лета. В середине лета крылатые тли перелетают с вязов на злаки и в дальнейшем до осени размножаются бесполом путем и питаются только на корнях. Черемуховая тля кладет яйца на черемуху, где весной развивается часть поколений, а затем перелетает и развивается на овсе и других злаках. Бересклетовая тля кладет яйца на бересклет, а летом с него тли перелетают и питаются на сахарной свекле, конских бобах, щавеле и других растениях.

Преимущество такой периодической смены растений, служащих пищей, состоит для насекомых в том, что ухудшение питательных свойств какого-либо основного растения не останавливает и не уменьшает степень их размножения. При ухудшении питательных свойств растения тли переселяются на другие растения, более благоприятные для питания.

Специфичность в отношении выбора растения или его органа для питания объясняется тем, что состав и усвояемость пищи резко влияют на сроки развития, выживаемость и плодовитость взрослых особей.

Особую категорию в отношении питания составляют те насекомые, которые предварительно доводят растительную пищу до состояния, годного для усвоения. Эта подготовка может быть или механической, или физиологической. Например, некоторые виды перед откладкой яиц слегка подгрызают те или иные части растений, чем ослабляется сокодвижение и растения становятся более пригодными для последующего питания личинок. Таковы, например, «сигары», в которые свертывают листья различные трубковерты. Некоторые виды заготавливают для своих личинок пищу, применяя своеобразное консервирование ее. Так, жуки кравчики заготавливают в подземных камерах пищу для личинок, применяя своего рода силосование ее.

Разнообразные с внешней стороны и по внутренней сущности типы повреждений насекомыми еще более усложняются весьма различными формами реакции растения на повреждения. Эта реакция выражается или в явлениях первичной изоляции поврежденных клеток или тканей, или же в их восстановлении и замещении.

К явлениям первичной изоляции относятся, в частности, случаи, характеризующиеся образованием пробкового слоя, раневой коры, выделением млечного сока и смол. Случаи восстановления или замещения поврежденной или погибшей части растений сводятся к восстановлению отдельных клеток или целых тканей, а также к восстановлению целых органов. Сюда относятся усиленное кущение, дополнительное цветение, выгонка новых побегов и корневых отпрысков.

Нередко повреждение и вызванная им реакция растений вызывают значительные изменения формы растений, а часто и новые образования. Например, при повреждениях ветвей и стеблей изнутри на них часто образуются утолщения (опухоли). При повреждениях сосущими насекомыми весьма часты случаи различных искривлений, морщинистости листьев, образования бугорков, наростов. Иногда на растениях в результате питания насекомых образуются весьма своеобразной формы галлообразные вздутия, являющиеся следствием разрастания тканей в точке поражения, как в связи с механическими повреждениями, так и в связи с токсическими действиями ферментов слюны насекомых и оставляемых ими экскрементов.

Ввиду весьма большого разнообразия типов повреждений растений и сильно изменяющейся, в зависимости от условий, реакции растений на повреждения довольно трудно свести все типы повреждений в классификационную схему. Поэтому приводимая нами схема не может рассматриваться как исчерпывающая, но она все же облегчает диагностику повреждений.

Вредители, в большей части это насекомые, повреждают растения в процессе питания, иногда при кладке яиц. В зависимости от строения ротовых органов у растительноядных насекомых изменяется характер (тип) вызываемых ими повреждений. Насекомые с грызущим ротовым аппаратом вызывают механические разрушения тканей, органов растений, нарушают целостность физиологических систем и дают большее разнообразие типов повреждений. Сосущие насекомые с колюще-сосущим ротовым аппаратом вызывают изменение окраски и формы поврежденных органов, не нарушая целостности тканей.

1. Типы повреждений, вызываемые грызущими насекомыми:

1.1. Грубое объедание листьев – беспорядочное объедание с краев, нетронутыми остаются лишь толстые жилки и черешки, или съедение листа полностью (капустная белянка, репная белянка, колорадский картофельный жук, кольчатый шелкопряд и др.). Могут быть грубо объеде-

ны генеративные органы – бутоны, цветки, зерна (боярышница, гороховая плодожорка, малинный жук (личинка)).

1.2. Фигурное объедание – листья объедены с краев довольно правильными полукруглыми участками, в результате чего образуются зубчики (имаго клубеньковых долгоносиков).

1.3. Дырчатое выедание – в листьях насквозь выедены мелкие или крупные отверстия различной формы (клеверный долгоносик-семяед, яблонный цветоед, капустная совка, малинный жук (имаго), свекловичная щитовоска (имаго) и др.).

1.4. Скелетирование – выедание отдельными участками основной ткани листа с одной или двух сторон, остается основа – скелет листа. Скелетирование бывает трех видов: чаще остаются все жилки и один из эпидермисов (вишневый слизистый пилильщик), или только все жилки (жуки яблонного цветоеда), или только один эпидермис («окошечки» капустной моли, «язвочки» блошек и др.).

1.5. Минирование – это питание вредителя внутри растительной ткани, или скрытое питание. Внутри листа, стебля, плода, корня проложены узкие или широкие ходы, полости (свекловичная муха, яблонная минирующая моль – минирование листа; смородинная стеклянница – минирование стебля; яблонная плодожорка, рябиновая моль – минирование плода; капустные мухи – минирование корня (корневой шейки); морковная муха – минирование корнеплода).

1.6. Выедание ямок, полостей. На корнях, клубнях, корнеплодах (озимая совка, хрущи), стеблях (льняные блошки), плодах (долгоносики, листовертки) выгрызены участки тканей в виде ямок или полостей.

1.7. Повреждения с механической подготовкой вредителем субстрата для питания:

1.7.1. Образование паутинных гнезд – розетки листьев с бутонами и цветками или целые ветви скреплены паутиной, где и питается вредитель (яблонная моль, американская белая бабочка и др.).

1.7.2. Листовые трубки и сигары – механически скручены один или несколько листьев, где живет и питается вредитель (трубковерты, некоторые листовертки).

2. Типы повреждений, вызываемые насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом:

2.1. Изменение окраски в виде обесцвечивания или окрашивания повреждаемых органов растений – в местах прокалывания и сосания вредителями участки ткани обесцвечиваются или появляются пятна бурого, желтого, красного или серебристого цветов (обыкновенный

паутинный клещ, бурый и красный плодовый клещ, крестоцветные клопы, трипсы, морковная листоблошка, яблонная медяница и др.).

2.2. Деформация – изменение формы листьев (скручивание, гофрирование), стеблей, плодов (земляничная нематода, различные виды тлей, клещи и др.).

2.3. Галлы листовые, стеблевые, побеговые, почковые, корневые – это повреждения с физиологической подготовкой субстрата. В результате местного разрастания тканей под влиянием раздражения при питании возникают вздутия шаровидной, овальной или иной формы. Они могут быть вызваны как грызущими, так и сосущими вредителями (малинная стеблевая галлица, красносмородинная листовая тля, галловые клещи, галловые нематоды и др.).

7. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ ВРЕДИТЕЛЕЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР В СВЯЗИ С ОБОСНОВАНИЕМ МЕТОДОВ БОРЬБЫ С НИМИ

Основатель экологии Эрнст Геккель в 1869 году дал следующее определение этой науки: «Отношение животного к окружающей его органической и неорганической среде, и в частности, его дружественные и враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт». Более современное определение (Р. Дажо, 1975) мало чем отличается от предложенного Геккелем: «Экология – наука, изучающая условия существования живых организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают».

В основе экологии всегда лежит жизнь отдельной особи, ее взаимоотношения с окружающей средой. Из особей складываются популяции. В наиболее простых случаях реакция популяции на внешнее воздействие определяется статистическим распределением свойств входящих в нее особей, нередко имеют место и более сложные зависимости.

Наконец, совокупность популяций животных и растений разных видов, обитающих на одной территории и (или) биологически связанных друг с другом, – это еще более сложная система, называемая биоценозом или экосистемой.

Соответственно, можно рассматривать экологию насекомых последовательно по трем ступеням сложности: особь – популяция – биоценоз (экосистема).

Естественно, что принципы экологии насекомых те же, что и общей экологии. Однако экология насекомых во многом очень специфична. Каждый энтомолог, независимо от его узкой специализации, имеет дело с экологическими вопросами. Особенно близко экология насекомых соприкасается с физиологией, этологией и зоогеографией насекомых. Экология насекомых – основа всех прикладных энтомологических дисциплин: сельскохозяйственной, лесной, медицинской и промышленной (технической) энтомологии.

Численность организмов зависит в первую очередь от плодовитости и выживаемости вида. Плодовитость насекомых очень велика, но не все особи выживают. Изучение воздействия различных факторов среды на плодовитость и выживаемость организмов, а следовательно, их влияние на изменение численности является одной из важных задач экологических исследований. Познавание закономерностей изменения численности организмов в природе дает возможность прогнозирования этих изменений, с одной стороны, и поиска путей изменения условий существования в неблагоприятном для размножения вредных организмов направлении – с другой.

Для расшифровки взаимоотношений между организмами их экологическое изучение проводится на трех уровнях: 1) путем изучения экологии отдельных особей (аутэкология); 2) экологии популяции, т. е. совокупности особей одного вида, заселяющих определенный участок территории (популяционная экология); 3) экологии сообществ, или биоценозов, т. е. совокупности всех видов организмов, заселяющих участок территории с более или менее однородными условиями существования (биоценология).

Задачи экологии:

1. Изучить уровень численности особей в популяции.
2. Познавать образ жизни насекомых в зависимости от условий внешней среды.
3. Изучить влияние среды на численность и характер распределения особей данного вида.
4. Выяснить основные взаимосвязи насекомых с условиями внешней среды и человеком.

Содержание экологии:

1. Изучение видовых приспособлений к условиям существования.
2. Изучение закономерностей образования и развития популяций.
3. Изучение закономерностей формирования и роли биоценозов.

Центральным объектом экологии является жизнь вида в природных условиях биоценоза.

7.1. Факторы среды

Условия жизни и существования организмов, т. е. внешняя среда, создаются из совокупности факторов среды, или экологических факторов. Эти экологические факторы непрерывно воздействуют на отдельных особей, на видовые популяции и сообщества организмов, создавая те или иные условия существования животных и растений.

Все разнообразие факторов среды может быть сведено к следующим четырем категориям:

1. *Абиотические*, или неорганические, факторы: воздействие на организмы климатических условий (тепла, влажности, света и пр.), а также таких факторов, как сила тяготения, состав и свойства атмосферы, радиоактивность, рельеф поверхности и пр.

2. *Гидро-эдафические*, или водно-почвенные, факторы: воздействие воды и почвы как особых сред обитания организмов. Применительно к экологии насекомых эта категория факторов, особенно почвенные, имеет очень важное значение.

3. *Биотические*, или органические, факторы: воздействие на организмы живых сил природы, взаимоотношения между организмами на основе питания, внутривидовые отношения и пр.

4. *Антропогенные факторы*: воздействие на природу и организмы деятельности человека – освоение земель под посевы и посадки культурных растений, вырубка лесов, строительство гидросооружений, пассивный и активный завоз различных иноземных животных и растений, борьба с вредителями и пр.

Первые три категории факторов являются первичными, или природными; они существовали в природе еще до появления человека. Что касается антропогенных факторов, то они представляют собой категорию вторичных факторов, возникших как качественно новое явление в жизни нашей планеты.

Однако эта классификация экологических факторов составляет лишь первую ступень в понимании взаимоотношений организмов со средой и не вскрывает всей сущности этих взаимоотношений. Прежде всего, указанное деление среды не учитывает ее изменчивости. Помимо того, экологические факторы действуют на организмы по-разному – одна часть этих факторов создает для них необходимые условия существования, а другая часть не является необходимой для организмов. Следовательно, при анализе экологических факторов надо учитывать их необходимость, изменчивость и наличие приспособительных реакций у подвергающегося воздействию организма.

Одна из попыток учесть эти обстоятельства была сделана А. С. Мончадским, недавно предложившим свою систему классификации экологических факторов. Всю совокупность последних он подразделил на две основные группы – факторы, изменяющиеся закономерно периодически, и факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности.

К группе закономерно изменяющихся факторов отнесены суточные и сезонные воздействия света, тепла, влаги, растительной пищи, а также взаимодействия особей одного и того же вида между собой. В целом это главным образом абиотические, гидро-эдафические и частью биотические факторы. Их взаимодействие вызывает у организмов приспособительные реакции, нередко очень совершенные.

К числу факторов, изменяющихся без закономерной периодичности, отнесены такие воздействия, как влияние естественных врагов – паразитов, хищников и возбудителей болезней, а также деятельность человека. Следовательно, это в основном биотические и антропогенные факторы. Вследствие слабой приспособленности насекомых к воздействию этих факторов или полного ее отсутствия роль данных факторов может сильно влиять на условия существования организмов и динамику их численности.

7.2. Экологические свойства видов

Виды по своим требованиям к среде очень неодинаковы и часто резко отличаются друг от друга. Одни из них, например, более требовательны к теплу, т. е. являются теплолюбивыми, или *термофилами*, другие же относятся к холодолюбивым, или *криофилам*; различают также влаголюбивых – *гигрофилов* и сухолюбивых – *ксерофилов*; обитателей растительного покрова – *фитофилов* и обитателей поверхности или толщи почвы – *геофилов* и т. д. Одни виды избирают для жизни только целинные земли, в то время как другие могут заселять и распаханнные участки, и пр. Этот выбор условий жизни определяется наследственными качествами вида, выработавшимися в процессе его эволюции, и составляет одно из важнейших свойств вида. Такое избирательное отношение вида к экологическим условиям обозначается понятием «*требования вида*». Последние являются таким же неперменным свойством вида, как его морфологические и физиологические особенности.

Помимо того, виды различаются между собой неодинаковой широтой требований к факторам среды и неодинаковой терпимостью к их

изменчивости. Некоторые виды способны переносить довольно широкий диапазон изменения того или иного условия среды, другие же, наоборот, проявляют очень строгую избирательность, могут нормально существовать только в строго определенном узком его диапазоне.

Например, многие саранчовые и ряд других насекомых отличаются своей многоядностью, т. е. могут питаться разнообразными растениями, относящимися к разным ботаническим семействам. С другой стороны, такие виды, как гороховая зерновка или виноградная филлоксе́ра проявляют строгую избирательность к кормовому растению: первая может жить и развиваться только на горохе, а вторая – только на виноградной лозе. Эта различная широта требований вида к факторам среды обозначается понятием «*экологическая пластичность*», или «*экологическая валентность*» вида.

В связи с этим различают экологически пластичные, т. е. более выносливые, или эврибионтные, виды, и экологически непластичные, т. е. маловыносливые, или стенобионтные, виды (от греч. *euros* – широкий и *stenos* – узкий). Если же подразумевается какой-либо определенный экологический фактор, например тепло, влажность среды, пища, местообитание и пр., то в зависимости от пластичности вида говорят об эвритермных и стенотермных, эвригигробионтных и стеногигробионтных, эврифагных и стенофагных, эвритопных и стенотопных видах и пр.

В целом специфичность требований к факторам среды и экологическая пластичность вида составляют его характерные черты, образуют его экологические параметры. Последние являются очень важными показателями свойств вида, его наследственных качеств и в целом составляют его *экологический стандарт*.

Проявляя избирательность по отношению к факторам среды, организмы тем самым как бы подчеркивают неравноценность этих факторов в создании благополучных условий жизни видов. Одни из этих факторов среды в процессе эволюции стали жизненно необходимыми – это соответствующие источники пищи, определенные показатели тепла, влажности среды и пр. Такие факторы среды нередко обозначают понятием «*условия существования*». Другие факторы могут не играть заметной положительной роли в жизни вида, будучи для него безразличными или даже отрицательными, – это, например, присутствие неподходящих кормовых ресурсов, неблагоприятных местообитаний, различных естественных врагов (паразитов, хищников) и пр.

Таким образом, разнообразие и изменчивость факторов среды в реальной природе составляют лишь одну сторону тех сложных взаимо-

отношений, которые возникают у организма со средой. Другой, не менее важной стороной является специфика избирательности по отношению к факторам среды, т. е. экологический стандарт вида. Взаимодействие этих двух сторон приобретает характер сложного и богатого содержанием явления, без вскрытия которого невозможно глубокое изучение экологии вида и экологии сообществ видов.

Высшей ступенью познания взаимоотношений вида со средой является теоретическая концепция о соответствии, или единстве, организма и условий его существования. Это соответствие проявляется в приспособительных свойствах вида к определенным факторам среды. Следовательно, организм необходимо представлять как порождение и как свойство среды; другими словами, организм и среда выступают как эволюционно согласованные системы.

7.3. Экологические ниши

Особи каждого вида не занимают биотоп в целом, а приспособлены к определенным его частям. Равным образом, каждый вид занимает определенное место в цепях питания, активен в течение определенного сезона и времени суток, может существовать лишь в определенном диапазоне температуры и влажности и т. д. Если совместить друг с другом все эти ограничения, получим экологическую характеристику вида или, как обычно говорят, его экологическую нишу. Очевидно, что экологическая ниша многомерна и представляет собой функциональную единицу биоценоза как единой системы. Образно говоря, экологическая ниша – это «рабочее место» вида в биоценозе, которое определяет функциональный статус организма в сообществе.

Естественно, что каждый вид, отличаясь морфологически и физиологически от других видов, в принципе, должен иметь специфическую, присущую только ему многомерную нишу. Однако в природе полная ниша никогда не реализуется, не только из-за ограниченного сочетания абиотических факторов в данном биотопе, но прежде всего из-за конкуренции между близкими видами. Экологические ниши видов никогда полностью не совпадают, но они могут значительно перекрываться по многим параметрам. Поэтому различают фундаментальную нишу – то, что в принципе могут организмы данного вида, и меньшую реализованную нишу, часть фундаментальной ниши, которую вид занимает, будучи тесним с разных сторон конкурентами.

Соответственно, при ослаблении или уничтожении вида конкурента данный вид может проявить часто неожиданные для человека воз-

возможности. То же происходит при появлении новых для данной местности растений, когда начинают формироваться новые консорции.

Следовательно, в зависимости от условий один и тот же вид может иметь разные реализованные ниши. В отличие от фундаментальных, реализованные ниши, занятые в разных географических районах разными видами насекомых, могут даже совпадать друг с другом. Естественно, что эти виды, оказавшись в одинаковых условиях, выполняя одинаковые функции в биоценозе и подвергаясь сходному отбору, становятся похожими друг на друга.

По трофическим связям пищевых цепей все организмы делятся на продуцентов, производящих органическое вещество, консументов, его потребляющих, и редуцентов, разлагающих мертвые организмы, их отмершие части или выделения на составные минеральные элементы. Консументы подразделены на фитофагов, хищников и паразитов. Среди редуцентов могут быть некрофаги, уничтожающие трупы; копрофаги, потребляющие экскременты; детритофаги, поедающие мелкие органические, преимущественно растительные частицы.

Отметим, что определение трофических связей – не всегда простая задача. Во многих случаях остается неясным, являются ли пищей детритофага растительные остатки или же он питается, например, мицелием грибов, пронизывающим лесную подстилку. Не менее сложной задачей является изучение питания хищников в естественных условиях.

Но экологические ниши могут быть определены и в другой плоскости – по пространственному распределению. Так, на дне водоема обитает бентос, в толще воды взвешен планктон и активно движется нектон, у поверхностной пленки обитает нейстон. В почве живут геобионты, на ее поверхности – эпигеобионты, в траве – хортобионты, на кустах – тамнобионты, на деревьях – дендробионты. Формы, обитающие преимущественно в воздушной толще, называют аэробиионтами.

Третья возможная экологическая классификация – по суточной ритмике, т. е. по времени активности и ее продолжительности.

Здесь приведено сильно урезанное подразделение экологических ниш только по трем категориям признаков, которые очевидны и часто используются биологами. Сочетание этих подразделений создает уже несколько десятков экологических группировок, вхождение в которые требует от животного ряда адаптаций. Однако приспосабливаться к жизни в большинстве этих группировок можно по-разному. Можно летать с помощью крыльев, активно перемещаясь в воздухе, как большинство крупных летающих насекомых. Можно летать, хотя и тоже

с помощью крыльев, но используя при этом практически только токи воздуха, подобно тлям (воздушный планктон). Наконец, полет возможен с помощью паутинки, как это делают гусеницы непарного шелкопряда первого возраста, а также пауки.

Следовательно, разные способы адаптации связаны с исходными морфологическими признаками объекта: размерами, отсутствием или наличием крыльев и т. д.

7.4. Жизненные формы

Сочетание экологической адаптивной характеристики с рядом морфологических признаков приводит к представлению о жизненной форме. Первое определение жизненных форм было разработано еще в начале XIX века, когда крупнейший естествоиспытатель Александр Гумбольдт создал первую классификацию экологических типов растений, основываясь на конвергентном подобию, возникающем благодаря сходной роли в биоценозах различных ландшафтов. Естественно, что при таком подходе растения, принадлежащие к разным, часто далеким друг от друга систематическим группам, оказываются объединенными в одну жизненную форму. Так, к форме кактусообразных А. Гумбольдт причислил также удивительно на них похожие африканские молочаи. В дальнейшем выделением и анализом таких жизненных форм занимались многие ботаники и зоологи.

По наиболее современному определению, данному И. Х. Шаровой (1987), «жизненная форма – это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов в любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора». Короче говоря, жизненная форма – это приспособительный тип организмов, обладающих внешним сходством. Понятия «экологическая ниша» и «жизненная форма» отличаются друг от друга как «рабочее место» и «реально работающий на этом месте». Как писал Д. Н. Кашкаров (1944), «не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует биоценоз».

Наиболее часто применяется иерархический тип классификации жизненных форм, в которой имеется несколько рангов подразделений. Как правило, порядок этих рангов выбирается произвольно, в зависимости от того, что считает автор классификации более существенным.

Общая классификация для всех насекомых была предложена В. В. Яхонтовым (1969). В ней за основной критерий принято местообитание насекомых. Он различает семь основных категорий жизненных форм, каждая из которых, в свою очередь, делится соответственно специализации вида. Перечислим эти основные категории: 1) геобионты – обитатели почвы; 2) эпигеобионты – насекомые, живущие на поверхности почвы; 3) герпетобионты – насекомые, живущие среди растительных и других органических остатков на поверхности почвы (очевидно, что насекомые, относящиеся к этой категории, являются или геобионтами, или эпигеобионтами); 4) хортобионты – обитатели травяного покрова; 5) тамнобионты – обитатели кустарников и дендробионты – обитатели деревьев могут рассматриваться из-за сходства приспособлений как одна жизненная форма; 6) ксилобионты – обитатели отмершей древесины; 7) гидробионты – водные насекомые.

В пределах каждой категории В. В. Яхонтов различает равноценные по рангу жизненные формы. Так, среди эпигеобионтов он выделяет, в частности, псаммобионтов, живущих на поверхности песка, петробионтов, заселяющих каменистые участки, и галобионтов – обитателей засоленных участков. Среди хорто-, тамно- и дендробионтов различаются эндо- и эктобионты, т. е. насекомые, живущие внутри растительных тканей или на поверхности растений. Таким образом, в данной классификации используются только два ранга признаков.

7.5. Взаимосвязи в экосистемах

Возможны два принципа классификации взаимосвязей в экосистемах. Первый и наиболее распространенный основан на типах взаимодействия между популяциями разных видов, на итоге действия одной популяции на другую. Соответственно, все взаимодействия делятся на взаимоотношительные (конкуренция), на положительные для одной стороны и отрицательные для другой (хищничество и паразитизм), на положительные для одной стороны и нейтральные для другой (комменсализм), на положительные для обеих сторон (протокооперация, мутуализм). Мы сознательно не употребляем здесь термин «симбиоз», т. е. совместное сожительство, так как он включает в себя различные взаимодействия – от паразитизма до мутуализма. Другой принцип – деление этих взаимосвязей по их содержанию, по их сути для популяции. Эта схема была предложена В. Н. Беклемишевым (1970), который подразделяет связи на топические (использование как местообитание

или временное укрытие), трофические (пищевые «цепи» и «сети»), фабрические (использование в качестве строительного материала) и форические (использование других объектов в качестве транспорта при миграциях – форезия). Так как обе эти системы дополняют друг друга, рассмотрим их последовательно.

7.6. Негативные и позитивные взаимодействия в популяциях

Межвидовая конкуренция – это взаимодействия между популяциями разных видов, претендующих на одни и те же ресурсы. Под ресурсами понимают обычно пищу и пространство, например места укрытий. Очевидно, что при изобилии ресурсов конкуренция не может возникнуть. Взаимодействия при конкуренции могут быть пассивными, когда один вид просто потребляет ресурсы, пригодные для другого. Однако гораздо чаще один вид активно вытесняет другой. Примеры конкуренции между разными видами насекомых были описаны выше. В целом взаимоотношения между разными видами насекомых в природе настолько хорошо «отлажены», настолько четко разграничены их экологические ниши, что жесткая межвидовая конкуренция проявляется лишь в редких случаях. Исключением здесь являются коротко-временно существующие и богатые органикой пищевые субстраты (навоз, падаль, плодовые тела грибов), где имеет место острая конкуренция как между самими насекомыми, так и между насекомыми и клещами, нематодами и грибами. Конкуренция, как правило, отрицательно отражается на популяциях всех конкурирующих видов.

Хищничество – питание другим живым объектом, приводящее к быстрой гибели последнего. В отличие от паразита, хищник никогда не живет на теле или внутри тела своей жертвы. Среди насекомых есть немало специализированных хищников, таких как богомолы, многие жужелицы и божьи коровки, мухи-ктыри, ряд клопов и т. д. Во многих случаях хищничество сопровождается дополнительным питанием выделениями растений, в том числе нектаром. Иногда хищничество может быть более или менее случайным, когда, например, жуки, живущие в муке или крупе, поедают личинок или куколок других видов. Сюда же следует отнести случаи каннибализма. Так как хищники обычно поедают насекомых разных видов, то определенная зависимость их численности от численности жертвы данного вида отсутствует. Поэтому роль хищника в регуляции численности сводится к функциональной реакции, когда хищники увеличивают количество своих

жертв лишь до определенного предела, обусловленного их агрессивностью и поисковыми способностями.

Паразитизм более широко распространен, чем хищничество. Паразит губит своего хозяина далеко не во всех случаях, хотя и питается тканями или жидкостями тела последнего. Возможны два типа паразитизма: *временный* и *стационарный*. В первом случае паразит проводит на теле хозяина лишь то время, которое необходимо для питания. Типичным примером такого паразитизма является кровососание на позвоночных. Комар, нападающий на человека, может потратить на питание несколько секунд, иксодовый же клещ может оставаться присосавшимся сутками. Однако вся остальная жизнь временного паразита проходит либо в открытой природе, либо в гнезде, норе или в жилище человека. Таких паразитов иногда называют микрохищниками.

Стационарные паразиты всю свою жизнь или же определенный ее период проводят на хозяине, оставаясь там и после питания, или же обитают внутри хозяина. Типичными примерами такого паразитизма являются вши, блохи, мухи-кровососки, сбрасывающие крылья после достижения жертвы. Очевидно, что к категории стационарных паразитов можно отнести и всех насекомых-фитофагов, независимо от строения их ротового аппарата. Паразитические личинки многих перепончатокрылых, длительно обитая на теле хозяина или внутри него, обычно вызывают гибель последнего, что приближает их деятельность к хищнической. Перепончатокрылые паразиты нередко бывают моно- или олигофагами, что приводит к возникновению более жесткой связи между численностью хозяина и численностью паразита (численная реакция). Поэтому от такого паразита можно ожидать более выраженной регуляции численности хозяина, но с определенным запаздыванием.

Стационарный паразитизм можно рассматривать как определенный вид симбиоза, хотя многие авторы понимают под симбиозом только положительные взаимодействия популяций.

Очень близка по смыслу к паразитизму так называемая *мюллеровская мимикрия* – подражание по окраске и поведению хорошо защищенным и несъедобным формам. Энтомологам известны примеры такой мимикрии, достигающей иногда удивительного сходства, как, например, у некоторых мух-сирфид и бабочек-стеклянниц, великолепно подражающих осам. Важный принцип такой мимикрии заключается в том, что модели подражания должны быть достаточно многочисленными. По-видимому, подражающий вид наносит своей модели определенный ущерб, снижая ценность предупреждающей окраски.

В случае так называемого *инквилинизма* насекомое использует укрытие, сделанное хозяином, а также запасы его пищи, предварительно убивая и съедая хозяина. Здесь хищничество сочетается с подобием паразитизма. Так, личинки некоторых ос-наездников сначала высасывают личинку-галлообразователя, а затем питаются стенками самого галла. Аналогичным образом самки некоторых муравьев проникают в гнезда других видов, убивают находящихся там самок и замещают их. Такое гнездо с чужой самкой живет не более двух лет, пока сохраняются рабочие гнезда-хозяина.

Другой пример симбиоза – *комменсализм*, в этом случае один партнер возлагает на другого регуляцию своих отношений с внешней средой, т. е. использует его в своих целях, но в отличие от паразитизма не приносит ему существенного вреда. В принципе, при обитании на теле хозяина и питании его отмершими тканями комменсалы мало чем отличаются от паразитов. Так, пухоеды, живущие на теле птиц, питаются чешуйками рогового слоя кожи, а иногда и перьями. При большом количестве пухоедов поедание ими перьев отрицательно сказывается на жизни птицы. Пухоеды, перемещаясь по коже, беспокоят своего хозяина. Наконец, эти насекомые могут заглатывать выступающие из расчесов капли крови. Один из типов комменсализма представляет собой *синойкия*, т. е. обитание в жилище хозяина и питание остатками его пищи. Комменсалами такого рода являются тараканы многих видов, издавна заселившие жилье человека. Другой пример – обитание в гнездах рыжих лесных муравьев очень мелких муравьев *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Эти сожители подбираются к рыжим муравьям в тот момент, когда последние обмениваются пищей, и уносят свою крохотную долю. Вообще в муравейниках живет множество самых различных насекомых, в том числе личинки жуков-бронзовок, листоедов-клитр, некоторых клопов. Большинство из них питается либо какими-то отходами муравейника, либо гниющим строительным материалом. Однако часть таких *мирмекофилов* выделяет специальные вещества, которые, как считается, «опьяняют» муравьев. В результате муравьи либо кормят своих нахлебников как личинок или друг друга, либо не препятствуют уничтожению ими яиц и личинок.

Очевидно, что эти примеры комменсализма могут быть истолкованы и как своеобразные варианты паразитизма, поскольку сожитель практически всегда наносит вред своему хозяину. К разряду редких случаев комменсализма, когда один вид пользуется защитой другого, не нанося последнему вреда, можно отнести пример Э. Пианки (1981).

Некоторые тропические птицы очень охотно гнездятся поблизости от гнезд пчел и ос. Это связано с тем, что птицы страдают от одного из видов оводов, откладывающих яйца на птенцов. Личинки оводов проникают внутрь тела птенцов и часто губят их. По-видимому, пчелы и осы отгоняют или ловят этих оводов. По крайней мере, заражение оводами близ пчелиных и осиных гнезд резко снижается.

В случае *протокооперации* (одного из видов симбиоза) пользу получают оба участника, однако их сотрудничество не является абсолютно необходимым и они могут прожить друг без друга. Приведем несколько примеров протокооперации. Так, муравьи многих видов охотно поедают сладкие выделения тлей, называемые медвяной росой. Но муравьи также приносят большую пользу тлям, оберегая их от хищников и паразитов. Утверждается даже, что муравьи уносят самок тлей на зиму и способны переносить тлей на сочные молодые побеги.

Другим примером протокооперации могут служить тропические муравьи ацтеки и деревья семейства цекропиевых. В стволах и ветках этих деревьев имеются большие полости, охотно заселяемые муравьями. Растение обеспечивает муравьям также и питание. В основании листовых черешков на специальных килевидных выростах появляются так называемые мюллеровские тельца. Кроме того, на черешках и нижней поверхности листьев имеются крохотные беловатые выросты – жемчужные железки. И те и другие содержат в значительном количестве гликоген – основной запасный углевод животных и грибов, не свойственный высшим растениям. По-видимому, и муравьи тоже приносят пользу цекропиевым деревьям, защищая их от других насекомых, прежде всего от муравьев-листорезов, и даже откусывая верхушки побегов лиан, касающиеся дерева. Правда, некоторые исследователи утверждают, что деревья без муравьев совершенно не страдают.

Наконец, наиболее тесная облигатная связь возникает при ярчайшей форме симбиоза – *мутуализме*. Таков симбиоз термитов и специфических жгутиконосцев, обитающих в их кишечнике. Благодаря наличию этих жгутиконосцев, способных разлагать одно из наиболее стойких веществ – клетчатку, термиты способны жить даже на диете из чистой ваты. Жгутиконосцы под влиянием гормона линьки термита образуют цисты, прикрепленные к внутренней оболочке заднего отдела кишечника. После линьки термит съедает сброшенную им шкурку вместе с цистами и таким образом восстанавливает фауну своих симбионтов.

Подобные внутренние симбионты могут быть обнаружены и в кишечнике многих других насекомых. Однако симбиотические отноше-

ния, конечно, не исчерпываются наличием внутренних симбионтов. В ряде случаев насекомые специально разводят полезные для них грибки, перенося их споры с места на место. Так, самки некоторых жуков-короедов в выгрызенном ими ходе под корой дерева готовят субстрат из опилок и собственных экскрементов, содержащих споры гриба определенного вида. Гриб разрастается под корой и служит единственной пищей для личинок. Споры гриба могут быть перенесены не только в кишечном канале, но и на поверхности тела жука в специальных порах кутикулы.

Муравьи-листорезы фактически создают специальную культуру грибов, выращиваемую ими на обрезках свежих листьев, удобренных выделениями муравьев. В экскрементах муравьев содержатся протеолитические, т. е. разрушающие белок, ферменты, грибы же способны разлагать клетчатку.

В последних двух случаях один симбионт частично поедает другого, т. е. имеет место паразитизм. Однако такое сожительство оказывается исключительно полезным для обоих видов. Подобным же образом многие насекомые, поедающие пыльцу, одновременно и переносят ее с цветка на цветок. Взаимное приспособление цветов и насекомых достигает высшей степени совершенства, в результате чего выигрывают и насекомые, и растения.

Таким образом, четкие грани в классификации взаимосвязей между видами отсутствуют. Не всегда возможно, например, разграничение паразитизма и комменсализма, даже в явно мутуалистических связях возможны элементы паразитизма и хищничества. Комар – временный паразит, нападающий на хозяина, а также личинка наездника, убивающая хозяина, во многом сходны с хищниками.

Формы взаимодействий присущи иногда всем активным стадиям в онтогенезе (вши), а иногда только определенным. Например, самки паразитических перепончатокрылых являются временными паразитами, так как обычно при откладке яиц питаются соками тела хозяина, а личинки – стационарные паразиты на том же хозяине, реже – хищники. Поскольку имаго перепончатокрылых ведут свободный образ жизни, их иногда называют паразитоидами. Этот термин неудачен, так как личиночная и имагинальная стадии (самки) являются паразитами. У блох имаго являются стационарными паразитами, а личинки, живущие в подстилке гнезда хозяина, – пример типичной синойкии.

7.7. Насекомые в экосистемах

Все живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и с неживой (косной) средой. На каждом участке пространства складывается более или менее устойчивый комплекс организмов и стабильный круговорот веществ между живой и неживой средой. Этот круговорот основан на притоке энергии извне (солнечной энергии). Таким образом, организмы и окружающая их среда образуют экосистемы.

Возможно подразделение экосистем либо по занимаемому ими пространству, либо по структуре связей между организмами. В принципе, эти подразделения переходят одно в другое.

В зависимости от величины охватываемого пространства экосистемы могут быть различных рангов, причем экосистема большего ранга представляет собой комплекс экосистем более низших рангов.

Высший ранг экосистемы – биосфера. Далее по рангу следуют экосистемы ландшафтных зон (тундра, тайга, степь), материков и островов. Наиболее часто рассматривается экосистема одного из низших рангов, складывающаяся на определенной, обычно относительно небольшой территории с более или менее однородными почвенными и климатическими условиями и обладающая определенным растительным сообществом (например, осоковое болото, сосновый лес, яблоневый сад, пшеничное поле). Такая территория носит название *биотоп*, все что на ней обитает и растет называют биоценозом, а в целом такая экосистема обычно именуется *биогеоценозом* (строго говоря, понятие «экосистема» несколько шире, так как включает в себя не только внутреннее, но и внешние взаимодействия обитателей биотопа).

Население какого-либо вида животных в пределах биотопа рассматривается как популяция.

Биоценоз – это сложная система, состоящая из продуцентов (растений) или других источников органического вещества (например, кучки навоза), консументов (фитофагов и хищников) и редуцентов. Поэтому недопустимы такие термины, как «энтомоценоз» или «фитоценоз». Можно, однако, говорить о комплексах насекомых, входящих в тот или иной биоценоз, или о населении.

Иногда используется также пространственное вертикальное подразделение биогеоценоза на ярусы. Так, можно говорить, например, о почвенном ярусе или о пологе леса. Здесь действительно образуются особые комплексы видов, тесно связанные друг с другом.

Микроучастки, отличающиеся особыми условиями от всего биотопа (поверхность листа или ствола, пень, труп животного, плодовое тело гриба) называют *микробиотопами*. Соответственно, весь комплекс растений, грибов, животных, заселяющих микробиотоп, может быть назван *микробиоценозом*.

Очень близко к предыдущему разделение насекомых на комплексы по их местообитанию.

Среди экосистем, рассматриваемых в плане взаимосвязей между живыми объектами, выделяют *консорции*. В пределах консорции все организмы четко объединены между собой трофическими связями. Обгоняющим центром консорции обычно является свободно живущее автотрофное растение, представляющее собой источник органического вещества для всех прочих организмов – от фитофагов до сверхпаразитов. В консорцию входят также организмы, использующие это растение в качестве укрытия. Иногда в качестве центра консорции принимают животное со всем специфическим комплексом членистоногих и других организмов. Консорции обычно складываются из более тесных группировок, возникающих, например, на грибе трутовике, растущем на стволе дерева, в галлах, на соке, вытекающем из поврежденного ствола, и, наконец, на различных частях растения. Можно также говорить о консорциях на отмерших гниющих деревьях, на трупах животных и их экскрементах, на плодовых телах грибов. Такие группировки одновременно имеют четко выраженные пространственные границы и совпадают с микробиоценозами.

В экологии используется также представление о *жизненной системе популяции*, центром которого является популяция изучаемого вида. Жизненная система включает в себя все виды организмов, с которыми изучаемый вид вступает в тот или иной контакт, а также абиотические факторы, влияющие на жизнь популяции.

Иногда рассматриваются также так называемые *коадаптивные комплексы*, под которыми понимают совокупность популяций разных видов, входящих в один биогеоценоз и связанных конкурентными или мутуалистическими отношениями.

Насекомые могут выступать как фитофаги, зоофаги и сапрофаги. При изучении роли насекомых в любом биогеоценозе начинают с определения их видового состава, а затем устанавливают положение данных насекомых в системе биогеоценоза и их взаимосвязи с другими видами. Возможны также три количественные характеристики данного вида: численность (плотность популяции), биомасса и поток энергии, проходящий через особей данного вида.

Экологический фактор представляет собой любой элемент среды, способный оказывать влияние на организм. К числу внешних факторов относятся свет, температура, влажность, соленость воды и т. д. Следует отличать отдельные факторы от их комплексов. Например, высота над уровнем моря существенно отражается на жизни всех организмов. Однако с высотой меняется целый комплекс факторов: температура воздуха, атмосферное давление, спектральный состав света и т. д.

Абиотические и биотические факторы среды. К числу *абиотических* факторов относятся любые воздействующие на организм физические поля (свет, электрические и магнитные поля, гравитация, ионизирующая радиация), климатические факторы (температура и влажность воздуха, ветер, атмосферное давление, осадки), свойства воды и почвы (например, pH, соленость).

Биотические факторы – это воздействие всего живого, окружающего организм, в том числе и особей своего же вида. Влияние биотических факторов будет рассмотрено далее. В данном подразделе только подчеркнем, что влияние абиотических и биотических факторов может быть взаимосвязано. Известно, например, что количество укрытий всегда ограничено. Если все лучшие укрытия уже заняты особями своего или других видов (биотические факторы), то особь вынуждена довольствоваться худшим укрытием, где она более подвержена воздействию абиотических факторов.

Абиотические факторы играют громадную роль в жизни насекомых в связи с малыми размерами последних. Действие любого фактора зависит не только от его уровня, но также от физиологического состояния организма и сочетания прочих абиотических и биотических факторов.

Макро-, мезо- и микроклимат. С помощью обычных метеорологических наблюдений мы получаем информацию о *макроклимате*. Он является хорошей характеристикой местности в целом.

Макроклиматические данные пригодны для анализа поведения насекомых во время их миграций в толще воздуха на открытых местах.

Мезоклимат – это климат ограниченного биотопа. Очевидно, что метеорологические наблюдения, проведенные на пшеничном поле, дадут несколько иные результаты, чем в березовой роще, а тем более в сомкнутом еловом лесу. Здесь будут различаться и освещенность, и температура, и влажность, и ветер.

Но наиболее отличается от макроклимата, т. е. от стандартных метеорологических наблюдений на метеоплощадке, *микроклимат*. Это

климат различных участков поверхности почвы или растений площадью от нескольких квадратных дециметров до 1 см и менее.

Так, слой воздуха толщиной в 1 см над весенней проталиной, расположенной на склоне, в солнечную погоду может прогреваться до 25 °С при температуре воздуха на высоте 1,5 м, равной 1 °С. Естественно, что в этом «пятне» теплого воздуха насекомые не менее активны, чем летом.

Таким образом, именно микроклимат определяет условия жизни таких мелких существ, как насекомые.

7.8. Основные принципы воздействия абиотических факторов

Экологические факторы могут влиять на поведение и уровень активности насекомых, на ход их обменных процессов, морфогенез и развитие. Они отражаются на таких важнейших характеристиках популяции, как плодовитость, смертность, возрастной состав, соотношение полов, уровень стремления к миграции. Абиотические факторы наряду с биотическими определяют существование вида в данной местности от его процветания до полного вымирания.

Влияние любого фактора может быть либо *непосредственным*, либо сигнальным. В первом случае фактор влияет на насекомое или механически (гравитация, электрическое поле, ветер), или изменяет уровень обменных процессов (температура) и состояние внутренней среды организма (иссушение при низкой влажности).

Во втором случае изменения какого-либо фактора могут быть очень незначительными и сами по себе не оказывать ощутимого воздействия на организм. Однако эти изменения служат сигналом, предвестником каких-либо серьезных для организма изменений среды.

Такие факторы всегда воспринимаются специальными рецепторами, клетки которых отличаются особой чувствительностью к данному фактору. Чаще всего в роли сигнального фактора выступает свет – определенный уровень освещенности или же длина светового дня.

Но сигналом могут служить также и изменения температуры или влажности, т. е. один и тот же фактор может оказывать и непосредственное, и сигнальное воздействие.

Сигнальные факторы играют громадную роль в жизни насекомых, помогая последним заранее готовиться к неблагоприятным изменениям среды. Вообще, по-видимому, о биологическом прогрессе можно судить по способности организма предугадать ситуацию заранее, пользуясь сигналами, предвещающими то или иное явление.

Периодически повторяющиеся во времени изменения среды можно предвидеть также и с помощью внутренних процессов в организме – биологических часов, что повышает надежность выживания. Если же явление не относится к периодическим и его трудно предвидеть, как, например, лесные пожары, вырубку леса, а также уборку урожая на поле, то при этом может погибать значительная часть насекомых.

Влияние любого фактора определяется прежде всего его уровнем. Так, при рассмотрении влияния температуры четко проявляются пределы, в которых возможно существование насекомых того или иного вида. При очень высоких или низких температурах насекомое обычно погибает. Нормальная же жизнедеятельность насекомого возможна лишь в значительно более узком диапазоне температур. Этот диапазон для определенных форм поведения, например для полета, может быть еще уже.

Обычно четко также выявляется зависимость существования насекомого от влажности воздуха. Однако предельный уровень относительной влажности не всегда губителен. При рассмотрении влияния ветра, света, электрического поля и некоторых других факторов выявляется, что снижение уровня этих факторов до нуля спокойно переносится насекомыми.

В принципе, для каждого из факторов может быть определен оптимальный уровень, при котором достигается максимальная плодовитость или жизнеспособность. Отметим, что положение этого оптимума будет зависеть также от сочетания других факторов, на фоне которых проводится наблюдение. Оптимум будет также меняться в зависимости от физиологического состояния особи и популяции в целом. Естественно, что эти оптимумы будут различны для разных популяций одного и того же вида в зависимости от их генофонда. Наконец, даже в пределах одной и той же популяции от поколения к поколению положение оптимума может изменяться, «плавать», постепенно популяция приспосабливается к новым условиям.

Способность насекомых данного вида приспосабливаться к разнообразным сочетаниям условий называют *экологической валентностью*. Естественно, что виды *стенотопные*, т. е. обитающие в биотопах со строго определенными условиями, отличаются малой экологической валентностью, а виды *эвритопные*, живущие почти всюду, – большой. Как пример крайне стенотопного вида можно назвать пещерного кузнечика *Dolichopoda euxina* Sem., способного жить только при низкой температуре и высокой влажности воздуха, а эвритопно-

го – синюю мясную муху *Calliphora erythrocephala* Mg., встречающуюся практически в любых биотопах.

Для стенотопных видов характерна *K*-стратегия отбора, основанного на приспособлении к резко очерченному комплексу условий и максимальному сохранению этого комплекса, относительно низкой плодовитости и малой способности к дальним миграциям. Наоборот, эвритопные виды, как правило, *r*-стратеги, быстро заселяют разнообразные биотопы, часто высокоплодовиты, а в результате в той или иной мере способны разрушить биотоп, в котором они поселились.

Несмотря на низкую экологическую валентность, стенотопные виды могут быть широко распространены. Дело в том, что насекомые великолепно используют вариации микроклимата в пространстве и времени, как бы выравнивая для себя среду. Отметим, что закон выравнивания среды нельзя понимать абсолютно. В зависимости от времени суток, сезона, физиологического состояния и стадии развития для насекомого оказываются оптимальными несколько различные сочетания условий, которые оно активно ищет для себя. Полностью же выравненная во времени и пространстве среда, например в термостате, неблагоприятна для многих насекомых. Как уже отмечалось, способность насекомых существовать больше определяется микроклиматом, чем макроклиматом. Поведенческие реакции, направленные на поиск и выбор оптимальных климатических условий среды, называют *эколого-климатическими адаптациями*.

Такие адаптации не требуют сложных морфологических или физиологических приспособлений и сводятся как к поиску участков с наиболее подходящим микроклиматом, так и к выбору во времени наиболее благоприятных условий для той или иной стадии развития, а также той или иной формы поведения.

В первом случае насекомые активно мигрируют в поисках наиболее благоприятных условий. Так, в северной части ареала насекомое выбирает наиболее сухие и прогреваемые места, а в южной – влажные и затененные. В зависимости от времени суток и погоды насекомые перемещаются также и в пределах одного биотопа в поисках укрытий или мест, наиболее благоприятных для той или иной формы активности, или даже в пределах одного растения, опускаясь вниз или поднимаясь вверх по нему.

Во втором случае, ориентируясь с помощью сигнальных факторов, прежде всего длины светового дня и уровня освещенности, насекомое

как бы «подгоняет» цикл своего развития и время своей активности в течение суток к изменениям условий во времени.

Распространение насекомых и площадь их ареалов, однако, нельзя связывать только с уровнем их экологической валентности или со способностью находить для себя наиболее благоприятные условия. Гораздо чаще распространение лимитируется биотическими факторами: конкуренцией с близкими видами или наличием хищников и паразитов. Кроме того, ареалы во многом зависят от геологической истории района.

На насекомое всегда действует комплекс факторов. Однако наиболее резким является воздействие того фактора, уровень которого находится возможно дальше от оптимального (*экологический закон минимума или лимитирующего фактора*). Сказанное относится не только к таким показателям жизнедеятельности, как выживание или способность размножаться, но и к поведению насекомых. Анализ влияния факторов среды на лёт насекомых на свет показывает, что количество пойманных за ночь насекомых может зависеть как от температуры, так и от влажности воздуха. Весной, в апреле – мае, при еще относительно холодной погоде и высокой влажности лёт определяется температурой и его связь с влажностью не обнаруживается. Позднее, в мае – июне, средний уровень температуры повышается и ее влияние на лёт перестает быть заметным, зато уровень влажности значительно снижается и теперь это главный фактор, определяющий величину сбора. В июле – августе с дальнейшим повышением температуры возникает отрицательная корреляция с ней и в ночи с особенно высокой температурой насекомые летят на свет в малом количестве. Влияние влажности в эти месяцы выражено еще резче. Таким образом, чем дальше фактор от оптимума, тем резче его влияние.

7.9. Реакции насекомых на неблагоприятные условия

Возможны различные пути сохранения особей и популяций в целом при неблагоприятном сочетании условий. Во-первых, это *физиологическая* реакция организма, позволяющая ему повысить устойчивость к неблагоприятному воздействию. При периодических изменениях среды на неблагоприятные интервалы времени приходятся стадии развития, наименее чувствительные к отрицательным воздействиям, обычно яйцо или куколка. Во-вторых, популяция способна сохраняться за счет ее *полиморфизма*, в результате которого какая-то часть

особой оказывается менее уязвимой и потом вновь восстанавливает всю популяцию. В-третьих, насекомые способны активно *мигрировать* как на малые расстояния в поисках места с более подходящим микроклиматом, так и на сотни или даже тысячи километров.

Высшей формой физиологического приспособления к неблагоприятным условиям среды (неблагоприятному сезону, излишне высокой плотности популяции, отсутствию или недостатку корма) является *диапауза*. Диапауза – это обусловленное нейрогуморальной системой состояние организма, характеризующееся пониженным обменом веществ, замедленным даже при благоприятных для него условиях развитием и повышенной устойчивостью к любым неблагоприятным воздействиям. У диапаузирующих насекомых изменено поведение, обычно они малоподвижны. У них извращена или отсутствует реакция на свет, силу тяжести, запахи, включая половые феромоны.

Диапауза возникает на определенных для каждого вида стадиях метаморфоза как ответ на определенные внешние сигналы, обычно предшествующие неблагоприятным изменениям среды. Этим она отличается, например, от холодового оцепенения, вызванного непосредственным действием низкой температуры. Это не означает, что диапауза – это всегда жестко закрепленное состояние, наступающее по принципу «все или ничего». Длительность диапаузы, глубина физиологической перестройки не только различны у разных видов, они определяются также стадией развития и уровнем внешнего сигнала.

Под влиянием сигнальных условий обычно происходят количественные изменения темпа развития. По-видимому, именно такие количественные реакции и являются эволюционной основой для развития сложного комплекса качественных приспособлений (диапаузы), который позволяет пережить неблагоприятное время. Между количественными и качественными реакциями есть постепенный переход.

Как диапауза, так и миграции позволяют насекомым избежать неблагоприятных условий во времени и пространстве, приурочить свое развитие к наиболее благоприятному времени года. Однако насекомые платят за эти приспособления энергетическими ресурсами, а следовательно, задержкой развития и снижением плодовитости.

Свет. Насекомые являются высокоорганизованными существами, регулирующими свою жизнедеятельность таким образом, чтобы заранее быть готовыми к любым изменениям среды. Свет же в большей степени, чем любой другой фактор, несет сигнальную предупреждающую функцию. Источниками света в природе являются: солнце; луна,

дающая тот же солнечный свет, но отраженный и несколько измененный; свечение верхних слоев атмосферы, заметное только в ночное время, а также свет звезд. К этому можно прибавить также и свечение некоторых насекомых. Жизнь насекомого полностью адаптирована к естественным источникам света, интенсивность излучения которых на земной поверхности регулярно и закономерно изменяется. Насекомые не смогли приспособиться к таким редким и нерегулярным источникам света, как лесные пожары. Большинство видов насекомых не смогло адаптироваться и к искусственным источникам света, количество которых на нашей планете с каждым годом увеличивается. Впрочем, ряд видов процветает в интенсивно освещенных ночью садах и парках.

Необходимо различать две основные характеристики света: его интенсивность (освещенность) и спектральный состав. Общепринято измерять уровень освещенности в люксах. Однако реальная освещенность не вполне пропорциональна потоку световой энергии, а дается с поправкой на спектральную чувствительность человеческого глаза. Как известно, спектральная чувствительность глаза насекомого отличается от таковой у человека заметным сдвигом в сторону коротких волн и частично захватывает область ультрафиолетового излучения. Поэтому яркий для глаза человека свет может быть тусклым для насекомого. Наоборот, источник света с мощным ультрафиолетовым излучением, например кварцевая лампа, создает, согласно люксметру, относительно невысокую освещенность, для насекомого же — это яркий свет. Разрабатывать специальную шкалу и, соответственно, особый люксметр применительно к глазу насекомого нецелесообразно, так как у каждого вида своя спектральная чувствительность.

Поэтому на практике обычно пользуются измерением освещенности в люксах, однако обязательно оговаривают, каким источником света она создана, указывая марку использованного источника света.

Суточные изменения освещенности отличаются большой регулярностью, так как происходят по астрономическим причинам. Уровень освещенности прежде всего зависит от высоты солнца над горизонтом. В середине на открытом месте и в ясную погоду освещенность может быть выше 50 тыс. лк, ночью же она падает до 0,01–0,001 лк и поддерживается в основном за счет свечения ночного неба. Облачность может снизить дневную освещенность до сотен люксов, а вечером в пасмурную погоду низкие значения освещенности наблюдаются лишь не намного раньше, чем в ясную. Лунный свет не создает освещенности выше 0,5–0,6 лк.

Спектр свечения ночного неба, в отличие от солнечного и лунного, линейчатый с наиболее интенсивными линиями в зеленой и ультрафиолетовой областях. Спектральный состав солнечного света меняется в зависимости от угла солнца над горизонтом. С уменьшением этого угла наиболее резко сокращается интенсивность ультрафиолетового излучения. Наоборот, в горной местности ультрафиолетовое излучение является особенно мощным.

Непосредственное воздействие света на насекомых наблюдается довольно редко. Было отмечено, что вспышка яркого света, например фотографическая, иногда приводит к гибели мелких насекомых (тлей, перепончатокрылых), по-видимому, из-за возникающего нервного шока.

Ультрафиолетовое излучение явно губительно для многих личинок насекомых, постоянно обитающих в почве, под корой или в других светонепроницаемых субстратах. У открыто же живущих насекомых покровы пигментированы, нередко хорошо отражают свет и практически непроницаемы для ультрафиолетового излучения.

Постоянное яркое освещение (более 1000 лк), как правило, отрицательно влияет на жизнеспособность насекомых, особенно на продолжительность жизни имаго. Наоборот, постоянная темнота может быть вполне благоприятной для жизни насекомых, в природе активных при дневном свете и столь различных, как трихограмма, дрозofiла или тли.

Уровень освещенности определяет способность насекомых к полету, так как для него требуется дистантная ориентация. Насекомое обычно не летает, если оно не способно различать окружающие его предметы, которые могут быть препятствием на его пути. Четким доказательством этому служит практически полное отсутствие в пещерах, куда не проникает дневной свет, каких-либо летающих насекомых. Исключением являются комары-долгоножки, проникающие глубоко в пещеры, а также некоторые мелкие мухи, зимующие в темноте, но недалеко от входа. Эти исключения все же подтверждают общее правило.

Комары-долгоножки при их медленном полете пользуются не столько зрением, сколько осязанием, ощупывая путь перед собой своими длинными ногами. Мелкие же мухи передвигаются в пещерах либо ползком, либо короткими прыжками.

Снижение освещенности до сумеречной является почти непреодолимым препятствием для полета большинства дневных насекомых. Ночные же насекомые способны к полету при очень низких освещенно-

стях благодаря специальным приспособлениям их зрительного аппарата. Громадные сборы летающих насекомых, проведенные в Англии на Ротамстедской станции, показали, что именно уровень освещенности является главным фактором, определяющим время лёта насекомых.

Предпочитаемая освещенность. Освещенность в одно и то же время неодинакова в разных биотопах, например в поле и под пологом леса. Насекомые пользуются этим и активно находят зоны с предпочитаемой ими освещенностью. Иногда насекомых делят на фотофилов и фотофобов. Эти представления, конечно, относительны, так как в зависимости от физиологического состояния, времени суток и сезона насекомые одного и того же вида могут совершенно по-разному относиться к свету. Тем не менее бабочки-белянки лишь в редких случаях могут быть обнаружены в лесу, а бабочки-сатириды средней полосы, наоборот, не встречаются на открытых местах.

Реакция насекомых на свет может зависеть от возраста даже в пределах одной стадии развития. Так, только что выведшиеся жуки заболонники *Trypodendrum lineatum* Oliv. гораздо больше стремятся к свету, чем старшие особи. Наоборот, жуки-кожееды *Trogoderma glabrum* Herbst. сразу после выхода из куколки обладают мягкими покровами и уходят от света. Через день-два у большинства этих жуков выявляется четкая положительная реакция на свет. Однако к концу жизни они опять стремятся в более темные места. Примерно такие же изменения фотопреферендума наблюдаются в течение жизни у имаго жуков – мучных хрущаков.

У личинок разных возрастов реакция на свет может быть прямо противоположной. Так, личинки комаров-дергунов младших возрастов, а также младшие личинки некоторых ручейников стремятся к свету, что обеспечивает им подъем к поверхности и способствует их расселению с токами воды. Позднее эти личинки отрицательно реагируют на свет, углубляясь в толщу ила или используя другие укрытия. Перед окукливанием личинки насекомых, как правило, предпочитают затененные места.

Реакция на свет зависит также от уровня температуры и влажности. Свет и в этом случае выступает как сигнальный признак более теплого и (или) сухого пространства. Соответственно, реакции насекомых меняются в зависимости от потребностей последних. Так, с повышением температуры воды заметно ослабевает упомянутая выше резко положительная реакция на свет личинок комаров-дергунов младших возрастов. При высокой температуре уходят в темноту мухи *Eristalis*

tenax L. и *Pollenia rudis* F., многие жуки-чернотелки, зерновой долгоносик *Calandra granaria* L.

Понижение температуры ниже оптимума также часто является причиной стремления насекомых укрыться в тени. Это, скорее всего, связано с поиском убежища для переживания похолодания. Так, жуки *Blasitophagus piniperda* L. отрицательно реагируют на свет при температуре выше 37 °С и ниже 10 °С, мухи *Eristalis tenax* L. – выше 20 °С и ниже 10 °С. Максимум положительной реакции на свет у жука-блестянки *Meligethes aeneus* F. достигается при 20 °С.

Очевидно, что насекомое не всегда удачно выбирает укрытие. Если это укрытие не спасает от жары, то, казалось бы, дальнейшее повышение там температуры должно приводить ко все большему стремлению от света. В результате насекомое будет оставаться в этом укрытии, пока не погибнет от перегрева. Однако, например, у пустынных чернотелок при высокой температуре около 40 °С опять возникает резко выраженное, но кратковременное стремление к свету. Благодаря этому жуки покидают такое неудачно выбранное укрытие и находят новое.

Но такое переключение реакции при слишком высокой температуре наблюдается не у всех насекомых. Описан эксперимент, в котором мух цеце держали в альтернативной камере, одна половина которой была затемнена, а другая освещена. Нагревали темную половину камеры. С повышением температуры мухи уходили с более прохладной светлой половины в темную и там «зажаривались» заживо.

При низкой влажности воздуха насекомые обычно стремятся в темноту. Такое изменение реакции на свет четко выражено у некоторых чернотелок и жуков-короедов, у блестянок *Meligethes*. Однако возможны и противоположные явления. Так, листоед *Chrysomela varians* Schall. фотопозитивен при нулевой влажности, при относительной влажности 34 % безразличен к свету, а начиная с 77%-й влажности отрицательно реагирует на свет. Сходная зависимость реакции на свет от уровня влажности отмечена у жуков заболонников и комаров-долгоножек. Интересно, что и здесь предусмотрен механизм, позволяющий покинуть неблагоприятное убежище. Так, зерновые долгоносики и мучные хрущаки после «подсушивания» стремятся к свету.

Суточные изменения фотопреферендума в ряде случаев могут быть выражены очень резко. Так, жуки-кожееды *Trogoderma glabrum* Herbst., помещенные в альтернативную камеру со светлой и темной половинами, днем явно предпочитают освещенную зону. Но начиная с 18 ч они один за другим уходят в темноту и к вечеру светлая полови-

на камеры становится пустой. Так продолжается всю ночь, а утром жуки вновь выходят на свет. Нетрудно заметить, что в ночное время тараканы и сверчки гораздо меньше боятся света, чем днем. Личинки комаров *Chaoborus* также ночью безразличны к свету, а в дневное время уходят от него.

Таким образом, можно отметить, что суточный ритм изменений фотопреферендума особенно четко выражен у дневных насекомых, прячущихся ночью в укрытия. Очевидно, что и в природе эти объекты подвергаются наиболее контрастным изменениям освещенности, так как в укрытии в любое время суток освещенность ниже, чем под открытым небом. У дневных насекомых, редко использующих укрытия или совсем не нуждающихся в них, суточные изменения фотопреферендума слабо выражены или совсем отсутствуют (например, у ночующих на растениях колорадских жуков *Leptinotarsa decemlineata* Say. и жуков-кожееядов рода *Anthrenus*, у бабочек крапивниц (*Vanessa urticae* L.)). У сумеречных и ночных форм суточные изменения фотопреферендума можно наблюдать обычно в тех случаях, если насекомое днем находится в глубоких укрытиях или зарывается в почву (уховертки, чернотелки, жуки-железники).

Можно считать общим правилом, что во время своей активности насекомое предпочитает более высокий уровень освещенности, чем во время покоя. В целом это соответствует реальному субъективному суточному ходу освещенности даже и для многих ночных объектов, так как в глубоких укрытиях днем может быть даже темнее, чем ночью под открытым небом. У ночных же насекомых, практически не использующих укрытия, таких как ночные бабочки, днем резко снижается чувствительность фоторецепторов.

Не менее четко выражены и сезонные изменения фотопреферендума. Как правило, в зимнее время насекомые стремятся в темноту, а с весны их начинает привлекать свет.

Реакция на свет помогает насекомому спастись при преследовании или резком и неблагоприятном изменении условий. Наблюдения в камерах для определения фотопреферендума показывают, что у большинства насекомых, помещенных в камеру, реакция на свет принципиально отличается от той, которая имеет место через полчаса. У возбужденных пересадкой насекомых, как правило, резко выражено стремление либо к свету, либо от него, у спокойных же насекомых эта реакция более нейтральна. Однако стоит лишь немного побеспокоить насекомых, например постучать по камере, как сразу возобновляется та же резкая реакция, что и была в начале эксперимента.

Знак реакции на свет возбужденного насекомого зависит от особенностей его биологии. Насекомые, способные быстро взлетать, при возбуждении обычно стремятся к свету (мухи, многие бабочки и перепончатокрылые). Насекомые же, совсем не летающие или редко использующие полет, убегают в темноту. Подобная закономерность явно адаптивна. Если насекомое способно быстро летать, то при опасности ему необходимо возможно скорее выбраться на открытое пространство, где не будет препятствий для полета. Сигналом открытого пространства является свет. Если лучше спрятаться в укрытие, насекомое бежит в темноту, а если оно находится на вертикальной поверхности, то просто падает вниз.

Лёт насекомых на искусственный свет. Лёт насекомых на свет – парадоксальное явление. В самом деле, летящее насекомое, увидев лампу, поворачивает к ней и приближается, как будто притягиваемое магнитом.

Поблизости от источника света у насекомого часто резко нарушаются ориентация и координация движений и оно может погибнуть, влетев в огонь.

На свет летят представители почти всех отрядов насекомых с самым различным образом жизни. В основном это насекомые, активные в сумерки и ночью, но иногда у источника света оказываются и типично дневные формы. Прилет дневных насекомых ночью, скорее всего, объясняется тем, что они или оставались у источника света с вечера, или же кто-то их побеспокоил. Дневные насекомые, находящиеся в садке и принявшие ночью позу сна (например, дневные бабочки: траурница, павлиний глаз), могут быть разбужены механическим подталкиванием и тогда летят на свет вместе с ночными бабочками. В принципе же лёт на свет не ограничен только ночным временем. Днем под пологом леса на свет лампы, дающей ультрафиолетовое излучение, прилетает много мелких дневных насекомых. Если активных дневных насекомых днем выпустить в комнату с занавешенными окнами и горящей лампой, то они полетят на свет этой лампы в точности так же, как и ночные насекомые в ночное время. Во время полного солнечного затмения в середине дня на свет летят и сумеречные, и дневные насекомые. Следовательно, насекомые, если они активны, реагируют одинаково на помещенный в темноте источник искусственного света, независимо от их образа жизни.

Лёт на свет особенно типичен для насекомых в силу особенностей работы их нервной системы, включающей значительное количество

жестко запрограммированных этапов. В любом случае лёт на свет возникает на основе естественных реакций, имеющих для насекомых большое экологическое значение.

Практическое использование лёта насекомых на свет. Источники искусственного света в сочетании с ловушками, собирающими прилетевших насекомых (светоловушками), используются для фаунистических сборов, изучения сезонных и других изменений численности, получения биомассы насекомых в качестве корма для других животных, а также иногда и для уничтожения вредных насекомых.

Сборы насекомых на искусственный свет, особенно с примесью ультрафиолетового излучения, позволяют значительно расширить списки видового состава насекомых, однако некоторые ночные и сумеречные виды совсем не привлекаются светом или прилетают к нему очень редко. Соотношение численности разных видов в сборах на свет, безусловно, ничего не говорит о реальном соотношении их численности в природе. Тем более по этим сборам нельзя судить о реальном соотношении полов в популяции. Так, в Подмоскowie на свет прилетают как самцы, так и самки непарного шелкопряда, причем в сборах оказывается вдвое больше самцов, чем самок. На Черноморском же побережье Кавказа на свет прилетают только самцы этого вида. В такой же степени по сборам на свет нельзя судить и о физиологическом состоянии самок. Очевидно, что отсутствие в сборах самок того или иного физиологического возраста говорит либо о том, что их еще нет в природе, либо о том, что они еще или вообще не летят на свет.

Аналогичным образом суточный ритм прилета на свет дает сильно искаженную картину суточной активности. Конечно, если насекомые вообще не летают в данное время суток, трудно ожидать, что они в это время полетят на свет. Тем не менее в результате одновременных наблюдений за уровнем активности бабочек-совок разных видов в садках и за лётом таких же бабочек на свет выявлена отрицательная корреляция между общим уровнем активности и численностью сбора на свет. Чаше всего насекомые становятся активными существенно раньше, чем наблюдается их лёт на свет.

На практике часто используют светоловушки для слежения за численностью насекомых разных видов. Насколько получаемая таким образом информация соответствует истине? Безусловно, нет строгого соответствия между изменениями численности в природе и величиной сбора на свет. Как доказывает сравнение сборов одних и тех же видов насекомых оконными ловушками и светоловушками, первое появле-

ние насекомых в сборах на свет может запаздывать на 2–3 недели. Такое расхождение объясняется тем, что весной и в начале лета эти насекомые летают раньше вечером при таких высоких освещенностях, когда лёт на искусственный свет еще невозможен.

Массовый прилёт на свет, скорее всего, свидетельствует о высокой численности.

Однако известны примеры, когда массовые сборы имели место только за счет пролетающих через данный район мигрирующих насекомых, например бабочки-карадрины *Laphygma exigua* Нб. И до массового лёта на свет, и после него численность карадрины в данном районе была почти равна нулю, а вспышка массового размножения возникла за тысячу километров от места наблюдения. Малый прилет тем более не говорит о низкой численности вида. Улов на свет определяется не только численностью, но также и физиологическим состоянием насекомых, метеорологической и геофизической обстановкой, уровнем лунного освещения. Все это существенно усложняет интерпретацию результатов сборов насекомых на свет. Тем не менее именно светоловушки оказываются во многих случаях наиболее надежным и удобным способом для контроля за численностью вредных видов, а также для выявления карантинных объектов.

Светоловушка, особенно с приспособлением для всасывания воздуха, в благоприятные ночи может собирать килограммы насекомых. Применение светоловушек в качестве истребительного средства оказывается в большинстве случаев нерациональным, несмотря на большое количество вылавливаемых насекомых. С одной стороны, светоловушки, подобно инсектицидам, вместе с вредными уничтожают большое количество редких и полезных насекомых. С другой – процент привлеченных светом насекомых очень мал по сравнению с реальной численностью популяций. Часто на свет прилетают самки насекомых, уже отложившие яйца. Эксперименты показывают, что для успешной защиты урожая на поле требуется расставить значительное количество светоловушек и подвести ко всем электроэнергию. Тем не менее есть ряд сообщений об удачной защите поля, например, от табачного бражника или от кукурузного мотылька, о защите растений защищенного грунта и шампиньонов в теплицах. Так как применение светоловушек довольно дорого и сложно, то их можно рекомендовать только для небольших участков с наиболее ценными сельскохозяйственными растениями.

Разработано много различных конструкций светоловушек. Чаще всего они представляют собой воронку, располагаются под лампой,

которая направляет падающих насекомых в контейнер с фиксирующей жидкостью (спирт, формалин, иногда бензин). Если необходимо сохранить насекомых живыми и возможно меньше их повредить, используют большой контейнер (обычно трехлитровую банку), свободно заполненный мятыми полосками бумаги. Сверху ловушка прикрыта плоской или большой конической крышкой, предохраняющей ее от дождя. В ряде конструкций используются также отражающие экраны, поставленные вокруг лампы радиально, так, чтобы минимально задерживать свет.

Свет регулирует годичный жизненный цикл насекомых: длинный фотопериод способствует беспрепятственному развитию видов, короткий (наступает в конце лета – начале осени) – переходу в состояние диапаузы. Короткий фотопериод означает, что скоро наступят неблагоприятные осенне-зимние условия, что нужно производить физиологическую перестройку организма. Короткодневный тип развития характерен для тутового шелкопряда, волнянки, краснохвоста, совки треугольной. Большинство насекомых относят к длиннодневному типу развития.

Прямая и рассеянная солнечная радиация влияет на изменение температуры тела и поведение насекомых. В темную и светлую часть суток изменяется активность различных видов организмов. Среди насекомых различают дневные, сумеречные и ночные группы. Группа дневных бабочек (белянки, нимфалиды, парусники) летает, откладывает яйца днем. Сумеречные насекомые – бражники, пластинчатоусые, ночные – совки.

Насекомые реагируют на различный спектральный состав света, обычно лучше воспринимая коротковолновую часть спектра, в том числе ультрафиолетовые лучи. На свет летят совки, яблонная плодожорка, хуже сетчатокрылые, божьи коровки.

Роль инфракрасного излучения в жизни насекомых. О возможности восприятия насекомыми инфракрасных лучей известно гораздо меньше, чем ультрафиолетовых. Чувствительность глаза насекомого довольно резко спадает в красной области спектра. Большинство насекомых плохо видят при красном освещении, что часто используется экспериментаторами для ночных наблюдений. Инфракрасное излучение, если оно воспринимается насекомым, должно, скорее всего, действовать не на зрительные, а на какие-то другие рецепторы.

Предполагалось, в частности, что златки и усачи находят в полете зону бывшего лесного пожара, пользуясь тем, что выгоревшая часть

леса гораздо больше прогревается солнцем и является мощным источником инфракрасного излучения.

Была выдвинута также гипотеза о роли инфракрасного излучения в сближении полов у ночных бабочек. Температура тела летящей бабочки заметно выше температуры окружающего воздуха, и, следовательно, оно является источником инфракрасных лучей. Поток этих лучей, испускаемых телом летящей бабочки, ритмически прерывается с определенной частотой взмахами крыльев. Предполагается, что самец находит и отличает самку своего вида, воспринимая модулированные таким образом инфракрасные лучи.

Роль света в пространственной ориентации насекомых. Экологическая роль менотаксиса была отмечена при анализе причин лёта насекомых на свет. Такая ориентация под определенным углом к световому потоку дает возможность насекомому, двигаясь прямолинейно, преодолевать максимальное расстояние при миграции, а также быстро пересекать неблагоприятную для него зону. Однако солнце движется по небосводу, поэтому при сохранении постоянного угла по отношению к солнечным лучам реальный курс насекомого на местности будет постепенно изменяться. Очевидно, что подобный тип ориентации совершенно неприемлем, когда насекомое должно двигаться в строго определенном направлении независимо от времени суток. Чтобы все время сохранять один и тот же курс, некоторые насекомые способны вносить регулярную поправку на движение солнца по небосводу.

В условиях эксперимента, когда такому насекомому предлагается в качестве ориентира неподвижная горящая лампа, направление его курса должно определенным образом изменяться в течение суток. Именно такая ориентация по небесным телам с поправкой на время – *астро-таксис* – была обнаружена у некоторых живущих на поверхности воды клопов-водомерок, околотовых жуков-стафилинов, а также у пауков, способных передвигаться по поверхности воды. Сходная ориентация имеет место и у ракообразных, живущих у края воды на берегу моря. Все эти членистоногие при необходимости безошибочно возвращаются на берег или в воду, имея заранее строго регламентированное для каждой популяции направление бегства. Интересно, что если прибрежных жуков-стафилинов, обладающих подобной реакцией возвращения на берег, перенести от одного берега реки к противоположному, то эти жуки побегут в совершенно ложном для их спасения направлении – к середине реки.

Очень хорошо изучен астротаксис на примере ориентации медоносной пчелы. Здесь наблюдается запоминание строго определенного курса на местности по направлению к взятку и обратно – к улью. На протяжении жизни пчелы этот курс должен многократно изменяться, чем он отличается от жестко установленного курса более примитивных насекомых. Кроме того, пчела способна «переключаться» с курса, ведущего к взятку, на диаметрально ему противоположный при возвращении назад к улью.

Температура. Температура – важнейший экологический фактор, особенно резко влияющий на жизнь насекомых. Температура более или менее закономерно меняется в течение суток и от сезона к сезону. Наиболее резкие суточные изменения температуры отмечены в пустынях. Быстрее всего нагревается в солнечных лучах и остывает после захода солнца поверхность почвы, если она не затенена растительностью.

Чем глубже находится слой под поверхностью почвы, тем меньше там суточные и сезонные колебания температуры и тем ближе она к среднегодневному уровню.

Нагрев поверхности пропорционален синусу ее наклона по отношению к солнечным лучам. Соответственно, на склонах, ориентированных по-разному к странам света, температура воздуха над поверхностью может отличаться на несколько градусов. Как уже отмечалось, растительный покров, особенно лес, существенно сглаживает колебания температуры.

Особые температурные условия возникают у самой поверхности растений. Листья растений и стволы деревьев могут нагреваться в солнечных лучах и быть теплее воздуха на несколько градусов. Однако, если растение находится в пустыне или полупустыне при низкой влажности воздуха и испаряет много воды, подобно бахчевым или хлопчатнику, температура поверхности листьев и стеблей в середине дня оказывается ниже температуры воздуха на 15 °C и более. Особые условия создаются в нижней части стебля, пропускающего из глубины почвы поток воды к испаряющим листьям. Здесь днем во время интенсивной транспирации температура может быть даже ниже, чем ночью, когда транспирация останавливается. В целом колебания температуры на поверхности растения часто существенно сглажены по сравнению с температурой воздуха. Своеобразные условия могут возникать под корой деревьев, особенно стоящих на открытых местах. Здесь прогрев солнечными лучами может существенно повы-

шать температуру, особенно в весеннее время при еще малом угле подъема солнца.

Следовательно, насекомые имеют большие возможности, перемещаясь в пределах биотопа или зарываясь в почву, находить для себя наиболее благоприятные условия. Соответственно, и температура, с которой реально имеет дело насекомое, может существенно отличаться от обычных метеорологических показателей. Температура оказывает существенное влияние на поведение насекомых, накладывает определенные рамки на их способность выжить, видоизменяет морфологию и окраску особей.

Влияние температуры на поведение насекомых. Температура может оказывать двоякое воздействие на насекомых. Во-первых, с ее повышением и соответственным увеличением скорости обмена веществ появляется возможность того или иного рода поведения, а также увеличивается скорость движения (непосредственное воздействие). Во-вторых, температура среды и ее изменения воспринимаются терморепцепторами, при этом насекомое может активно искать благоприятную для себя зону и уходить из неблагоприятной (сигнальное воздействие). Как слишком низкие, так и слишком высокие температуры подавляют активность.

Соответственно, температура может почти полностью определять поведение насекомых в арктических условиях, где активность возможна лишь в течение короткого интервала времени, в умеренной зоне – зимой, весной и поздней осенью, в отдельные дни и летом, а в пустынной зоне – почти ежедневно в летнее время.

Диапазон температур, в пределах которого возможна активность, конечно, различен для разных видов. Клещи, жуки, цикадки и крылатые муравьи более чувствительны к понижению температуры, чем двукрылые и бабочки. В целом насекомые, летающие летом, гораздо менее устойчивы к низким температурам, чем весенние и осенние. Лёт ранневесенних видов не останавливает даже температура в 0 °С. Высокая температура в середине дня заметно снижает активность многих насекомых. В целом, кривая зависимости скорости движения от температуры, полученная на примере поведения рабочих муравьев, отдаленно напоминает кривую нормального распределения – как высокие, так и низкие температуры подавляют активность. Несколько иначе выглядит кривая зависимости процента подвижных особей от температуры. Здесь этот процент резко возрастает при достижении температурного порога, а далее остается неизменным для довольно большого диапазона температур.

Разные типы подвижности и активности насекомых ограничены различными температурными диапазонами. Так, полет допустим в пределах более узкого температурного интервала, чем ползание. Тип полета тоже зависит от температуры воздуха. Движение крыльев бобовой тли может наблюдаться с 6,5 °C, горизонтальный полет при сбрасывании с высоты – с 13 °C, а активный полет – с 15 °C.

Особенно четко зависит от температуры возможность спаривания насекомых. Интересно, что у многих мух спаривание имеет место только после энергичных и продолжительных движений, особенно в прохладную погоду. Поэтому не исключено, что «брачные танцы» насекомых могут иметь помимо этологического и чисто физиологическое значение.

Насекомые активно ищут участки с наиболее благоприятной для них температурой. Яркий пример связанных с температурой ежесуточных вертикальных миграций дает поведение большой хлопковой тли (*Acyrtosiphon gossypii* Mordv.) на растениях хлопчатника. Поздним утром и в начале дня тли сидят на освещенных солнцем верхушечных листьях растения. В середине дня они спускаются по растению вниз, где значительно прохладнее. Часть тлей в это время прячется в трещинах почвы около растения. Позднее, к вечеру, они переходят на стебель и постепенно перемещаются вверх. Некоторые тли опять переходят на верхушечные, освещенные солнцем листья. Ночью они располагаются в основном на стебле, а ранним утром, когда холоднее всего, до 80 % тлей концентрируется в виде грозди около точки роста – наиболее теплой части растения. В результате таких перемещений суточные изменения температуры для тлей существенно сглаживаются. Днем температура, при которой они находятся, ниже температуры воздуха на 10–15 °C, а ночью – выше на 2–3 °C. Подобные перемещения по растениям описаны и для многих других насекомых.

Температура тела насекомых может существенно отличаться от температуры воздуха в результате физиологических процессов. Благодаря мышечным движениям тело насекомого может нагреваться. Температура тела летающих бабочек, мух и перепончатокрылых всегда около 35–40 °C и мало зависит от температуры окружающего воздуха. Сохранению тепла у ночных насекомых может способствовать густой волосной покров. Но даже и у неподвижных живых насекомых из-за обменных процессов температура тела выше окружающей на 0,1–0,5 °C. Другая причина повышения температуры тела насекомых – это их

нагрев в солнечных лучах, особенно резко проявляющийся в высокогорной местности. На низменности отмечен дополнительный нагрев тела насекомого немногим более 5–6 °С, в горах эта разность температур может достигать 30 °С. Насекомые способны активно изменять уровень нагрева тела, принимая разные позы по отношению к солнечным лучам или раскрывая крылья, служащие отличным приемником тепла. Дневные бабочки принимают широко известную красивую позу с распростертыми крыльями только в относительно прохладную погоду, в жаркую же погоду крылья их захлопываются над спинкой сразу же после посадки.

Очень большое значение в регуляции температуры тела насекомых имеет их окраска.

Типичные для многих дневных насекомых металлические окраски отражают излишнюю солнечную радиацию. Ночью особенно неблагоприятны темные окраски, так как они способствуют потере тепла путем радиации. Поэтому в среднем ночные насекомые заметно светлее, чем дневные.

Влияние низких и высоких температур на насекомых. Жизнь любого насекомого возможна только в определенном температурном интервале.

В этом отношении различают шесть следующих температурных зон:

1. Зона активной жизни лежит в среднем в пределах от 3 до 40 °С. Примерно в середине этой зоны – температуры, обеспечивающие минимальную смертность и максимальную плодовитость насекомых.

2. Нижняя зона переживания (зона холодового оцепенения), в которой возможность выжить зависит от уровня температуры, продолжительности ее воздействия и, конечно, от вида насекомого.

3. Нижняя смертельная (летальная) зона, в которой происходит замерзание и кристаллизация жидкостей тела, а также повреждение кристаллами протоплазмы клеток. Эти необратимые изменения несколько различны у разных видов.

4. Зона витрификации, в которой жидкость, вместо того, чтобы образовывать кристаллы, становится витрифицированной, т. е. подобной стеклу. Витрификация возможна далеко не у всех насекомых. При этом происходит приостановка всех жизненных процессов, аналогичная анабиозу. В таком состоянии насекомое может вынести охлаждение почти до абсолютного нуля. Однако витрифицированная жидкость неустойчива и может постепенно кристаллизоваться.

5. Верхняя зона переживания (зона теплового шока), в которой, так же как и в нижней зоне переживания, продолжительность жизни насекомых зависит от уровня температуры и длительности ее воздействия.

6. Верхняя смертельная зона, в которой происходят необратимые явления: коагуляция белков и инактивация ферментов.

Влияние температуры на насекомое во многом зависит от его вида и образа жизни.

Насекомые, обитающие в умеренной, а тем более в полярной зоне, наиболее устойчивы к низким температурам. Многие из этих насекомых легко переносят многократное замерзание и оттаивание. В умеренной зоне устойчивость насекомых к холоду закономерно изменяется в зависимости от сезона и наиболее высока в середине зимы, при этом наиболее устойчивыми оказываются насекомые, зимующие не под снежным покровом, а под корой деревьев и в пустых стеблях растений. Холодостойкость водных насекомых относительно мала в любое время года.

Если охлаждение не является очень глубоким и наступило внезапно, насекомое впадает в состояние холодового оцепенения. При повышении температуры такое насекомое быстро становится активным. В оцепеневшем состоянии насекомые могут без особого вреда для себя находиться от нескольких дней до нескольких недель. Временное охлаждение, задерживающее развитие и существенно удляющее жизнь насекомого, часто используется энтомологами в практической работе. Обычная температура холодильника (2–4 °C) вполне достаточна для хранения насекомых. Следует помнить, что насекомые при таком хранении погибают не столько от холода, сколько от высушивания. Поэтому рекомендуется садок с насекомыми помещать в плотно закрытый полиэтиленовый пакет с куском ваты, смоченной водой.

В природе холода наступают в определенное время года, и перед наступлением неблагоприятного сезона в организме насекомого происходят иногда очень глубокие физиологические перестройки. Они связаны с определенным физиологическим состоянием – диапаузой.

Что происходит с насекомыми при дальнейшем понижении температуры? Появление ледяных кристаллов в клетках тканей насекомого, по-видимому, для него всегда смертельно. Тем не менее ряд насекомых способен переносить морозы в течение длительного времени.

Таких насекомых можно разделить на две категории: устойчивые к замерзанию (после замерзания внеклеточной жидкости они остаются

живыми) и неустойчивые (гибнущие после замерзания, но имеющие специальные приспособления, чтобы ему противостоять). По-видимому, в редких случаях возможно и сочетание устойчивости к замерзанию с механизмами, препятствующими замерзанию. Явление витрификации если и встречается, бывает сравнительно редко, и само это состояние воды достаточно неустойчиво.

Устойчивость к замерзанию не встречается среди филогенетически низших групп насекомых, а также среди многоножек, скорпионов и пауков. Такую устойчивость выработали лишь некоторые двукрылые, бабочки, жуки и сетчатокрылые, и то лишь на определенной стадии развития. У этих насекомых жидкости тела замерзают при относительно высокой для насекомых температуре – не ниже -10°C . Особенно у этих насекомых является наличие в гемолимфе особых белково-подобных веществ, способствующих образованию кристаллов льда между органами. Эти кристаллы притягивают к себе молекулы воды, оставшиеся свободными. По-видимому, при этом резко снижается возможность кристаллизации воды внутри клеток. К числу таких устойчивых к замерзанию насекомых можно отнести, например, бабочку махаона, куколка которого в замороженном состоянии способна переносить температуру до -196°C .

Гораздо более распространена среди насекомых способность противостоять замерзанию. Такие насекомые вырабатывают специальные приспособления, суть действия которых сводится к снижению точки переохлаждения, а также к максимальному удалению веществ, способствующих образованию кристаллов льда по крайней мере внутри клеток. Для таких насекомых при их обитании в умеренной зоне точка переохлаждения, ниже которой возможно замерзание, лежит ниже -30°C , а для насекомых арктической зоны – ниже -60°C .

Каковы реальные возможности повышения холодостойкости у насекомых?

Во-первых, это уменьшение общего количества воды в теле и связывание ее коллоидами. О значении воды для холодостойкости свидетельствует такой факт. Зимующие гусеницы златогузки содержат в теле до 69 % воды и выдерживают температуру -14°C до 158 дней. Активные же гусеницы в летнее время содержат более 80 % воды и могут переносить ту же низкую температуру не более 1,5–4 ч.

Во-вторых, это увеличение содержания жира. Так, у тех же зимующих гусениц златогузки содержание жира доходит до 6 %, в то время как летом оно составляет примерно 4 %.

В-третьих, это увеличение количества резервных углеводов, особенно гликогена, являющегося гидрофильным коллоидом.

В-четвертых, это повышение концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях тела. Известно, что 1 моль любого вещества на 1 литр раствора понижает температуру замерзания последнего почти на 2 °С. Эффект от нескольких веществ, находящихся в жидкости, суммируется.

Среди таких веществ можно назвать некоторые сахара (трегалоза, глюкоза, фруктоза), специальные белки и аминокислоты. Кроме того, в теле зимующих насекомых нередко в большом количестве (до 25 % от массы тела) присутствует широко используемый в технике антифриз глицерин или аналогичные ему по действию вещества. Глицерин здесь обычно не является только пассивным антифризом и определенным образом распределяется в теле насекомого. Во всяком случае искусственная инъекция глицерина не всегда приводит к повышению холодоустойчивости. После окончания зимовки глицерин превращается в гликоген.

Необходимость удаления из тела веществ, способствующих появлению кристаллов, приводит иногда к определенным изменениям пищевой диеты. У насекомого, полностью готового к зимовке, кишечник освобождается от содержимого.

Рекорд холодостойкости поставили личинки одного из видов комаров-дергунов, обитающие в горных районах Африки. Эти личинки развиваются во временных водоемах – углублениях скал, заполняемых водой во время дождей. Все эти водоемы вместе с личинками быстро высыхают, но личинки в сухом виде остаются живыми и после увлажнения опять приходят в активное состояние. Личинки в сухом виде без какого-либо ущерба выдерживают температуру почти абсолютного нуля (–270 °С).

Гораздо сложнее для насекомых противостоять высоким температурам, которые быстро приводят к нарушениям метаболизма, коагуляции белков и гибели. Какое-то время насекомые способны поддерживать температуру тела ниже температуры окружающего воздуха за счет испарения влаги, которое усиливается в результате разрушения высокой температурой воскоподобной оболочки тела. Естественно, что этот эффект определяется влажностью воздуха. Так, черные тараканы во влажном воздухе быстро погибают при температуре 38 °С, а в сухом, обеспечивающем испарение, выживают какое-то время и при 48 °С. В некоторых случаях температура тела может быть понижена

размазыванием по телу капель жидкости, выделяемых из ротового или анального отверстий.

Результатом специальных физиологических приспособлений является способность некоторых насекомых жить в горячих вулканических источниках при температуре воды до 65 °С. Таковы личинки некоторых мух-прибрежниц и львинок. Полной им противоположностью являются насекомые, активные на снегу в зимнее время. Для них губительна комнатная температура (20 °С). Аналогичным образом температура 35 °С за минуты убивает обитающих в пещере при постоянной температуре в 11 °С кузнечиков.

Влажность. На практике обычно определяют не абсолютную влажность, т. е. количество водяного пара, содержащегося в 1 м³ воздуха, а относительную, представляющую собой отношение реально имеющейся абсолютной влажности ($R_{абс}$) и максимально возможной ($R_{макс}$) при данной температуре:

$$R_{отн} = \frac{R_{абс}}{R_{макс}} 100 \, \%.$$

Иногда используют как параметр влажности дефицит насыщения воздуха влагой, т. е. разность максимальной и абсолютной влажности:

$$d = R_{макс} - R_{абс}.$$

Вредные организмы (насекомые, клещи, нематоды) обладают малыми размерами и большой испаряющей поверхностью, поэтому очень зависят от влажности среды. Особенно чувствительны к изменению влажности насекомые, которые живут в открытой воздушной среде, так как относительная влажность редко достигает 100 % и насекомые испаряют воду. Удерживание воды в организме в нужных пределах требует специальных механизмов-приспособлений для поддержания равновесия между организмом и средой. Такими приспособлениями являются морфологические, физиологические и экологические адаптации.

Морфологические приспособления: развитие на покровах водонепроницаемой эпикутикулы, образование на теле воскового налета (тли, червецы), строение дыхалец, строение куколок, образование кокона. Физиологические приспособления: в процессе питания насекомые пополняют запасы воды, отсасывая ее из непереваренных остат-

ков пищи, находящейся в заднем отделе кишечника, а в период зимнего покоя используют метаболическую воду, образующуюся при окислении углеводов и жиров.

У питающихся соком насекомых имеются приспособления и для быстрого удаления из организма избыточной воды – фильтрационные камеры, которые позволяют выводить избыток жидкости из переднего отдела кишечника в задний, минуя среднюю кишку.

Экологические приспособления: изменение местообитания в почве (вертикальные миграции у проволочников); перед зимовкой перемещение на новые места (черепашки, яблонная плодожорка, златогузка).

По степени требований к влажности среды различают гигрофилов, мезофилов и ксерофилов. Гигрофилы – виды, предпочитающие влажные места обитания (слизни, стеблевой мотылек, нематоды). Для мезофилов оптимальной является умеренная влажность (озимая совка, луговой мотылек, крестоцветные блошки). Ксерофилы предпочитают сухие места обитания (чернотелки, саранча пустынная).

Влажность чаще всего измеряют психрометром. Этот прибор представляет собой два термометра, причем резервуар одного из них обернут увлажняемой материей. В результате испарения влаги температура этого термометра оказывается ниже температуры воздуха. Сравнивая показатели сухого и влажного термометров, можно с помощью специальной номограммы определить относительную влажность воздуха. Применяются психрометры двух типов: стационарный психрометр Августа и предназначенный для полевых наблюдений психрометр Ассмана. Психрометр Августа имеет емкость с дистиллированной водой, в которой постоянно смачивается конец кусочка батистовой материи, обертывающего резервуар одного из термометров. Вода из емкости поднимается по материи, как по фитилю. Такие психрометры обычно используются в лабораториях, оранжереях, музеях.

Психрометр Ассмана, в отличие от предыдущего, имеет металлическую изоляцию, защищающую термометры от нагрева в солнечных лучах, а также от механических повреждений. Чтобы термометры, заключенные в металлические трубки, обдувались наружным воздухом, в этом приборе предусмотрен принудительный продув с помощью вентилятора, вращаемого с помощью пружинного механизма. Поэтому перед каждым использованием данный прибор необходимо заводить, подобно детской игрушке. Этот прибор не имеет емкости с постоянно содержащейся в ней дистиллированной водой, и материю влажного термометра перед измерением нужно каждый раз смачивать.

Психрометры пригодны только для измерения влажности больших объемов воздуха. Для контроля за влажностью воздуха в небольших экспериментальных камерах часто используют гигрометры, принцип действия которых основан на изменении натяжения легко поглощающего влагу волоска. Эти приборы менее точны, чем психрометры. Для дистанционных же измерений влажности, например в норе или под корой дерева, целесообразно использовать гигросопротивления. При отсутствии фабричных гигросопротивлений их можно изготовить самостоятельно. Для этого берут скрученный из обыкновенной ваты жгут длиной в 5–10 и толщиной 0,5–1 см и погружают его в насыщенный раствор поваренной соли, а затем тщательно высушивают. Кристаллы соли хорошо поглощают влагу из воздуха, и, соответственно, электрическое сопротивление жгута будет меняться пропорционально влажности воздуха. Такое гигросопротивление очень инертно, поэтому требуется не менее 2–3 ч для определения влажности.

Влияние влажности на насекомых. Скорость испарения влаги насекомым зависит от ее содержания в воздушной среде. Чем больше влажность воздуха, тем дольше сохраняется влага в теле насекомого. Как уже отмечалось, маленькие размеры тела насекомого и, соответственно, относительно большая его поверхность являются теоретической предпосылкой для быстрого высыхания. Однако влияние влажности на жизнь насекомого часто не столь очевидно, как влияние температуры или света. Обычно для насекомого оказывается неблагоприятной как слишком низкая, так и слишком высокая влажность, причем эффект влажности определенным образом связан с температурой. Смертность при низкой влажности определяется высыханием, при высокой – прежде всего поражением энтомопатогенными грибами.

Насекомое не страдает от низкой влажности, если имеет возможность в любое время находить воду для питья, как, например, обитатели берега какого-либо постоянного водоема.

То же можно сказать о растительноядных клопах, цикадах, тлях и других насекомых, обладающих хоботком, с помощью которого они прокалывают ткани растения и поглощают их сок.

При жажде насекомые могут компенсировать недостаток воды, поедая любые влажные субстраты. Известно, например, что мигрирующая саранча способна съесть влажные простыни, вывешенные для просушки. При недостатке влаги многие детритофаги могут существенно повреждать сочные части растений.

Следует отметить, что насекомые приспособлены к сохранению влаги настолько хорошо, что практически не прослеживается ожидае-

мая обратная связь между размерами тела и потерями влаги. Различают три типа приспособлений насекомых к сохранению влаги: морфологические, физиологические и эколого-поведенческие.

К числу морфологических приспособлений относится прежде всего эпикутикула – гидрофобные воскоподобные слои на поверхности покровов. Эпикутикула обычно повреждается в течение жизни насекомого, поэтому у имаго с возрастом постепенно уменьшается способность сохранять влагу. Благодаря эпикутикуле потери влаги у насекомых происходят практически только при дыхании. Не случайно у многих сухопутных насекомых дыхальца снабжены специальным замыкающим аппаратом. У водных же и почвенных насекомых морфологические приспособления для удержания влаги, за редкими исключениями, отсутствуют.

К числу физиологических приспособлений относятся связывание воды коллоидами, а также поглощение влаги из почвы и даже из воздуха. Так, коксальные мешочки (пузырьки) у щетинохвосток и некоторых других членистоногих непосредственно поглощают воду из влажного субстрата. Всасывание воды может происходить через покровы тела, как это имеет место у личинок жуков-щелкунов. Имеются сведения о способности некоторых насекомых поглощать влагу из воздуха даже при относительной влажности 82 %.

Существенную роль в жизни ряда насекомых играет так называемая метаболическая вода, образующаяся при окислении различных органических веществ, особенно жиров. Метаболизм может быть единственным источником воды для некоторых обитателей пустыни (жуков-чернотелок, питающихся сухими остатками растений), а также обитателей сухих субстратов животного происхождения (жуков-кожеедов и молей). Необходимое для этого повышение интенсивности окислительных процессов требует более активного дыхания, что влечет за собой дополнительную потерю воды. Однако, как отмечает М. С. Гиляров (1970), диффузия паров воды происходит медленнее диффузии газов.

Другой тип физиологических адаптаций – это способность переносить высыхание. Обычно насекомые малоустойчивы к нему. Так, личинки некоторых жуков и гусеницы бабочек погибают, когда содержание воды в их теле падает от примерно 75 % (в норме) до 60 %. Но личинки некоторых комаров-дергунов, живущие в мелких и быстро пересыхающих лужах на скалах, сохраняют в высушенном состоянии не более 3 % воды от массы тела и остаются при этом живыми в таком

сухом виде до 10 лет. Высыхание даже необходимо для нормального развития яиц комаров рода *Aedes*, которые откладывают яйца на края луж.

Эколого-поведенческие приспособления сводятся к активным миграциям в более увлажненные участки в сухое время года, к скоплениям почвенных насекомых на уровне почвенного горизонта, содержащего максимум влаги.

Насекомые предпочитают зоны с влажностью, наиболее соответствующей местам их обитания. Интересно, что у ночных и сумеречных видов, находящихся днем в увлажненных укрытиях, максимальное стремление к влажности наблюдается в дневное время.

В целом насекомые все же довольно чувствительны к уровню влажности воздуха. Отмечается четкая связь между уровнем подвижности многих насекомых и этим фактором. Активность и скорость передвижения максимальны при определенном для каждого вида уровне влажности, причем обычно более резко выражена отрицательная роль низкой влажности. Так, в средней полосе влажность воздуха при ее среднем уровне выше 50 % практически не отражается на количестве насекомых, прилетающих на свет. В зоне же пустынь в летнее время ее средний уровень не превышает 20–30 % и именно она является решающим фактором. Особенно чувствительны к низкой влажности жуки, несколько меньше – бабочки. Саранчовые же почти не реагируют на влажность воздуха.

Особенно сильно влияет на жизнедеятельность насекомых совместное действие температуры и влажности. Для оценки влияния температур и осадков на насекомых в природных условиях применяют методы графического анализа этих показателей в виде климограмм и биоклимограмм. Соотношение температуры и влажности имеет существенное значение и при выборе видами для своей жизни соответствующих местообитаний.

Осадки. Дожди, особенно сильные, могут приводить к гибели некоторых насекомых. Так, ливни смывают с растений значительную часть тлей. Кроме того, во время дождя и после него резко возрастает возможность прилипания насекомых к мокрой поверхности окружающих предметов.

Дождь относительно мало влияет на активность насекомых. Это особенно заметно, если наблюдать лёт крупных бабочек на свет. Снижение активности многих дневных насекомых во время дождя объясняется, скорее всего, уменьшением освещенности. Однако, по-видимому,

дождь может и непосредственно подавлять активность особенно мелких насекомых.

Количество осадков является также важнейшей характеристикой климата местности, от которого зависит растительный покров, а следовательно, и формирование населения насекомых.

Ветер. Ветер играет особенно важную роль в миграциях насекомых. Возникающие утром в ясную погоду восходящие токи воздуха подхватывают массу взлетающих мелких насекомых и поднимают их на высоту до километра и более. Там эти насекомые с горизонтальными токами воздуха перемещаются на значительные расстояния, а вечером вместе с нисходящими токами воздуха опять опускаются вниз.

Наблюдения за миграциями насекомых показывают, что чем сильнее ветер, тем больше направление миграции совпадает с направлением ветра. Именно с ветрами связан занос насекомых на очень большие расстояния.

Скорость ветра зависит от рельефа местности и ее растительного покрова. Под пологом леса она может уменьшаться в 100 раз и более. Даже самые незначительные препятствия типа живых изгородей (ветроломы) способствуют возникновению благоприятных для активности насекомых зон с более спокойным воздухом. В таких зонах скапливается много мелких насекомых: галлиц и других двукрылых, тлей и жуков. Можно предположить, что именно направлениями преобладающих в данной местности ветров объясняется преимущественное заражение вредителями тех или иных участков растительности, особенно леса. Не исключено, что насекомые, готовые к откладке яиц, как бы оседают в зонах наиболее спокойного воздуха, возникающих, например, на лесной опушке.

Ветер может существенно влиять и на активность насекомых, особенно на их лёт. Большинство насекомых не взлетают при скорости ветра выше определенного уровня. Например, скорость ветра более 3,2 м/с является пределом для полета равнокрылых стрекоз, взлет мелких цикадок невозможен при скорости ветра более 3 м/с, а злаковых мух – более 1 м/с. На лёт более крупных насекомых ветер оказывает меньшее влияние, однако он может существенно нарушать их ориентацию. Даже хорошо летающие крупные бражники перестают кормиться на цветах при ветре более 1,5 м/с. Интересно, что, с другой стороны, в ветреные ночи увеличивается прилет бражников на свет. Не исключено, что ветер стимулирует их миграционную активность.

Мелкие насекомые переносятся ветром (трипсы). С потоком ветра могут расселяться насекомые в фазе личинки (американская белая бабочка, непарный шелкопряд). Вертикальное расселение происходит, когда теплый воздух поднимается вверх и вместе с насекомыми попадает в высокие горизонты, а с понижением температуры опускается на другом участке с некоторым количеством насекомых.

Распространение запаха, например полового феромона или пищевого субстрата, существенно зависит от ветра. В силу турбулентности токов воздуха насекомое, ищущее источник запаха, встречает не монотонный градиент концентрации, а чередование плотных струй запаха и чистого воздуха. Поэтому наиболее вероятно, что насекомое ориентируется не по градиенту запаха, а просто летит против ветра, время от времени воспринимая запах, стимулирующий это движение.

Сезонные ритмы. В умеренной зоне в зимнее время активность насекомых, за редкими исключениями, оказывается невозможной из-за низких температур, опасности замерзнуть. Кроме того, зимой большинство насекомых-фитофагов и хищников не может найти себе пищу. Но и в тропических, и в субтропических районах сезонность может быть тоже резко выражена. Здесь неблагоприятно для насекомых сухое и жаркое время года.

Сезонность в жизни насекомых часто связана с жизнью растений. Например, появление многих листогрызущих гусениц и тлей четко синхронизовано с весенним распусканием листьев. Если эти насекомые появятся раньше, они погибнут от голода, если позже – они не смогут воспользоваться молодой и наиболее питательной листвой. Очень четко сезонность выражена у насекомых, питающихся растениями-эфемерами или на цветах в засушливой зоне, где цветение очень непродолжительно. Помимо этого сезонность может иметь большое значение для репродуктивной изоляции близких видов и снижать межвидовую конкуренцию.

Насекомые приспосабливаются к сезонным изменениям среды разными способами. Во-первых, они могут на неблагоприятное время мигрировать в другую климатическую зону.

Во-вторых, могут зарыться глубоко в почву, где сезонные изменения условий почти отсутствуют. К зимовке или летней засухе часто приспособлена именно та стадия, которая проходит в почве (например, кубышки с яйцами саранчовых, куколки и предкуколки бабочек и других насекомых). В-третьих, насекомые могут выработать повышенную устойчивость к неблагоприятным воздействиям, прежде всего к низ-

ким температурам. Эта устойчивость может быть либо постоянной, либо приуроченной к определенной стадии развития и определенному сезону.

Наиболее наглядный способ изложения фенологии того или иного вида – это составление фонограмм (Б. В. Добровольский, 1969), в которых по графам, соответствующим декадам сезона, с помощью условных значков отображается наличие тех или иных стадий развития данного насекомого.

Сезонный покой. Во время неблагоприятного сезона насекомые прекращают свою активность и, как правило, не размножаются. Это происходит не только потому, что при низкой температуре насекомые не могут двигаться, так как состояние покоя может быть и летним. Насекомому необходимо дожить до конца неблагоприятного сезона, что невозможно без экономии энергетических ресурсов и воды. Соответственно, жизненные циклы насекомых помимо активной жизнедеятельности (роста, развития, питания, размножения, миграций) могут включать в себя при необходимости и временное состояние сезонного покоя.

Сезонный покой может быть двух типов: экзогенный и эндогенный, или криптобиоз (Р. С. Ушатинская, 1990). В первом случае насекомое прекращает свою активность под непосредственным воздействием высоких или низких температур, а также, например, при пересыхании водоема, в котором оно обитает. Во втором – насекомое на основе восприятия сигнальных изменений внешней среды заранее приспосабливается к неблагоприятным условиям, подгоняя к этому времени определенную стадию развития и осуществляя определенную физиологическую перестройку организма.

Экзогенный покой типичен для насекомых южного происхождения, таких, как, например, луговая (*Mythimna unipuncta* Hw.) и малая наземная (*Laphygma exigua* Hb.) совки.

Обитание этих бабочек в умеренной зоне, по-видимому, связано с их высокой миграционной способностью. Экзогенный покой имеет место также у ряда тлей, способных перезимовывать на любой стадии развития. Он возможен и у некоторых арктических насекомых, в местах обитания которых низкие температуры могут быть в любое время года и устойчивость к ним должна быть «хронической». В случае экзогенного покоя насекомые приходят в активное состояние сразу же после окончания неблагоприятного воздействия, что особенно важно в арктической обстановке.

Гораздо чаще у насекомых наблюдается предварительная подготовка к неблагоприятным условиям и, соответственно, эндогенный покой. В данном случае насекомому необходимо прежде всего согласовать свое развитие с сезонностью таким образом, чтобы на неблагоприятный сезон пришлось стадия с наибольшей устойчивостью. Это достигается спомощью так называемых количественных реакций, прежде всего ускорения или замедления развития отдельных стадий. Насекомое должно также уловить изменения внешней среды, предшествующие неблагоприятному сезону, и, восприняв эти сигналы, изменить свое поведение так, чтобы заранее найти место, где легче всего перенести неблагоприятные условия, накопить запас резервных веществ в теле и, наконец, перестроить свои физиологические процессы таким образом, чтобы организм был максимально устойчив к неблагоприятным воздействиям.

Диапауза. Как уже отмечалось выше, ряд насекомых, особенно примитивных, способен переносить замораживание или высушивание и сохранять при этом жизнеспособность. Большинство же насекомых приурочивает к неблагоприятному сезону особое физиологическое состояние – *диапаузу*. Насекомые в состоянии диапаузы устойчивы не только к холоду, но и ко многим другим неблагоприятным воздействиям (С. И. Черныш, 1990). Диапауза не обязательно является приспособлением к сезонности, а может возникать, например, при повышенной плотности популяции.

Наиболее характерной для любой диапаузы является приостановка или существенное замедление развития либо самого насекомого, либо его гонад, если диапаузирует имаго.

Диапаузирующие насекомые не питаются или питаются очень редко, их спаривание никогда не наблюдается. Отметим, что остановка морфогенеза и снижение уровня обменных процессов не означают, что во время диапаузы не происходит вообще никаких физиологических процессов. Иногда говорят даже о диапаузном развитии или о процессе изживания диапаузы.

Очевидно, что у тропических и некоторых субтропических видов диапауза может вообще отсутствовать. Если растение пригодно для питания фитофагов не круглогодично, насекомые на неблагоприятное время переходят на другие, иногда менее подходящие для них растения. Даже на севере Англии развитие и размножение некоторых видов дрозофил может проходить круглогодично, хотя зимой развитие замедленно и увеличивается объем жирового тела.

Тем не менее диапауза нередко наблюдается и у тропических видов. В этом случае задержка развития может быть довольно кратковременной по сравнению с умеренными широтами. Не ясен вопрос о сезонности у арктических насекомых. Активная жизнь насекомых в Арктике может длиться немногим более одного месяца, но и там наблюдается чередование видов насекомых в течение сезона. Большинство арктических насекомых на протяжении своей жизни зимуют неоднократно, но неизвестно, всегда ли зимующая стадия находится в состоянии диапаузы.

Диапауза может быть эмбриональной, личиночной, прониимфальной, куколочной или имагинальной. Нет определенной связи между стадией развития, на которой наблюдается диапауза, и систематическим положением насекомого. Так, эмбриональная диапауза часто встречается у саранчовых и некоторых бабочек, в том числе у тутового (*Bombyx mori* L.) и японского (*Antheraea jamamai*) шелкопрядов. Однако у дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*) диапаузируют куколки.

Личиночная диапауза типична для многих бабочек (боярышница, златогузка, сосновый шелкопряд), а также для многих мух. Прониимфальная диапауза возможна у бабочек (кукурузный мотылек) и у многих пилильщиков. Имагинальная диапауза типична для многих жуков, комаров, например малярийного, некоторых бабочек, особенно булавоусых. Есть и такие виды, у которых в зависимости от конкретных условий, и прежде всего климата, диапауза может быть приурочена к разным стадиям развития.

В принципе насекомое диапаузирует именно на той стадии, которая по своему образу жизни или плотности покровов наиболее защищена от внешних воздействий. Так, очень распространена диапауза яиц и куколок, особенно если они находятся в почве или подстилке. Диапауза личинок наблюдается обычно в том случае, если они обитают в почве или же внутри животных или растительных тканей. Имаго жуков с их жесткими покровами диапаузируют в связи со своей способностью уходить в глубокие укрытия.

У моновольтинных видов диапауза включается в жизненный цикл как необходимый этап развития, у поливольтинных же она имеет место только у тех генераций, которые попадают на неблагоприятное время года. Правда, многие виды, моновольтинные в северной части своего ареала, становятся поливольтинными в южной.

В случае же длительного развития диапауза неоднократно включается в жизненный цикл. Так, у таракана *Ectobius lapponicus* L. в

первую зиму диапаузирует яйцо, а во вторую – обычно личинка 4-го возраста. Довольно часто диапауза наблюдается в пределах одного цикла и зимой, и летом. Например, у одного из видов комаров *Aedes* летом диапаузируют яйца, а зимой – личинки. У некоторых бабочек-парусников летняя диапауза переходит в зимнюю и активное развитие имеет место только весной.

Долгоживущие имаго могут диапаузировать многократно на протяжении своей жизни.

Приведем ряд примеров, показывающих разнообразное включение диапаузы в жизненные циклы. Самый простой здесь случай – когда диапауза развивается у поливольтинного вида, в поколении, приходящемся на конец лета или начало осени. Иногда же диапауза наблюдается и зимой, и летом, причем соответственно развитие одного поколения происходит весной, а другого – осенью. У моновольтинных видов диапауза может включаться как обязательный этап или только в зимнее время, или дважды на протяжении цикла развития – зимой и летом.

Индукция диапаузы внешними факторами. Наиболее распространенным случаем является факультативная диапауза, возникающая перед наступлением неблагоприятного сезона. Лишь у некоторых моновольтинных видов диапауза становится облигатной и ее наступление не зависит от условий. Устойчивость к неблагоприятным условиям различна на разных стадиях развития, поэтому виду с факультативной диапаузой необходимо подогнать свое развитие к сезону таким образом, чтобы диапаузирующая стадия совпала во времени с неблагоприятными условиями.

Вполне логично было бы предположить, что основным фактором, контролирующим наступление диапаузы, является температура. Действительно, каждый сезон характеризуется своим уровнем температуры, а экспериментальные данные показывают, что есть определенная связь между уровнем температуры и наступлением диапаузы. Заметим, однако, что из года в год сезонный ход температуры несколько различен, а за теплой погодой может последовать резкое похолодание.

Другой возможный фактор, индуцирующий диапаузу, – это качество пищи. Так, мальвовая моль (*Gelechia malvella* Hb.) при питании молодыми завязями, цветами и листьями развивается без диапаузы, если же употребляет в пищу зрелые семена растений – всегда диапаузирует. Однако диапауза имеет место в жизни очень многих насекомых, в том числе и тех, которые не питаются растительной пищей.

Таким образом, температура является важным фактором в индукции диапаузы, проявляющимся на фоне фотопериодизма. Возможны и случаи, как, например, у наездника-яйцееда *Trichogramma pintoi* Voeg., когда реакция на температуру более выражена, чем на фотопериод. Особенно важную роль играет температура в становлении диапаузы у таких объектов, которые обитают глубоко в почве или в древесине, куда практически не проникает свет.

Питание также оказывает существенное влияние на становление диапаузы, модифицируя влияние фотопериода. Так, у златоглазки *Chrysopa cornea* St. короткий световой день индуцирует диапаузу. Однако даже и при длинном световом дне недостаток тлей, которыми они питаются, приводит к проявлению диапаузы у 60–80 % особей. Аналогичным образом недостаток тлей в летнее время индуцирует диапаузу (эстивацию) у божьих коровок. Перед наступлением эстивации, как и перед зимней диапаузой, резко возрастает стремление этих жуков к миграциям (В. П. Семьянов, 1986). Как отмечалось выше, у фитофагов диапауза очень часто связана с изменениями биохимического состава растений в течение сезона. В целом изменение пищи или ее недостаток чаще влияют на субтропических и тропических насекомых, в местах обитания которых сезонные изменения светового дня не столь значительны.

Большую роль в регуляции диапаузы может играть содержание влаги в пище и в окружающем субстрате. Так, диапауза яиц многих саранчовых продолжается до тех пор, пока не выпадет дождь. Подобная регуляция синхронизует выход личинок с появлением свежей растительности. Для начала эмбриогенеза у комаров *Aedes* также необходимо увлажнение. Известно, что самки этих комаров откладывают яйца по краям пересыхающих луж. Иногда наличием влаги определяется не диапауза, которая индуцируется фотопериодом, а возможность развития после диапаузы, что имеет место у лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.).

Еще один важный фактор, способный сам по себе вызвать диапаузу, – это плотность популяции. Обычно высокая плотность способствует появлению диапаузы. Так, у насекомых – вредителей запасов (*Ephestia cautella* Wlk., *Plodia interpunctella* Hb.) скопление личинок, обычно возникающее при недостатке питания, приводит к их диапаузе, а в результате – к длительному сохранению популяции. Интересно, что у жуков-кожееядов *Trogoderma variabile* Ball. имеет место противоположный эффект. Личинки этого вида могут развиваться только в группах, у одиночных же личинок возникает диапауза.

Эффекты, связанные с плотностью популяции, а также с влажностью, далеко не всегда совпадают с определенным сезоном. Следовательно, диапауза представляет собой приспособление к любым неблагоприятным условиям, а не только к их сезонной смене.

Реактивация. Переход от диапаузы к активному развитию называют реактивацией. Реактивация, так же как и начало диапаузы, должна быть приурочена к строго определенному сезону.

Например, зимняя диапауза у большинства видов умеренной зоны индуцируется коротким световым днем и холодом. Она начинается в конце лета или осенью. Очевидно, что развитие таких насекомых может возобновиться не ранее чем весной, с наступлением устойчивого потепления. Температура в укрытиях в зимнее время в умеренной зоне всегда ниже порога развития, и зимних оттепелей недостаточно, чтобы провоцировать несвоевременное развитие насекомых и, соответственно, их выход из состояния зимовки. Однако если насекомых уже в начале декабря перенести в тепло, у многих из них возобновляется нормальное развитие (например, щавелевая и хлопковая совки). У ряда видов такая реактивация все же возможна не ранее чем весной или даже в начале лета.

Иногда подобное состояние диапаузы затягивается на большой срок (супердиапауза). Так, до 20 % особей свекловичного долгоносика (*Bothynoderes punctiventris* Germ.) остается на повторную зимовку в почве, а 10 % популяции зимует 3 года. У хлебных пилильщиков и колорадского жука диапауза может также длиться 2–3 года. Рекорд длительности диапаузы зарегистрирован у одной бабочки-сатурнии – 8 лет. Супердиапауза возможна на разных стадиях развития и чаще всего может наблюдаться у куколок и имаго. У бабочки монашенки (*Porthetria monacha* L.) отмечена длительная диапауза яиц, до 2–3 лет (В. А. Марков, 1989), связанная, однако, со значительной их гибелью. Стимулом к формированию супердиапаузы в этом случае является повышенная плотность популяции. Такое генетически обусловленное разнообразие длительности диапаузы способствует выживанию популяции насекомого даже в очень суровых условиях и сохраняет ее генофонд (Н. А. Харченко, 1976). Генофонд может обогащаться в этом случае, по-видимому, и за счет мутаций, появляющихся в течение длительной супердиапаузы (С. И. Машкин, 1990).

Супердиапауза имеет также большое значение для обитателей шишек хвойных деревьев, урожай которых очень сильно колеблется от года к году. Так, в год, когда не намечается урожай новых шишек ели,

до 98 % гусениц бабочки *Laspeyresia strobilella* L. и до 60 % личинок галлицы *Kaltenbachiola strobi* Winn. не окукливаются весной этого года и, оставаясь в старых шишках, диапаузируют в течение 2–3 лет. Взрослые личинки галлицы-семяеда *Plemeliella abietina* Seitner. остаются в семенах на протяжении трех лет. Их цикл развития, соответственно, примерно равен половине срока повторяемости обильных урожаев шишек ели – каждые 5–7 лет (Г. В. Сгадницкий, 1971).

Продолжительность диапаузы может изменяться также в зависимости от условий в течение всего жизненного цикла.

В целом продолжительность диапаузы ограничивается количеством резервных веществ в теле насекомого и потерей влаги. Поэтому во время диапаузы наименьшая смертность наблюдается при температуре ниже 10 °С, а иногда и при отрицательных температурах. В течение диапаузы в теле насекомого происходят определенные процессы, которые называют изживанием диапаузы. После окончания этих процессов наступает готовность к дальнейшему развитию, реализуемая лишь в благоприятных для этого условиях. Так, если переносить клопов-солдатиков (*Pyrrhocoris apterus* L.) осенью и зимой в теплое помещение, у них прекращается имагинальная диапауза и начинается развитие яичников, затем откладка яиц. В начале осени это происходит в среднем довольно быстро, что свидетельствует о том, что далеко не у всех особей наступила пауза. Позднее срок развития после переноса существенно удлиняется (наступление диапаузы). Но начиная с декабря и до весны этот срок постепенно укорачивается, что свидетельствует об окончании диапаузы и увеличении готовности к восприятию сигнала – в данном случае повышения температуры.

Скорость изживания диапаузы четко зависит от температуры, при которой находятся диапаузирующие насекомые. Так, у китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* Guer.) диапаузируют куколки. В опыте эти куколки содержались при разных уровнях низких температур – от 15 до 3 °С. Регулярно проверялась готовность их к реактивации путем переноса в камеру с высокой температурой. При этом оказалось, что диапауза изживалась быстрее всего при температуре около 8 °С – как более низкие, так и более высокие температуры задерживали развитие. Подобная же зависимость реактивации от температуры, при которой находятся диапаузирующие насекомые, была описана и для многих других зимующих насекомых. Отметим, что при летней диапаузе, наоборот, наиболее высокие температуры способствуют ее скорейшему окончанию.

Самое простое объяснение этих особенностей зимней диапаузы заключается в специфической температурной зависимости процесса ее изживания. Оптимум этого процесса оказывается значительно ниже оптимумов других физиологических процессов. Согласно другой точке зрения, здесь имеют место два последовательных процесса: процесс изживания диапаузы как таковой и процесс активации организма под воздействием повышения температуры. При этом процесс изживания диапаузы имеет столь же высокий температурный оптимум, как и другие физиологические процессы, поэтому чем ниже температура, тем медленнее протекает изживание. К концу диапаузы возникает готовность к восприятию сигнала – повышения температуры. Однако действие этого сигнала и, соответственно, скорость реактивации прямо пропорциональны повышению температуры. Следовательно, чем ниже была температура во время диапаузы, тем резче температурный скачок и тем быстрее протекает реактивация. В итоге оптимум изживания диапаузы сдвигается в область умеренно низких температур порядка 8–9 °С.

В принципе, диапауза может начаться, протекать и закончиться при одной и той же температуре, достаточно высокой для нормального развития.

Итак, при индукции зимней диапаузы основным сигнальным фактором обычно является фотопериод, при окончании же диапаузы и реактивации сигнальную роль чаще всего играет температура. Причина такой смены сигнальных факторов заключается, по-видимому, в том, что зимующие насекомые находятся в укрытиях, куда свет совсем или почти не проникает. Кроме того, весной определенный фотопериод всегда совпадает с более низкой температурой, чем осенью. Тем не менее в ряде случаев удалось продемонстрировать зависимость реактивации от длины светового дня, т. е. фотопериодическую реактивацию (Г. В. Сгадницкий, 1971).

Сезонные адаптации паразитов и общественных насекомых. Особые случаи сезонных адаптаций имеют место у паразитических и общественных насекомых. Здесь возникает необходимость согласования своего жизненного цикла с циклом хозяина (в первом случае) или друг с другом (во втором).

Развитие паразитов должно быть синхронным с развитием их хозяев. Лишь в редких случаях паразиты могут использовать разных хозяев в зависимости от сезона. Если яйцо паразита находится внутри тела хозяина, выведшаяся личинка паразита задерживает свое развитие

до достижения хозяином определенного возраста. Если хозяин диапаузирует, то соответственно задерживается и развитие паразита. По-видимому, эту задержку, обусловленную физиологическим состоянием хозяина, тоже можно назвать диапаузой. Правда, у некоторых наездников-ихневмонид помимо этой задержки в первом личиночном возрасте имеет место и фотопериодически регулируемая диапауза во втором-третьем возрасте. Задержка развития определяется как гормонами хозяина, так и общим биохимическим составом жидкостей его тела. Здесь прослеживается прямая аналогия с воздействием на развитие фитофагов физиологического состояния растений, которыми они питаются.

Как отмечалось выше, наступление диапаузы у паразита может быть и не связано с состоянием хозяина и независимо регулироваться светом и температурой. Интересно, что личинки наездника *Pimpla instigator* F. особенно чувствительны к красному свету. Оказывается, что именно такой свет проникает сквозь плотную кутикулу хозяина. Напомним, что у некоторых паразитов (трихограмма) наступление диапаузы может зависеть также от условий, в которых развивалось родительское поколение.

У общественных насекомых к определенным сезонам должны быть приурочены как рост и развитие колонии, так и вылет репродуктивных особей. Конечно, у колоний, существующих не более года, сезонные приспособления мало чем отличаются от обычных, причем зимуют только самки – основательницы будущих колоний.

Гораздо сложнее влияние сезонности на социальное поведение насекомых в длительно сохраняющихся гнездах, в которых зимуют имаго вместе с рабочими особями, а иногда с личинками и куколками. Доказано, что высокоразвитые общественные насекомые муравьи способны передавать фотопериодическую и другую сезонную информацию особям, находящимся в гнезде (В. Е. Кипятков, 1972, 1993).

Сезонная периодичность и ее практические приложения. Адаптация насекомого к определенным фотопериодическим условиям является серьезным препятствием для расширения ареала как карантинных, так и специально интродуцируемых видов. При этом может наблюдаться лишь постепенное расширение ареала в результате изменения исходной фотопериодической реакции (ФПР). Однако не отмечено ни одного случая, когда диапауза возникла бы вновь у вида, ранее ее лишенного.

При расселении колорадского жука в Европе разность между критическими фотопериодами в наиболее северной и наиболее южной

частях его нового ареала составила около 1, 5 ч. В Северной же Америке в пределах его сходного ареала эта разность оказывается немногим более 2 ч. Различия в пределах ФПР могут быть связаны с разным питанием колорадского жука, который в Европе поедает в основном культурный картофель, а в Америке заселяет ряд диких пасленовых.

Для расселения большое значение имеет также внутрипопуляционная изменчивость продолжительности диапаузы. Так, по наблюдениям ряда авторов половина самок этого жука откладывает яйца в первый же сезон и погибает, 20 % самок откладывают яйца только после диапаузы. Некоторое же количество жуков остается в почве до двух лет и более. Такая изменчивость создает дополнительную возможность для широкого распространения данного вида даже в относительно неблагоприятные для него географические районы.

При использовании паразитов и хищников в биологическом методе защиты растений практикуется либо их массовый выпуск без расчета на длительное сохранение в агроценозе, либо внедрение паразита или хищника с тем, чтобы они прочно вошли в защищаемые агроценозы. В первом случае надо предотвратить диапаузу или же завершить ее к моменту выпуска, а сам выпуск приурочить к тому времени, когда в поле имеется доступная стадия вредителя.

Во втором же случае необходим тщательный подбор исходной популяции по фенологии, иначе вид не приживется на новом месте. Следует также знать уровень генетической изменчивости интродуцируемого вида. Возможно, и изменить сезонные и климатические приспособления паразита или хищника с помощью искусственного отбора. Так, на протяжении более чем 100 поколений удалось получить линию паразита щитовок *Aphytis lingnanensis*, устойчивого к высоким температурам. Для этого использовали тщательный подбор исходной географической популяции, а далее соответствующий искусственный отбор.

Выше было показано, что можно ориентировочно предсказать количество поколений в год и возможность развития насекомого в данном географическом районе, опираясь на сумму эффективных температур. Более точный результат может быть получен при учете также и критических величин фотопериода.

Другое практическое приложение знаний о сезонности имеет отношение к промышленной энтомологии. Как известно, для биометода, а также для ряда других целей необходимо в массе разводить тех или иных насекомых. С помощью искусственного отбора удастся суще-

ственно повысить или понизить критический фотопериод, индуцирующий диапаузу, и даже вообще резко снизить склонность к диапаузе, в том числе и такой, которая индуцируется повышенной плотностью популяции, неизбежной при разведении насекомых. Отметим, что сами условия искусственного разведения часто приводят к снижению способности диапаузировать, хотя создать культуру, полностью неспособную к диапаузе, почти никогда не удастся. С другой стороны, на примере чистой линии капустной совки, искусственное индуцирование диапаузы через каждые несколько поколений заметно повышает жизнеспособность всей популяции в целом.

Знание фенологии вредных насекомых позволяет предложить некоторые приемы, существенно снижающие приносимый ими вред. Так, в Японии до внедрения в практику фосфорорганических инсектицидов удавалось значительно снизить вред, приносимый бабочкой-огневкой *Scirpophaga incertulas*, с помощью более позднего посева. Время посева может также заметно отражаться на вредоносности таких насекомых, как гессенская муха, кукурузный мотылек, мальвовая моль. Разрыв между фенологией растения и насекомого может быть достигнут и при введении новых рано- или поздносозревающих сортов. Однако нередко наблюдается постепенное приспособление насекомых к новым срокам посева и созревания растений.

Известен способ защиты растений от вредных насекомых, в основе которого лежит одновременная смена сельскохозяйственных культур сразу на большой территории, что приводит к гибели некоторых специфических вредителей из-за отсутствия корма. Однако и в этом случае эффект может быть значительно ослаблен, если имеет место многолетняя диапауза части особей, как у колорадского жука.

Применение химических способов защиты растений также должно быть четко согласовано с фенологией вредных насекомых, так как устойчивость последних существенно меняется на разных стадиях развития. Особенно устойчивы к любым воздействиям насекомые во время диапаузы.

Интересны попытки нарушения сезонного цикла насекомых и воспрепятствования своевременному наступлению диапаузы с помощью искусственного удлинения светового дня. Для этого либо освещают растения в течение нескольких часов вечером, либо прерывают ночь в определенное время относительно кратковременным освещением. Исследователям удалось добиться запаздывания в наступлении диапаузы у кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.), яблонной пло-

дожорки (*Laspeyresia pomonella* L.), некоторых комаров и других видов насекомых и клещей. К сожалению, этот метод борьбы довольно дорог и в значительной степени теряет свое значение потому, что растительность сильно затеняет свет. Кроме того, реальная температура в поле может существенно влиять на ФПР. Другой исследуемый способ искусственного прерывания диапаузы – использование аналогов ювенильного гормона.

Предлагалось также использовать в генетической борьбе с насекомыми массовый выпуск самцов с искаженной программой сезонного цикла или специально разведенных самцов южных популяций этого же вида.

7.10. Популяции насекомых

В силу неоднородности условий вид никогда не бывает равномерно расселен по своему ареалу. В благоприятных местах возникают группировки особей, более тесно связанных друг с другом. Такие более или менее изолированные друг от друга группировки называют *популяциями*.

Итак, **популяция** – это совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию. В неизменных и достаточно благоприятных условиях популяция способна сохраняться неопределенно долго благодаря самовоспроизводимости. Популяция обладает генетической изменчивостью и может приспосабливаться к новым условиям. В наиболее обычном случае двуполого размножения в пределах популяции имеет место постоянный обмен генетической информацией, т. е. общий генофонд. Этот обмен может быть в той или иной степени затруднен избирательностью при спаривании или по другим причинам.

Таким образом, популяция имеет более или менее очерченные пространственные границы и обычно общий генофонд. Особи, входящие в популяцию, определенным образом размещаются на местности. Важнейшими характеристиками популяции являются ее численность и, соответственно, плотность, т. е. количество особей на единицу площади (или объема субстрата). Популяция в каждый данный момент имеет определенный возрастной состав и соотношение полов.

Рождаемость, смертность, эмиграцию и иммиграцию относят к числу так называемых динамических характеристик. Их неустойчивый баланс приводит к более или менее резким изменениям численности и, соответственно, плотности популяции. Эти изменения во времени

называют динамикой численности. Как правило, изменения численности сопровождаются изменениями пространственного размещения особей.

Итак, популяция обладает свойствами, повторяющимися на новом уровне свойства особи. Подобно отдельному организму, популяция возникает, растет, дифференцируется, обладает определенной устойчивостью к внешним воздействиям.

Свойства популяции определяются свойствами входящих в нее особей и их генофондом. Зная процент особей определенных возрастов, пола, физиологического состояния, мы можем построить многомерную характеристику популяции – популяционный портрет. Однако свойства популяции зависят не только от свойств отдельных особей, но и от пространственного и временного размещения этих особей и их взаимодействий друг с другом. Поэтому популяция при рассмотрении экологических взаимосвязей обычно выступает как единое целое.

Динамика численности популяции – это изменения численности ее во времени. Эти изменения могут быть связаны с процессами, спонтанно протекающими внутри самой популяции, вызваны воздействием абиотических факторов среды или же взаимодействиями между популяциями разных видов в пределах биоценоза. Поэтому настоящий подраздел учебно-методического пособия может считаться переходным от экологии популяций к экологии биоценозов (экосистем).

Изучая динамику численности насекомых, необходимо проводить учеты численности (плотности популяций) одновременно всех насекомых данного вида на всех стадиях их развития или же только на какой-то одной стадии. При учете численности, особенно одной стадии, будут очень четко выражены ее сезонные изменения. Так, неблагоприятный сезон насекомое обычно переживает на какой-либо одной, чаще всего покоящейся стадии развития (яйцо, куколка). В это время численность особей на других стадиях развития, как правило, равна нулю.

В течение года пики численности проявляются соответственно числу генераций, если же этих генераций много, развитие насекомых разных поколений, как правило, перекрывается. В ряде случаев длительная жизнь насекомого на какой-либо из стадий также сглаживает пики численности. Таковы, например, многие жужелицы, имаго которых живут несколько лет.

Рассматривают изменения численности особей какой-либо стадии данного вида или всего комплекса в течение года или же от года к го-

ду. Именно такие изменения принято называть динамикой численности. При этом следует иметь в виду, что, хотя и есть определенная корреляция между численностью на последовательных стадиях, в цикле развития она относительна и ограничивается только тем, что численность на каждой стадии развития, начиная с яйца, не должна быть больше предыдущей. Строго говоря, и это правило выполняется не всегда, так как численность популяции может увеличиваться за счет мигрантов. Соответственно, численность имаго в данном районе может оказаться намного выше имевшей место численности куколок.

Многолетние наблюдения за популяциями разных видов насекомых показывают, что численность насекомых в природе из года в год различна, но эти изменения происходят в определенных пределах. Верхний предел, конечно, обусловлен имеющимися ресурсами существования данной популяции, емкостью ее среды. Нижний предел – нулевая линия, при достижении которой популяция полностью вымирает. Вполне возможно, что последнее – распространенный случай, но это не означает, что в данном биотопе на следующий год эти насекомые будут полностью отсутствовать. Иммигранты из соседних выживших популяций создадут популяцию заново.

В принципе, способность насекомых, как и других организмов, увеличивать численность популяции за счет размножения безгранична. В природе, однако, верхний предел численности практически никогда не достигается по следующим причинам.

Во-первых, при благоприятных условиях происходят спонтанные изменения генетической структуры популяции, приводящие к тому, что способность популяции к росту постепенно снижается (*внутреннее сопротивление*). Это связано с тем, что именно при благоприятных условиях выживают и дают потомство генетически неполноценные особи. В результате уменьшается и жизнеспособность популяции в целом, и ее способность к размножению. Интересно, что при определенных условиях спонтанно возникают ритмические изменения средних характеристик популяции с периодом в 1–2 или более поколений. По-видимому, генетические изменения свойств популяции играют большую роль в динамике численности («волны жизни»). К сожалению, этот вопрос остается мало изученным. К этому следует добавить, что подобным же образом может меняться во времени генетическая структура популяций других организмов, взаимодействующих с данным видом: микроорганизмов, растений, других насекомых и т. д.

Во-вторых, внешняя среда, включающая в себя большое количество абиотических и биотических факторов, препятствует беспредельному росту численности популяции (*сопротивление среды*). Каждый из факторов оказывает как специфическое, так и опосредованное воздействие.

В природе можно наблюдать популяции насекомых, сохраняющиеся на протяжении десятков и сотен лет. Поэтому в литературе часто высказывается представление о колебаниях численности популяции в биоценозе как о саморегулирующемся процессе. Образно говоря, популяция рассматривается как эластичная натянутая нить, которая может быть отклонена внешними факторами до определенных пределов вверх или вниз, но при ослаблении воздействия опять возвращается к прежнему уровню.

Анализ взаимодействий популяции с окружающей средой позволяет создавать математические модели динамики численности, необходимые для прогнозирования и управления биоценозами. При построении таких моделей используют данные таблиц выживания. Очевидно, что помимо генетических спонтанных процессов уровень численности популяции должен зависеть от количественных и качественных характеристик биоценоза, от источников пищи, от численности хищников и паразитов. Влияние всех этих элементов биоценоза модифицируется реальными микроклиматическими условиями, в которых обитают или переживают неблагоприятный сезон насекомые. Конечно, микроклимат оказывает и существенное непосредственное воздействие на наблюдаемую популяцию.

При изучении динамики численности популяции некоторыми элементами, существенными для биоценоза в целом, можно пренебречь, поскольку их воздействие на эту популяцию опосредовано. Всю совокупность существенных связей и взаимодействий данной популяции называют ее *жизненной системой*. Жизненная система – это «экосистема, рассматриваемая в аспекте определенной популяции» (А. А. Шапов, 1989). Анализ взаимодействий в пределах жизненной системы позволяет понять закономерности колебаний численности насекомых. Эти закономерности имеют к тому же большое значение для практики, так как позволяют прогнозировать изменения численности вредных и полезных насекомых, а также результаты воздействия различных искусственных биологических и химических агентов.

Роль абиотических факторов среды. Влияние абиотических факторов на насекомых подробно рассмотрено ранее. Совершенно очевидно, что эти факторы, существенно изменяя уровень смертности

и плодовитость насекомых, могут быть одной из основных причин изменений их численности во времени.

Остановимся отдельно на воздействии на численность насекомых некоторых наиболее важных абиотических факторов.

Температура, как ниже оптимума, так и выше его, приводит к замедлению развития, а при ее экстремальных значениях – к гибели насекомых. Температура может влиять и на состояние кормового растения, увеличивая или уменьшая его ценность, а также на популяции конкурентов, хищников и паразитов.

Степень воздействия неблагоприятной температуры зависит от численности популяции. Действительно, если бы среда обитания была полностью однородной в отношении температуры, то ее влияние сводилось бы к гибели определенного процента особей, независимо от численности популяции.

Но температура даже в пределах одного растения может различаться на 5–19 °С, в пределах же небольшого участка травянистой растительности этот контраст может достигать 20 °С и выше. Чем больше численность популяции, тем труднее найти незанятое укрытие и тем больше популяция подвержена воздействию неблагоприятных факторов.

Влажность влияет на численность популяции аналогичным образом. Исключение составляют сосущие фитофаги, которые всегда имеют достаточно влаги, независимо от ее содержания в воздухе.

Катастрофические факторы могут существенно изменять численность популяций. Так, выжигание весной сухой травы приводит к гибели многих насекомых. То же можно сказать о затоплении водой. Однако в ряде случаев, если затопление является регулярным, оно предусматривается жизненным циклом и насекомые на отдельных стадиях оказываются выносливыми по отношению к этому воздействию. Чаще же они заранее мигрируют на более возвышенные участки.

По-видимому, именно погода оказывает первичное воздействие на жизненную систему, выводя ее из равновесного состояния и либо приводя прямо или косвенно к гибели значительной части популяции, либо способствуя ее расцвету. Правда, влияние погоды зависит от исходного состояния популяции. Известно, что благоприятная погода, приходящаяся на спад численности насекомого, не в состоянии сразу же вызвать новую вспышку.

Многолетние наблюдения показывают довольно резкие изменения численности популяции от года к году как у трипсов, так и у других

насекомых. Интервалы между массовыми размножениями тех или иных насекомых зависят от вида насекомого и географической зоны. Они могут быть равны 2, 4, 5, 10, 20 годам и более, но очень часто максимумы повторяются каждые 10–14 лет. Максимумы размножения в разных географических зонах обычно возникают независимо друг от друга. Они могут не совпадать во времени даже в разных насаждениях одного лесхоза. Такова, например, динамика численности непарного шелкопряда.

Чаще всего массовые размножения насекомых представляются связанными с погодой, а именно с засухой. После засухи отмечаются вспышки у саранчовых, непарного шелкопряда, сибирского шелкопряда. Не исключено, что засухи вызывают и массовое размножение рыжего соснового пилильщика.

Особый интерес вызывает возможная связь вспышек массового размножения насекомых с солнечной активностью. Наличие такой связи позволило бы легко прогнозировать эти вспышки, поскольку солнечная активность относительно периодична. Длительность основного цикла солнечной активности равна примерно 11–12 годам. Действительно, во многих случаях вспышки численности различных насекомых повторяются каждые 10–14 лет и пики размножения совпадают с той или иной фазой солнечной активности: с максимумом у многих бабочек, со спадом у некоторых саранчовых и рыжего соснового пилильщика, с минимумом у лугового мотылька, с началом подъема солнечной активности у мигрирующей саранчи. Повторение массовых размножений этого вида саранчи и их совпадение с определенными фазами солнечного цикла было отмечено еще в прошлом веке (Ф. Кеппен, 1870). Аналогичные работы, основанные на многолетних наблюдениях за динамикой численности тех или иных видов, появляются и в наши дни. Скорее всего, такая связь не является случайным совпадением. Здесь возможно либо непосредственное воздействие каких-то факторов, циклически изменяющихся под влиянием солнечной активности, либо так называемый захват циклов, генерируемых по причинам, не связанным с солнечной активностью.

Согласно Б. М. Владимирскому (1980), геофизическими факторами, непосредственно зависимиыми от солнечной активности и, по-видимому, способными оказывать влияние на биологические объекты, являются: электромагнитное поле Земли, особенно переменное в диапазоне 10^{-3} –10 Гц; инфразвуки, возникающие при полярных сияниях и распространяющиеся по всей планете; увеличение мощности относитель-

но коротковолнового ультрафиолетового излучения в диапазоне около 290 нм в связи с изменениями озонового экрана Земли; увеличение радиоактивности атмосферы в результате повышения концентрации газа радона.

Это влияние неоднозначно. В начале лета, когда происходит быстрый рост популяции тлей, низкочастотное электромагнитное поле достоверно повышает их плодовитость на 30 %. В конце лета, когда численность популяции тлей на спаде, поле подавляет их размножение примерно на 25 %. Между этими периодами действие поля неопределенно.

Конечно, возможно и более косвенное воздействие электромагнитного поля на динамику численности насекомых. В опытах искусственное поле существенно ускоряет рост колоний некоторых микроорганизмов. Если это так, то повышенная солнечная активность может способствовать возникновению эпизоотии среди насекомых.

Инфразвуки могут влиять на уровень поведенческих реакций насекомых, однако их роль в динамике численности не исследовалась.

Даже сравнительно небольшие изменения спектра ультрафиолетовых лучей явно могут отразиться на динамике численности насекомых. При этом возможно как непосредственное воздействие на организм насекомого, так и косвенное, связанное с бактерицидным действием этого излучения. Подобным же образом на динамику численности могут воздействовать и изменения уровня радиоактивности атмосферы как явно мутагенного фактора. Однако эти вопросы остаются практически неизученными.

Гораздо более вероятным представляется воздействие солнечной активности через погоду. Известно, что солнечная активность приводит к определенным изменениям циркуляционных процессов в атмосфере. Связь же массовых размножений с погодой не вызывает никаких сомнений. Конечно, погода может влиять и непосредственно на организм насекомого, и косвенно, изменяя его питание и окружение.

Многолетние циклические изменения численности насекомых, конечно, могут быть вызваны многими причинами помимо воздействия солнечной активности. Как отмечалось выше, цикличность может быть связана со спонтанными изменениями генетической структуры популяции, а также возникать в результате взаимодействия популяции с хищниками и паразитами, из-за внутривидовой конкуренции, из-за того, что под влиянием фитофага растение становится более иммунным по отношению к нему, и по многим другим причинам. Таким об-

разом, популяции, взаимодействуя со средой, способны сами генерировать колебания своей численности. При этом возможен так называемый захват автоколебаний в популяции внешними циклами метеорологических или геофизических факторов.

Конкуренция между особями одного вида. С ростом численности популяции обычно резко возрастает стремление особей к миграции. При этом существенно расширяется пространство, занятое популяцией, в основном за счет частей биотопа, менее благоприятных для данного вида. При этом происходит также расслоение пространственной структуры популяции. Так, в самом населенном, но наиболее благоприятном по другим условиям месте имеют больше шансов выжить менее жизнеспособные и малоплодовитые особи, неспособные к дальним миграциям. Наоборот, чем дальше от центра зоны, занимаемой популяцией, тем чаще должны попадаться особи с высокими миграционными способностями и нередко с большой плодовитостью (Г. В. Гречаный, 1990).

В принципе, возможен и другой вариант, особенно в случае медленно меняющихся во времени биотопов и наличия резко выраженного территориального поведения. Тогда более сильные особи остаются в благоприятном по условиям центре, вытесняя оттуда более ослабленных. В этом случае перенаселение вообще невозможно, ослабленные же особи в неблагоприятных условиях имеют больше вероятности погибнуть.

В любом случае популяция как бы растекается в пространстве, не достигая слишком высокой плотности. При этом у ряда видов имеют место специальные приспособления, обеспечивающие резкое увеличение миграционных возможностей с ростом плотности популяции.

Так, у тлей при высокой скученности, как говорилось выше, рождаются крылатые партеногенетические особи, которые менее плодовиты, но способны к полету. У мигрирующей саранчи (*Locusta migratoria* L.) при большой концентрации личинок они развиваются в мигрирующую фазу, внешне сильно отличающуюся от одиночной.

Частые контакты между особями паразитических перепончатокрылых иногда приводят к откладке ими неоплодотворенных яиц, из которых обычно выводятся только самцы, и таким образом сдерживается рост популяции. У трихограммы отмечен несколько иной механизм. При большой скученности популяции самки откладывают свои яйца в уже зараженные другими самками яйца хозяина. В результате конкуренции личинок происходит их существенная гибель, причем

гибнут в первую очередь требующие больше корма личинки самок (А. Дахия, 1991).

При очень жесткой конкуренции личинки мух могут развиваться в мелких половозрелых особей, плодовитость которых существенно снижена. Возможно и появление вполне нормальных, но малоплодовитых имаго.

Широко распространенным способом автоматического снижения численности популяции при ее высокой плотности является *каннибализм*. Взрослые насекомые нередко поедают яйца, личинок и куколок своего же вида (например, малый булавоусый хрущак (*Tribolium castaneum* Herbst.)). Хищные личинки, ведущие одиночный образ жизни, при встрече часто поедают друг друга, что очень обычно, например, для личинок златоглазок. Однако каннибализм возможен и у типичных фитофагов. Так ведут себя, например, гусеницы капустной совки. Проблема каннибализма стоит особенно остро в связи с массовым разведением насекомых. По-видимому, стремление к каннибализму может быть снижено с помощью специально составленных пищевых диет.

Помимо механических взаимодействий друг с другом, приводящих к рассредоточению популяции в пространстве или снижению плодовитости, возможны и химические взаимодействия. Так, жуки мучные хрущаки (*Tribolium*) выделяют этилбензохинон и другие вещества, которые обладают спермицидным действием, в результате чего ограничивается рост их численности. В принципе, и загрязнение экскрементами субстрата, на котором развиваются личинки, обычно приводит к снижению жизнеспособности последних. Есть основания предполагать, что некоторые насекомые способны выделять и вещества, являющиеся репеллентами для других особей того же вида. Поиск таких веществ мог бы быть весьма перспективным как в защите растений, так и в борьбе с переносчиками заболеваний или домашними насекомыми.

Итак, по ряду причин популяции в природе лишь в очень редких случаях достигают такого уровня, при котором возникает резко выраженная внутривидовая конкуренция. Однако даже при относительно низкой численности наилучшая пища и наиболее благоприятные укрытия достаются, по-видимому, наиболее жизнеспособным насекомым. Чем больше численность популяции, тем чаще используется менее пригодная пища, неудобные и плохо защищенные местообитания.

Однако во многих случаях низкая численность оказывается также неблагоприятной для жизни насекомых, как и высокая (*принцип Олли*). Из-за привлечения особями одного вида друг друга насекомые скапливаются в местах с наиболее благоприятным микроклиматом и обильной пищей (скопления божьих коровок в местах зимовок или тараканов в укрытиях). При объединении мигрирующих насекомых в стаи достигается их большая защищенность от хищников. Кроме того, при скоплениях насекомых на определенных участках значительно облегчается встреча полов. Некоторые насекомые приспособлены к групповой жизни, когда малое количество особей не может существовать. Таковы, например, личинки мух с их групповым перевариванием пищи; гусеницы, живущие в групповых паутинных гнездах, защищающих их от пониженной влажности и врагов; личинки пилильщиков, совместно обороняющиеся при нападении. Мы не говорим здесь об общественных насекомых, так как их скопление в гнезде нельзя рассматривать как высокую плотность популяции. Однако если воспринимать колонию общественных насекомых как некий суперорганизм, то взаимоотношения между колониями будут в какой-то мере аналогичны взаимоотношениям между особями неопределенных насекомых.

В конце этого подраздела нельзя не упомянуть об особом виде конкуренции, возникающей между самцами за обладание самкой. Здесь также обычно выигрывают наиболее жизнеспособные и агрессивные самцы. Это особенно очевидно, если наблюдать брачные драки между самцами, типичные для некоторых дневных бабочек и жуков.

Конкуренция между видами. Одни и те же пищевые ресурсы или местообитания могут быть использованы несколькими видами. Очевидно, что при этом на внутривидовую конкуренцию за ресурсы накладывается и межвидовая.

В лаборатории изучена конкуренция между двумя близкими видами мучных хрущаков – *Tribolium castaneum* Herbst. и *T. confusum* Duv. Первый вид лучше развивается при повышенных температуре и влажности, а второй – в прохладных и более сухих условиях. Побеждал в конкуренции всегда тот вид, жизни которого больше соответствовали условия эксперимента. Однако если условия были нестабильными и менялись во времени, оба вида сосуществовали неопределенно долгое время.

В некоторых случаях насекомые способны, подобно хищникам, поедать своих конкурентов. Когда в опытах поселяли вместе личинок

малого мучного хрущака (*T. confusum* Duv.) и суринамского мукоеда (*Oryzaephilus surinamensis* L.), личинки мучного хрущака охотно поедали куколок мукоеда. В том случае, если все личинки и куколки находились в муке, суринамский мукоед быстро прекращал свое существование и эксперимент заканчивался. Однако в зернах пшеницы выживали оба вида, так как в узких пространствах между зернами часть куколок мукоеда оказывалась недоступной для хрущака. Того же эффекта удавалось добиться, если в муку помещали обрезки узких стеклянных трубочек, в которых личинки мукоеда могли безопасно окуклиться.

Итак, разнородность условий во времени и пространстве создает условия для сколь угодно долгого сосуществования даже близких видов. Любые два вида отличаются друг от друга не только по морфологическим и биохимическим признакам, но также и по своим экологическим возможностям. Следовательно, в естественной среде, к которой они приспособлены, всегда найдутся место и время, когда данный вид будет процветать, несмотря на присутствие мощных конкурентов.

Блестящим примером такого сосуществования являются насекомые, развивающиеся под корой деревьев: короеды и некоторые усачи. Каждый из видов предпочитает для поселения свою зону с определенным прогревом и увлажнением на определенной высоте над уровнем земли.

То, что каждый вид занимает свою экологическую нишу, не означает, однако, что нет конкурентных взаимоотношений на пограничных участках. Изучено сосуществование колоний муравьев *Lasius niger* L. и *Lasius flavus* F., когда плодовитость в колониях обоих видов увеличивается, если удалить близлежащие колонии *L. flavus*. Интересно, что колонии *L. flavus* больше угнетались своим же видом, чем чужим. Поэтому резко выраженная внутривидовая конкуренция является основой для устойчивого сосуществования конкурирующих видов.

Вообще, в природе виды уже настолько приспособились друг к другу, что заметить какую-либо конкуренцию между ними не всегда возможно. Нарастание численности видов обычно сдерживается и другими биотическими и абиотическими факторами и далеко не всегда доходит до такого уровня, когда начинает проявляться конкуренция за ресурсы. Правда, при обитании в быстроразлагающихся запасах органической пищи, таких как трупы или экскременты, конкуренция может быть очень жесткой. Здесь взаимоотношения между видами

отличаются высокой напряженностью, что приводит, с одной стороны, к выработке тончайших органов чувств у взрослых насекомых, которые позволяют находить эти запасы пищи возможно раньше, с другой – в таких кратковременных местах обитания четко выражена сукцессия, т. е. смена комплексов видов во времени.

Если же виды приспособлены приблизительно к одинаковым стадиям сукцессии, то конкуренция между ними может быть особенно суровой. Личинки мух, например, при обитании на падали или в навозе выделяют ряд химических веществ, препятствующих появлению питающихся тем же субстратом нематод и грибов.

Резко выражена также конкуренция за хозяина у перепончатокрылых паразитов.

Яркие примеры конкуренции дает случайная или намеренная интродукция новых видов. Так, в результате «вторжения» рыжего таракана *Blatella germanica* L. в Восточную Европу ранее очень распространенный здесь черный таракан *Blatta orientalis* L., по-видимому, обладающий меньшим биотическим потенциалом, был вытеснен почти из всех мест своего обитания и сохранился в настоящее время преимущественно в подвальных помещениях около водопроводных труб.

7.11. Взаимодействия насекомого-фитофага и растения

В случае повреждения насекомыми растение способно «мобилизовать» защитные реакции и повысить свой иммунитет. При этом растение изменяет определенным образом свой химический состав и начинает отпугивать насекомых. Вырабатываемые растением вещества могут препятствовать усвоению корма (например, при появлении в тканях растения ингибиторов протеиназы) или снижать плодовитость насекомых. В некоторых же случаях растение становится токсичным для фитофага. Широко распространены и другие способы самозащиты растения от поедающего его насекомого, например выделение смолы, в которой гибнет насекомое, или появление коркового слоя, мешающего питанию. Таким образом, растение способно в определенной степени сдерживать увеличение популяции фитофага.

Однако при массовом размножении вредителя растение ослабляется и становится неспособным противостоять нападению. В этом случае возникает положительная обратная связь, приводящая в конце концов к распаду системы, т. е. к гибели растения. Интересный пример таких взаимодействий приводят А. С. Исаев и др. (1984), описывая динамику

взаимодействия большого хвойного черного усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) с его кормовым деревом – сибирской пихтой. Личинки этих жуков питаются лубом и частично древесиной, пихта же отлично защищается от них, интенсивно выделяя смолу. Но только здоровые деревья способны противостоять нападению усача. Поэтому данные насекомые развиваются в основном за счет ветровала и отдельных старых и ослабленных деревьев, не причиняя вреда лесу. В какой-то мере жуки могут быть даже полезными, устраняя отстающие в росте деревья. Имаго же питаются, объедая кору с веток и иногда даже их околоцовой. В норме этих жуков немного и они не наносят деревьям существенного вреда. Такая устойчивая популяция усача может существовать сколь угодно долго.

Совсем иная ситуация возникает при ослаблении и гибели части деревьев под влиянием пожаров, промышленных выбросов или после массового размножения сибирского шелкопряда, объедающего всю хвою. В этом случае жуки исходно имеют много субстрата, пригодного для развития личинок. Жуки размножаются в массе, и повреждений, наносимых имаго, становится так много, что от них ослабевают и практически здоровые деревья. Численность популяции возрастает, и вспышка кончается только после гибели всех пихт в лесу.

В экологической литературе хищникам, и особенно паразитам, уделяется большое внимание, так как предполагается, что именно они регулируют численность популяции, увеличивая свой пресс при массовом размножении их жертв и ослабляя его в годы с низкой численностью.

При такой ситуации возможны два выхода: либо продуктивность паразита окажется слишком мала, чтобы существенно снизить биотический потенциал хозяина – тогда обе популяции будут увеличивать свою численность; либо паразит уничтожит всех хозяев и вымрет сам. При введении в модель верхнего уровня численности хозяина, допускаемого ресурсами, модель предсказывает полное вымирание и хозяина, и паразита. Если ввести в формулу верхний порог численности паразита, вся система может существовать неограниченно долго. Однако модель Томпсона основана на неверной предпосылке о независимости количества яиц, отложенных паразитом, от плотности популяции хозяина.

7.12. Модифицирующее и регулирующее воздействия факторов

Ранее было рассмотрено воздействие различных абиотических и биотических факторов на численность популяции. Большинство эко-

логов считало, что это воздействие может быть двояким. Указывалось, что фактор может воздействовать на численность независимо от ее уровня (модифицирующее воздействие). Только при таких воздействиях популяция не могла бы оставаться на каком-то постоянном среднем уровне, она или безмерно размножилась бы, или погибла. Так как в природе этого обычно не происходит, предполагалось, что ряд факторов оказывает регулирующее воздействие на численность, т. е. автоматически поддерживает ее на определенном среднем уровне. Для ре-гулирующего воздействия необходима обратная связь: не только влияние фактора на популяцию, но и обратное воздействие уровня численности популяции на фактор. Очевидно, что при такой классификации погоду и вообще все абиотические факторы следует отнести к модифицирующим, так как численность популяции не может влиять на них. Большинство же биотических факторов, в принципе, могут быть регулирующими. Например, совершенно очевидно, что численность хозяина всегда будет влиять на численность специализированного паразита.

Однако в природе в зависимости от обстоятельств любой фактор может быть и модифицирующим, и регулирующим. Сила воздействия любого фактора определяется не только его уровнем, но и степенью защищенности тех объектов, на которые он воздействует. Конечно, сама популяция не может влиять на погоду, но при ее большой плотности она будет использовать менее благоприятные пищевые ресурсы, что снизит физиологическую устойчивость особей. При высокой плотности будут освоены и плохие укрытия, а это, естественно, увеличит смертность насекомых во время неблагоприятной погоды или сезона. Все это приведет к тому, что воздействие абиотических факторов будет существенно зависеть от плотности популяции и, следовательно, может быть регулирующим.

Воздействие любого фактора на популяцию определяется не только уровнем этого фактора, но и степенью защищенности особей в популяции. Тогда описанные выше примеры, показывающие плавный переход от регулирования к дестабилизации, могут быть применены к воздействию погоды и любых других факторов. Следовательно, любой фактор, воздействующий на численность популяции, в зависимости от обстоятельств может быть и модифицирующим (дестабилизирующим), и регулирующим.

7.13. Управление популяциями

Одной из основных практических задач современной экологии насекомых является разработка такой системы защиты растений, которая была бы основана на постоянном контроле и корректировке явлений, а не только на срочных, «пожарных» мероприятиях при выходе системы за установленные рамки. Эта система должна включать в себя как постоянное формирование желаемого агроценоза с помощью агротехнических мероприятий, например, подсева нектароносных растений, привлекающих многих паразитов, так и прямое регулирование численности, прежде всего с помощью биометода. Это регулирование должно проводиться задолго до превышения численностью вида экономического порога вредоносности. Благодаря такому вмешательству уровень численности популяции останется на относительно низком уровне и не произойдет ее «ускользания» от пресса естественных врагов.

Для создания максимально устойчивой популяции желательно знать, насколько она способна сохранять свой средний уровень (буферность) и амплитуду колебаний около этого уровня (гомеостаз) по отношению к внешнему фактору. Отметим, что речь идет о так называемых независимых по отношению к данной системе факторах. Всегда независимой будет, например, температура. В случае выпуска искусственно разведенных насекомых их численность также можно считать независимой величиной.

Применяющиеся в настоящее время интегрированные системы защиты растений являются важным шагом вперед по сравнению с варварским использованием пестицидов, имевшим место ранее. При такой системе защиты растений решение об использовании того или иного метода борьбы принимается на основе сопоставления результатов учета численности с порогом экономической вредоносности. Естественно, что ожидаемая прибавка к урожаю в деньгах должна быть заведомо выше стоимости примененных средств защиты растений. В случае же применения химического метода величину прибыли следует также сопоставить с убытками, связанными с загрязнением среды, заболеваниями и гибелью домашних и диких животных, заболеваниями людей.

Интегрированная система защиты растений, как правило, предусматривает умеренное использование химических пестицидов или, что лучше, микробиометода при превышении вредителями порогов вредо-

ности. Естественно, что на таком высоком уровне численности только такие радикальные способы защиты растений могут дать ощутимый эффект. Выше отмечалось, что паразиты и хищники как фактор обладают высокой инерционностью, а незначительное снижение численности, вызванное ими, способно в ряде случаев даже продлить вспышку массового размножения вредителя.

Выпуск искусственно разведенных энтомофагов представляет собой «тонкое» средство, способное предотвратить вспышку массового размножения вредителя в самом ее начале, когда численность вредителя еще низка, но уже начинает уходить от контроля естественных хищников и паразитов. В этой ситуации не требуется наводнения поля или леса разведенными на биофабрике паразитами и хищниками, поэтому стоимость регулирования не может быть высокой. Кроме того, потребуются усилия для максимального сохранения природных энтомофагов. Такая экологическая защита растений будет основана не на экономических порогах вредоносности, а иметь своей основной стратегической задачей сохранение естественной устойчивости агроценоза. При этом главные затраты будут направлены на мониторинг и обработку данных. Химические же средства защиты растений как нарушающие естественное равновесие агроценоза должны быть исключены.

7.14. Антропогенные факторы

Хозяйственная деятельность человека приводит к резким изменениям всех компонентов биоценозов, в том числе и насекомых (М. В. Козлов, 1990). При этом многие виды вымирают или становятся редкими. Существенно сокращаются и дробятся на части ареалы многих видов. Некоторые же виды получают преимущества и становятся массовыми. Кроме того, в ряде случаев фауна обогащается новыми видами, бессознательно или сознательно завезенными человеком. Степень и характер изменений биоценозов определяются родом и интенсивностью их хозяйственного использования.

Так, умеренный выпас скота не наносит существенного вреда луговому и степному биоценозу, поскольку копытные представляют собой естественный компонент многих биоценозов, повышающий их устойчивость. Однако слишком интенсивный выпас приводит к обеднению флоры и, соответственно, фауны насекомых при общем сдвиге всех компонентов в сторону большей ксерофильности. Выпас скота – это не только изъятие части зеленой массы, но и нарушение почвенного по-

крова, особенно его поверхностной структуры, появление многочисленных кровососущих насекомых и обитателей навоза. Интересно, что в некоторых случаях сохранению прежней фауны насекомых существенно способствуют колючие кустарники и полукустарники, под прикрытием которых остаются нетронутыми многие другие растения (В. С. Мурзин, 1981).

Снижение видового разнообразия происходит и при кошении трав, которое приводит к выпадению из состава флоры ряда однолетних и двулетних растений, которые лишаются возможности давать семена. На покосе погибает масса личинок насекомых, особенно обитающих внутри стеблей. Интересно, что только ежегодное скашивание трав резко обедняет состав фауны. При нерегулярном сенокосении комплекс насекомых заметно обогащается, так как оно, по-видимому, в какой-то мере заменяет отсутствие или недостаток диких копытных или же умеренный выпас скота. В абсолютно заповедной степи, где запрещены и выпас, и сенокосение, видовой состав насекомых заметно обеднен и они представлены в основном прямокрылыми и некоторыми клопами.

Рекреационная нагрузка на биоценозы, сопровождающаяся вытаптыванием и замусориванием местности, влияет на фауну подобно интенсивному выпасу скота, существенно ее обедняя.

Своеобразная ситуация возникает на обочинах дорог. С одной стороны, частые повреждения и замусоривание приводят к расцвету рудеральных (мусорных) растений (лопух, крапива, полынь, пустырник и т. д.) с их своеобразной фауной, с другой – именно около дорог иногда сохраняются остатки прежней целинной флоры и фауны. С дальнейшей урбанизацией местности эти остатки, как правило, исчезают.

Вырубка леса, а тем более распашка целины приводят к исчезновению большинства элементов прежнего биоценоза. На полях и в садах возникают искусственные сообщества, создаваемые и постоянно поддерживаемые человеком, – агробиоценозы, о которых речь пойдет ниже. Урбанизация местности приводит к полному уничтожению прежних биоценозов.

Своеобразные экосистемы, состоящие практически из одного вида, создаются человеком при массовом разведении насекомых. Такие лабораторные экосистемы иногда называют техноценозами (А. З. Злотин, 1989).

Агробιοценоз (агроценоз) – пример вторичного или дисклимаксного биоценоза. Он отличается тем, что в нем искусственно поддержива-

ется резкое доминирование (обычно фактически монокультура) какого-либо одного сельскохозяйственного растения. Ежегодно часть биомассы, создаваемой агроценозом, изымается в качестве урожая, при этом агроценоз теряет как органические, так и минеральные вещества.

Такое искусственное образование, как агроценоз, может сохранять-ся только при постоянном и ежегодном возобновлении его человеком. Территория любого брошенного агроценоза быстро заселяется сорной растительностью, культурные же растения с первых лет оказываются третьестепенным компонентом флоры, а затем исчезают.

Однако в течение периода вегетации на поле формируется сложный и иногда хорошо сбалансированный комплекс насекомых, насчитывающий сотни видов. В этот комплекс входят фитофаги, повреждающие культурные растения, фитофаги, съедающие сорняки, и многочисленные энтомофаги. Поэтому хорошо укоренившееся и весьма распространенное представление о том, что «агроценоз не обладает свойством регуляции», уже нанесло и продолжает наносить нашему и мировому хозяйству колоссальный вред. Вместо контроля за агроценозом и попыток повысить его устойчивость пассивно ожидается наступление массового размножения вредителя, а затем применяются радикальные меры. Такая защита растений также сохраняет урожай, но при этом расходуется много средств и обычно загрязняются ядами пищевые продукты, вода и все окружающие биоценозы.

Естественная устойчивость агроценоза может быть значительно повышена за счет граничащих с ним биоценозов, часто являющихся постоянным источником хищников и паразитов. Если эти биоценозы находятся не на пионерных стадиях сукцессии, на них должны отсутствовать фитофаги – *r*-стратеги, многие из которых являются вредителями сельскохозяйственных растений. Следовательно, чем устойчивее биоценоз, прилегающий к полю с сельскохозяйственной культурой, чем менее пионерным он является, тем больше пользы он может принести соседним сельскохозяйственным угодьям.

К сожалению, в сельском хозяйстве обычно применяется обратная практика. С целью устранения сорняков и вредителей часто перепахивают обочины дорог, а в некоторых случаях их даже выжигают. Естественно, что на таком оголенном участке кроме растений и животных *r*-стратегов никто поселиться не может и эти участки являются поставщиками сорняков и вредителей полю. Более правильным было бы или совсем не трогать эти участки, или же ускорять на них сукцессию с помощью семян растущих в устойчивых естественных сообществах трав (посев мелконарезанного сена).

Значительно повышает устойчивость агроценоза также включение в посев каких-либо дополнительных культур, совместный посев или посев отдельными полосами разных растений вместо больших полей монокультур. Введение в посев цветущих растений, например, и рассеивание их по обочинам вокруг поля, обеспечивают дополнительное питание паразитам и хищникам и положительно отражаются на урожае. Усложнение агроценоза не только увеличивает численность энтомофагов на поле, но и улучшает микроклимат посевов.

Формирование комплекса вредителей на поле представляет собой довольно сложный процесс. При распашке целинной земли ее обитатели в основном погибают или мигрируют. Причины их гибели следующие: изменения структуры почвы, ее температурного и влажностного режимов, исчезновение кормовых растений – центров консорциев, а также воздействие агротехнических приемов. Ряд насекомых все же приспосабливается к жизни на посевах. Среди них виды, размножающиеся вне пределов поля, но охотно питающиеся культурными растениями (многие саранчовые), насекомые, мигрирующие на зиму на опушки леса, на обочины (например, клоп черепашка), обитатели взрыхленных грызунами почв в природных биотопах (например, жуки *Anisoplia austriaca* Herbst, *Pentodon idiota* Herbst, озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.)). В эту же группу можно включить и обитателей растений таких взрыхленных почв (многие клопы и листоблошки). На полях оказываются также насекомые, предпочитающие изреженный травостой (щелкуны родов *Melanotus*, *Agriotes*, чернотелки *Opatrum sabulosum* L.). Весьма распространены и насекомые, зимующие в многолетних или озимых растениях или в растительных остатках (двукрылые *Oscinosoma*, *Chlorops*, *Magetiola*).

На культурных растениях поселяются местные олигофаги и полифаги. Если же растение чуждо местной флоре и поблизости нет родственных ему видов, его фитофагами становятся только многоядные насекомые. Примерно так происходит заселение некоторых лесопосадок. Заметим, что переход насекомых на новые для них растения осуществляется во многих случаях очень постепенно, что, по-видимому, связано с выработкой новых пищевых рас (М. С. Гиляров, 1958).

Агротехнические мероприятия оказывают существенное влияние на фауну насекомых. Так, снегозадержание улучшает перезимовку куколок озимой совки. При орошении исчезают степные ксерофилы, но увеличивается численность шведской мухи, хлебных блох, злаковых цикадок. В результате севооборота заметно снижается числен-

ность ряда видов, но видовое разнообразие возрастает, так как каждая сельскохозяйственная культура оставляет свой след в энтомофауне. Смена растений приводит к тому, что среди почвенных личинок, развивающихся более года, выживают практически только полифаги: проволочники, личинки чернотелок и пыльцеведов.

Монофаги же, такие как личинки жуков-усачей *Dorcadion*, развивающиеся два года, совсем не могут перенести смену культур. Наоборот, быстро развивающиеся и хорошо мигрирующие насекомые, к числу которых относится много вредителей, практически не страдают от севооборота.

Остановимся вкратце на понятии *вредоносности*. Весьма распространена наивная точка зрения, что любое насекомое, поедающее культурное растение, уменьшает урожай и наносит таким образом вред. Однако между растением и насекомым исторически установились сбалансированные взаимосвязи, позволяющие сохранять эти растения как источники корма. Пока уровень повреждения относительно низок, вся популяция растений и отдельные их особи способны компенсировать ущерб. Иногда повреждения стимулируют растение, приводя к его более мощному развитию. Вообще практически всегда растения формируют больше вегетативных и генеративных органов, чем это необходимо для оптимальной продуктивности.

Даже в том случае, если насекомое приводит растение к гибели, что типично для вредителей всходов и семян в почве, изреживание посевов компенсируется более мощным развитием сохранившихся растений. Например, при гибели 25 % всходов свеклы от проволочников, общий урожай не снижается. Сравнивая урожай растений, не поврежденных и поврежденных вредителем, можно определить коэффициент вредоносности:

$$K = \frac{a - b}{a} 100 \%,$$

где a – масса урожая неповрежденных растений;

b – масса урожая того же количества поврежденных растений.

Если слабые повреждения могут привести к увеличению урожая, то с дальнейшим ростом плотности популяции вредителя масштаб повреждений будет увеличиваться и начиная с определенного уровня плотности приведет к потере урожая (порог вредоносности). Но любые защитные мероприятия связаны с расходами, которые зависят не только от стоимости препаратов или агентов биологической защиты расте-

ний, включая их применение на поле, но должны отражать и ущерб, наносимый людям (например, повышение заболеваемости и оплаты бюллетеней), загрязнение окружающих угодий, в том числе водоемов, в которых рыба погибает от химических препаратов, ухудшение структуры почвы, что приводит к дальнейшему снижению урожайности, а в ряде случаев и снижение закупочных цен на продукт, содержащий остатки инсектицида.

Экономические пороги вредоносности определены для большинства основных сельскохозяйственных культур и многих вредных насекомых. Разработка этих порогов является большим достижением в защите растений, позволяющим уменьшить как затраты, так и загрязнение среды. Эти пороги могут меняться в зависимости от конкретной ситуации, прежде всего от фазы развития растения.

Однако возможности работы в этом направлении еще далеко не исчерпаны по следующим причинам.

Во-первых, большое количество энтомофагов на поле делает обработку пестицидом бесполезной, а точнее вредной, даже когда численность фитофага существенно превышает экономический порог.

Следовательно, вместе с численностью фитофага необходимо определять и численность его основных энтомофагов (Н. В. Бондаренко, 1986).

Во-вторых, высокая плотность популяции фитофага часто приводит к развитию эпизоотий, снижающих его численность не хуже любого инсектицида. Следовательно, необходимо определять также и процент заболевших насекомых.

В-третьих, экономические пороги определены для каких-то «усредненных» растений данной сельскохозяйственной культуры и для усредненных метеоусловий. Очевидно, что способность растения самостоятельно компенсировать ущерб должна зависеть от сорта, сроков посева, геохимического состава почвы, внесения удобрений, поливов, а также от погоды.

Кроме того, эти условия могут влиять на популяцию насекомых или непосредственно, или косвенно – через изменения физиологического состояния растений.

Таким образом, определение экономических порогов вредоносности – это начало пути, который на базе объединения усилий энтомологов, физиологов растений, почвоведов приводит к созданию компьютерных моделей. Целью таких моделей является оптимизация сельскохозяйственного процесса для получения максимального урожая при

наименьших затратах и минимальном загрязнении среды и продукта. Имея такую программу, в компьютер вводят информацию о состоянии растений и погоде. Компьютер же на экране монитора дает прогноз о будущем урожае и рекомендацию по агротехническим и защитным мероприятиям, которые желательно провести на данном поле и в данный момент времени.

Очень хочется надеяться, что современная интегрированная защита растений, основанная на экономических порогах вредоносности, в ближайшие годы будет заменена экологической системой защиты растений. Эта система будет иметь профилактический характер и базироваться на динамичных порогах ускользания. Компьютерные модели экологической защиты растений смогут рекомендовать растениеводу, как сохранить естественную устойчивость агроценоза и минимальными усилиями не допустить развития вспышки массового размножения вредителей.

7.15. Мониторинг и антропогенные воздействия

Мониторинг – система наблюдений, позволяющая оценивать состояние биоценоза и давать прогноз его развития. Постановка мониторинга приобретает в настоящее время особое значение в связи с мощными антропогенными воздействиями, прежде всего с загрязнением среды. В этом отношении насекомые при их широком распространении и чувствительности к изменениям среды являются перспективными объектами (Э. И. Хотько и др., 1982).

Отметим, что при разработке подобного мониторинга следует отличать изменения численности, вызванные антропогенными воздействиями, от ее естественных сезонных и многолетних колебаний.

Загрязнение среды (промышленное химическое и радиоактивное, автомобильные выбросы, использование инсектицидов, гербицидов и минеральных удобрений) заметно отражается на фауне насекомых. Большинство из этих воздействий отбрасывает биоценоз к более ранним стадиям сукцессии и обедняет видовой состав. Наряду с гибелью растений выпадают целые консорции вместе с соответствующими видами насекомых.

Промышленное загрязнение местности, как правило, довольно медленно действует на популяции насекомых. Правда, здесь многое зависит от химической природы загрязняющих веществ (поллютантов), на которые насекомые реагируют по-разному. Так, в зоне загряз-

нения обычно происходит резкое увеличение численности сосущих фитофагов, особенно тлей. Вместе с сосущими насекомыми увеличивается численность их естественных врагов. Основной причиной этого явления, скорее всего, является нарушение синтеза белков в тканях растений и, как результат, накопление в их жидком содержимом свободных аминокислот. Кроме того, сосущие насекомые, в отличие от листогрызущих, практически не страдают от загрязнения поверхности листьев. С ослаблением растений связывается также и увеличение численности подкоровых и стволовых насекомых. Показано, например, что в зоне выброса солей тяжелых металлов возникает мощное развитие ксилофагов.

Слишком высокие загрязнения все же подавляют насекомых, сдерживая их размножение. Поэтому в зоне среднего загрязнения часто имеет место максимум численности. Так, численность жука-долгоносика *Strophosoma capitatum* на определенном расстоянии от источника загрязнения в 25 раз выше, чем на сильно загрязненных участках, и в 5 раз выше, чем на чистых. Подобные же оптимумы по уровню загрязнения были найдены для ряда бабочек. Даже непарный шелкопряд – насекомое с мощным биотическим потенциалом – угнетен при большой концентрации промышленных выбросов, например, поблизости от цементного завода.

Есть отдельные виды насекомых, численность которых всегда падает под влиянием загрязнений. Так, недалеко от цементных и металлургических заводов резко снижается численность некоторых жукелиц и жуков-стафилинов, ряда сеноедов. Среди этих насекомых можно найти виды – индикаторы степени загрязнения местности.

Примерно также изменяется биоценоз под влиянием автомобильных выбросов, часто содержащих тяжелые металлы. Накопление твердых частиц этих выбросов вблизи от дороги приводит к снижению численности форм, обитающих в подстилке и почве, а также листогрызущих энтомофагов. Наоборот, численность получающих питание из более глубоких слоев растительных тканей сосущих фитофагов (тлей, клопов-слепняков) увеличивается. Размножению сосущих вредителей способствует также обогащение растений около шоссе азотистыми соединениями. Вслед за сосущими насекомыми возрастает численность их энтомофагов. Видами – индикаторами подобных воздействий могут быть также некоторые жукелицы и отдельные виды ногохвосток.

В загрязненной радиоактивными отходами местности больше всего страдают объекты, обитающие в подстилке и почве. Сравнительно не-

большие дозы радиации могут приводить к некоторому повышению общей жизнеспособности, например, иногда наблюдается повышение процента выхода гусениц непарного шелкопряда из кладок. Более высокие дозы радиации приводят к гибели части гусениц. Однако в целом в зоне повышенной радиоактивности численность популяции непарного шелкопряда не уменьшается, так как заметно снижается зараженность гусениц паразитами. Скорее всего, это происходит потому, что паразиты окукливаются преимущественно в почве, где высока радиация, а непарный шелкопряд – в кронах. Положительно влияет на развитие непарного шелкопряда и изреживание крон из-за ослабления деревьев. Возможно, что при этом снижается и способность растения противостоять фитофагу.

Большое внимание энтомологов привлекло явление так называемого *индустриального меланизма*. Оно отмечено примерно у 100 видов бабочек. Наиболее известен полиморфизм окраски березовой пяденицы (*Biston betularia* L.), которая имеет две формы: обычную (f. typical), обладающую светлыми крыльями с темными крапинами, напоминающими поверхность ствола березы, и меланистическую (f. carbonaria) с равномерно черными крыльями почти без рисунка. Последняя форма была поймана впервые в промышленном районе около Манчестера. В дальнейшем таких темных бабочек находили преимущественно поблизости от крупных загрязняющих воздух и дающих копоть предприятий. Выдвигалась гипотеза, что темная форма менее заметна на закопченных стволах березы, чем исходная светлая, и, следовательно, в меньшем количестве уничтожается птицами. Наоборот, на чистых березовых стволах больше преимуществ получает форма со светлыми крыльями. Однако сейчас эта гипотеза оспаривается, так как темная форма преобладает и в некоторых относительно чистых районах. В принципе, потемнение окраски часто коррелирует с повышенной жизнеспособностью и интенсивным метаболизмом.

Помимо бабочек, индустриальный меланизм встречается у жуков (коровки *Addalia bipunctata* L.), некоторых тлей и цикад. Скорее всего, этот меланизм связан с загрязнением местности. Наряду с изменениями окраски возможны и изменения размеров тела и микроструктуры его поверхности.

Насекомые принадлежат к числу индикаторов степени загрязненности воды органическими веществами. Так, личинки цветочных мух *Eristalis tenax* L., так называемые крыски, выступают четким показателем наиболее загрязненного полисапробного водоема. Красные личин-

ки хирономид типичны для мезосапробных водоемов. Большинство же других водных насекомых могут обитать только в чистых олигосапробных водах.

Естественно, что насекомые реагируют и на другие загрязнения воды, в том числе тяжелыми металлами. При длительном загрязнении меняется видовой состав, большинство насекомых погибает. Но даже и при небольших дозах загрязняющих веществ, и при их непродолжительном воздействии изменяется строительное поведение личинок ручейников.

При воздействии на биоценоз инсектицидов резко нарушается его видовая структура, причем больше всего страдают энтомофаги. Фитофаги довольно быстро вырабатывают резистентность по отношению к этим веществам. Помимо инсектицидов на насекомых могут существенно влиять и такие употребляемые в сельском хозяйстве вещества, как гербициды, фунгициды и минеральные удобрения. Под влиянием этих веществ обедняется видовой состав и во многих случаях резко возрастает численность отдельных видов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Андрианова, Н. С. Экология насекомых / Н. С. Андрианова. – Москва: Изд-во МГУ, 1970. – 157 с.
2. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysoschloa caca-liae* S. / В. М. Соломатин [и др.] // Генетика. – 1976. – Т. 12, вып. 3. – С. 160–162.
3. Ашофф, Ю. Обзор биологических ритмов / Ю. Ашофф // Биологические ритмы. – Москва: Мир, 1984. – С. 12–21.
4. Барбье, М. Введение в химическую экологию / М. Барбье. – Москва: Мир, 1978. – 222 с.
5. Бей-Биенко, Г. Я. Смена местообитаний насекомыми как экологический принцип / Г. Я. Бей-Биенко // Журн. общ. биол. – 1966. – Т. 27, вып. 1. – С. 5–21.
6. Бенкевич, В. И. Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР / В. И. Бенкевич. – Москва: Наука, 1984. – 143 с.
7. Биоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах: сб. ст. / Акад. наук СССР; отв. ред. Н. В. Дылис. – Москва: Наука, 1971.
8. Бобинская, С. Г. Проволочники и меры борьбы с ними / С. Г. Бобинская, Т. Г. Григорьева, С. А. Персин. – Ленинград: Колос, 1965. – 222 с.
9. Богданова, Т. П. Соотношение реакций, определяющих диапаузу и материнское влияние у *Calliphora vicina* R.-D. / Т. П. Богданова, Е. Б. Виноградова, В. А. Заславский // Тр. ЗИН АН СССР. – 1978. – Т. 69: Фотопериодические реакции насекомых. – С. 62–79.
10. Бондаренко, Н. В. Вредные нематоды, клещи, грызуны / Н. В. Бондаренко, И. Я. Поляков, А. А. Стрелков. – Ленинград: Колос, 1969. – 272 с.
11. Бондаренко, Н. В. Практикум по общей энтомологии: учеб. пособие / Н. В. Бондаренко, А. Ф. Глущенко. – 2-е изд., перераб. и доп. – Ленинград: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1985. – 352 с.
12. Булыгинская, М. А. Влияние длительного разведения яблонной плодовой гнили *Laspeyresia pomonella* L. на ее биологические особенности / М. А. Булыгинская, Н. И. Мезенкова // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по промысл. развед. насекомых. – Москва: Изд-во МГУ, 1986. – С. 63.
13. Варли, Дж. К. Экология популяций насекомых (аналитический подход) / Дж. К. Варли, Дж. Р. Градуэлл, М. П. Хасселл. – Москва: Колос, 1978. – 219 с.
14. Викторов, Г. А. Экология паразитов-энтомофагов / Г. А. Викторов. – Москва: Наука, 1976. – 27 с.
15. Виноградова, Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция / Е. Б. Виноградова. – Санкт-Петербург: Наука, 1991. – 218 с.
16. Волкович, Т. А. Экологическая роль постепенных изменений длины дня в регуляции развития диапаузы / Т. А. Волкович // Тр. ВЭО. – 1986. – Т. 68. – С. 99–102.
17. Воронцов, А. И. Современные методы учета и прогноза хвое- и листогрызущих насекомых / А. И. Воронцов, А. В. Голубев, Е. Г. Мозолева // Тр. ВЭО. – 1983. – Т. 65: Лесная энтомология. – С. 4–19.
18. Вызова, Ю. Б. Дыхание почвенных беспозвоночных / Ю. Б. Вызова // Экология почвенных беспозвоночных. – Москва: Наука, 1972. – С. 3–39.
19. Гейс-спиз, К. Ф. Особенности фотопериодической реакции шерстолапки плодовой *Dasychira pudibunda* L. (Lepidoptera, Orgyidae) / К. Ф. Гейс-спиз, А. И. Заранкина // Энтомол. обзор. – 1963. – Т. 42. – С. 29–38.
20. Гиляров, А. М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия / А. М. Гиляров // Журн. общ. биол. – 1969. – Т. 30, вып. 6. – С. 652–657.

21. Гиляров, А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – Москва: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
22. Гиляров, М. С. Закономерности приспособлений насекомых к жизни на суше / М. С. Гиляров. – Москва: Наука, 1970. – 275 с.
23. Гиляров, М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований / М. С. Гиляров. – Москва: Наука, 1975. – С. 12–29.
24. Гиляров, М. С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии / М. С. Гиляров // Зоол. журн. – 1966. – Т. 45, вып. 1.
25. Гиляров, М. С. Экологическое значение партеногенеза / М. С. Гиляров // Успехи совр. биол. – 1982. – Т. 93, вып. 1. – С. 10–22.
26. Голубев, А. В. Математические методы в лесозащите / А. В. Голубев, Г. Э. Инсаров, В. В. Страхов. – Москва: Леспром, 1980. – 97 с.
27. Горностаев, Г. Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лёт насекомых на искусственные источники света) / Г. Н. Горностаев // Тр. ВЭО. – 1984. – Т. 66. – С. 101–167.
28. Горностаев, Г. Н. Проблема охраны исчезающих насекомых / Г. Н. Горностаев // Итоги науки и техники: ВИНТИ. – 1986. – Т. 6: Энтомология. – С. 116–204.
29. Городков, К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства / К. Б. Городков // Энтومол. обзор. – 1986. – Т. 65, вып. 1. – С. 81–95.
30. Государственный реестр средств защиты растений (пестицидов) и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь: справ. изд. / авт.-сост.: Л. В. Плешко [и др.]. – Минск, 2014. – 428 с.
31. Гребенников, В. С. Тайны мира насекомых / В. С. Гребенников. – Новосибирск, 1990. – 270 с.
32. Григорьева, Т. Г. Возникновение процесса саморегуляции в агробиоценозе при длительной монокультуре / Т. Г. Григорьева // Энтومол. обзор. – 1970. – Т. 49, вып. 1. – С. 10–22.
33. Гринберг, Ш. М. Методика по определению качества трихограммы / Ш. М. Гринберг, Е. М. Менчер, Л. В. Подберезская. – Кишинев, 1979. – 15 с.
34. Гринфельд, Э. К. Происхождение антофилии у насекомых / Э. К. Гринфельд. – Ленинград, 1962. – 185 с.
35. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. – Москва: Прогресс, 1975. – 412 с.
36. Данилевский, А. С. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности / А. С. Данилевский, И. А. Кузнецова // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1968. – С. 5–51.
37. Данилевский, А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых / А. С. Данилевский. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1961. – 243 с.
38. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз / Д. А. Криволуцкий [и др.]. – Москва: Наука, 1988. – 225 с.
39. Динамика численности лесных насекомых / А. С. Исаев [и др.]. – Новосибирск, 1984. – 224 с.
40. Длусский, Г. М. Муравьи пустынь / Г. М. Длусский. – Москва: Наука, 1981. – 230 с.
41. Добровольский, Б. В. Фенология насекомых / Б. В. Добровольский. – Москва: Высш. шк., 1969. – 219 с.
42. Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – 7-е изд. – Москва: Высш. шк., 1981. – 614 с.

43. Еськов, Е. К. Микроклимат пчелиного улья и его регулирование / Е. К. Еськов. – Москва: Россельхозиздат, 1978. – 78 с.
44. Жадин, В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. – Москва – Ленинград: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.
45. Жерихин, В. В. Насекомые в экосистемах суши / В. В. Жерихин // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 189–223.
46. Жерихин, В. В. Особенности захоронения насекомых / В. В. Жерихин // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 7–18.
47. Жужиков, Д. П. Термиты СССР / Д. П. Жужиков. – Москва: Изд-во МГУ, 1979. – 194 с.
48. Заславский, В. А. Индуктивные и спонтанные процессы в фотопериодизме насекомых / В. А. Заславский // Фотопериодические реакции насекомых / Тр. ЗИН АН СССР. – 1978. – С. 5–61.
49. Заславский, В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых / В. А. Заславский. – Ленинград: Наука, 1984. – 178 с.
50. Захваткин, Ю. А. Курс общей энтомологии / Ю. А. Захваткин. – Москва: Агропромиздат, 1986. – 306 с.
51. Злотин, А. З. Селекция насекомых / А. З. Злотин // Итоги науки и техники. – 1990. – Т. 10: Энтомология. – С. 96–167.
52. Злотин, А. З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых / А. З. Злотин // Энтомол. обзор. – 1981. – Т. 60, вып. 3. – С. 494–510.
53. Злотин, А. З. Техническая энтомология: справ. пособие / А. З. Злотин. – Киев, 1989. – 148 с.
54. Ижевский, С. С. Состояние и задачи интродукции и акклиматизации энтомофагов карантинных и особо опасных вредителей / С. С. Ижевский // Защита растений. – 1983. – С. 35–37.
55. Изменения трихограммы при ее лабораторном разведении (на примере *Trichogramma evanescens* Westw.: Hymenoptera, Trichogrammatidae / Л. М. Салманова [и др.] // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71, вып. 10. – С. 90–96.
56. Интегрированная защита растений: учебник / Ю. А. Миренков [и др.]. – Минск: ИВЦ Минфина, 2008. – 360 с.
57. Интегрированные системы защиты сельскохозяйственных культур от вредителей, болезней и сорняков: рекомендации / Нац. акад. наук Респ. Беларусь; Ин-т защиты растений НАН Беларуси; под ред. С. В. Сороки. – Минск: Белорус. наука, 2005. – 462 с.
58. Использование статистических методов в почвенной зоологии / А. А. Захаров [и др.] // Количественные методы в почвенной зоологии. – Москва: Наука, 1987. – С. 186–263.
59. Историческое развитие класса насекомых // Тр. ПИН АН СССР. – 1980. – Т. 175. – С. 223.
60. Кажарский, В. Р. Фитосанитарный контроль и прогноз как теоретическая основа интегрированной защиты растений: лекция / В. Р. Кажарский. – Горки, 2008. – 60 с.
61. Кантор, Ю. И. Каталог моллюсков России и сопредельных стран / Ю. И. Кантор, А. В. Сыроев. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 627 с.
62. Каплин, В. Г. Комплексы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь (на примере Каракумов) / В. Г. Каплин. – Ашхабад, 1981. – 347 с.
63. Катаев, О. А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках / О. А. Катаев // Тр. ВЭО. – 1983. – Т. 65. – С. 54–108.
64. Кауфман, Б. З. Преферентное поведение беспозвоночных / Б. З. Кауфман. – Петрозаводск, 1995. – 175 с.

65. Кипятков, В. Е. Мир общественных насекомых / В. Е. Кипятков. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1991. – С. 276–397.
66. Кипятков, В. Е. Обнаружение фотопериодической реакции у муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) / В. Е. Кипятков // ДАН СССР. – 1972. – Т. 205. – С. 251–253.
67. Кожанчиков, И. В. Методы исследования экологии насекомых / И. В. Кожанчиков. – Москва: Высш. шк., 1961. – 284 с.
68. Козлов, М. В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых / М. В. Козлов // Итоги науки и техники: ВИНТИ. – 1990. – Т. 13: Энтомология. – 166 с.
69. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова [и др.]. – Москва: Наука, 1987. – 286 с.
70. Кондаков, Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда / Ю. П. Кондаков // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 206–265.
71. Кочетова, Н. И. Редкие беспозвоночные животные / Н. И. Кочетова, М. И. Акимущкина, В. И. Дыхнов. – Москва: Агропромиздат, 1986. – 206 с.
72. Кривошеина, Н. П. Филогенез и эволюционная экология двукрылых насекомых / Н. П. Кривошеина, А. И. Зайцев // Итоги науки и техники: ВИНТИ. – 1989. – Т. 9: Энтомология. – 136 с.
73. Кудрин, А. И. Об усовершенствовании учетов численности способом исчерпывания при помощи ловушек / А. И. Кудрин // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, вып. 9. – С. 1388–1400.
74. Ланге, А. Б. Популяционный портрет в биотехнологии / А. Б. Ланге // Тез. I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. – 1986. – Ч. 3. – С. 187–188.
75. Линдеман, Г. В. Потенциал влаги в лубе как показатель влагообеспеченности и устойчивости дерева к нападению насекомых-ксилофагов в засушливых условиях / Г. В. Линдеман // Лесоведение. – 1988. – Вып. 5. – С. 20–29.
76. Лихарев, И. М. Слизни – вредители сельского хозяйства / И. М. Лихарев, Я. С. Шапиро. – Ленинград: Наука, 1987. – 190 с.
77. Лопатин, И. К. Основы зоогеографии / И. К. Лопатин. – Минск, 1980. – 199 с.
78. Любичев, А. А. К методике количественного учета и районирования насекомых / А. А. Любичев. – Фрунзе, 1958. – 164 с.
79. Мазохин-Поршняков, Г. А. Зрение насекомых / Г. А. Мазохин-Поршняков. – Москва: Наука, 1965. – С. 259.
80. Мазохин-Поршняков, Г. А. Почему насекомые летят на свет? / Г. А. Мазохин-Поршняков // Энтомол. обзор. – 1960. – Т. 39. – С. 52–58.
81. Макфедьен, Э. Экология животных. Цели и методы / Э. Макфедьен. – Москва: Мир, 1965. – 315 с.
82. Малахов, В. В. Эмбриональное развитие двусторчатых моллюсков / В. В. Малахов, Л. А. Медведева. – Москва: Наука, 1991. – 136 с.
83. Малышев, С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С. И. Малышев. – Москва – Ленинград: Наука, 1966. – 302 с.
84. Мамаев, Б. М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых / Б. М. Мамаев // Энтомол. обзор. – 1975. – Т. 54, вып. 3. – С. 499–506.
85. Мамаев, Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых-галлиц / Б. М. Мамаев. – Ленинград: Наука, 1968. – 157 с.
86. Марков, В. А. Многолетняя эмбриональная диапауза шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) / В. А. Марков // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 1. – С. 52–59.

87. Масленникова, В. А. Регуляция сезонного развития паразитических насекомых / В. А. Масленникова // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1968. – С. 129–152.
88. Медведев, Л. Н. К методике определения абсолютной численности беспозвоночных / Л. Н. Медведев // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. – Москва: Наука, 1988. – С. 230.
89. Михеев, А. В. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea caprea* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) / А. В. Михеев, А. Г. Креславский // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, вып. 2. – С. 200–204.
90. Мозолевская, Е. Г. Анализ популяции сосновых лубоедов / Е. Г. Мозолевская // Тр. ВЗО. – 1983. – Т. 65: Лесная энтомология. – С. 19–40.
91. Мозолевская, Е. Г. Влияние состояния насаждений на динамику численности короедов / Е. Г. Мозолевская // Чтения памяти Н. А. Холодковского. – Ленинград, 1982. – С. 3–24.
92. Монастырский, А. Л. Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений / А. Л. Монастырский, В. В. Горбатовский. – Москва: Агропромиздат, 1991. – 320 с.
93. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – Москва: Мир, 1992. – 166 с.
94. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. – Москва: Сов. наука, 1965. – 311 с.
95. Определитель насекомых по повреждениям культурных растений / И. Д. Батияшвили [и др.]; под ред. В. Н. Щеголева. – 4-е изд., перераб. и доп. – Ленинград – Москва: Сельхозгиз, 1960. – 607 с.
96. О разведении насекомых при постоянной температуре: тез. докл. II Всесоюз. конф. по промышл. развед. насекомых / В. А. Зотов [и др.]. – Москва: Изд-во МГУ, 1989. – С. 16.
97. Обзор распространения вредителей, болезней и сорняков сельскохозяйственных культур в 2010 году и прогноз их появления в 2011 году в Республике Беларусь / М-во сел. хоз-ва и прод., РНДUP «Ин-т защиты растений», ГУ «Глав. гос. инспекция по семеноводству, карантину и защите растений»; под ред. А. В. Майсеенко, С. В. Сорока. – Минск, 2011. – 119 с.
98. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – Москва: Мир, 1975. – 740 с.
99. Орлов, В. М. Насекомые и электрические поля / В. М. Орлов. – Томск, 1990. – 111 с.
100. Осмоловский, Г. Е. Энтомология / Г. Е. Осмоловский, Н. В. Бондаренко. – 2-е изд., перераб. и доп. – Ленинград: Колос, 1980. – 359 с.
101. Павловский, Е. Н. Очерки из жизни пресноводных животных / Е. Н. Павловский, С. Г. Лепнева. – Москва, 1948. – 435 с.
102. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – Москва: Наука, 1982. – 287 с.
103. Петрова-Никитина, А. Д. Задачи культивирования и диагностика состояния культуры аллергенных клещей домашней пыли / А. Д. Петрова-Никитина, Т. М. Желтикова, В. М. Бержец // Тез. I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. – 1986. – Ч. 3. – С. 228–230.
104. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – Москва: Мир, 1981. – 399 с.
105. Поливанова, Е. Н. Морфофизиологические механизмы, обуславливающие уровень поисковых реакций насекомых, и оптимизация способов массового разведения насекомых / Е. Н. Поливанова // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по промышл. развед. насекомых. – Москва: МГУ, 1989. – С. 21–22.

106. Пономаренко, А. Г. Отряд Scarabaeida. Жесткокрылые или жуки / А. Г. Пономаренко, В. В. Жерихин // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 76–83.
107. Попов, К. И. Биологические основы выносливости сельскохозяйственных растений к повреждениям листогрызущими насекомыми / К. И. Попов // Тез. докл. IV съезда ВЭО. – Москва – Ленинград, 1959.
108. Попов, Ю. А. Надотряд Cimicidea. Отряд Citnicipida / Ю. А. Попов // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 58–68.
109. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения / Э. И. Хотько [и др.]. – Минск, 1982. – 264 с.
110. Правдин, Ф. Н. Растительноядные насекомые как паразиты / Ф. Н. Правдин // Усп. совр. биол. – 1950. – Т. 29, вып. 1. – С. 121–129.
111. Практикум по методике опытного дела в защите растений / В. Ф. Пересыпкин [и др.]. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 175 с.
112. Приставко, В. П. Массовое разведение насекомых как открытая система (на примере яблонной плодовой гнили *Laspeyresia pomonella*) / В. П. Приставко // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, вып. 2. – С. 212–220.
113. Приставко, В. П. Принципы и методы экспериментальной энтомологии / В. П. Приставко. – Минск, 1979. – 133 с.
114. Разумова, А. П. Эндогенный околородовой ритм изменений фотопериодической реакции у боярышничкового клеща / А. П. Разумова // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57, вып. 4. – С. 530–539.
115. Расницын, А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota / А. П. Расницын // Журн. общ. биол. – Т. 37, вып. 4. – С. 543–555.
116. Расницын, А. П. Происхождение и объем класса насекомых / А. П. Расницын // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 19.
117. Расницын, С. П. Некоторые критерии оценки методов количественного учета животных / С. П. Расницын // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57, вып. 1. – С. 124–131.
118. Рафес, П. М. Биоценологические исследования растительноядных лесных насекомых / П. М. Рафес. – Москва: Наука, 1970. – 156 с.
119. Рожков, А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним / А. С. Рожков. – Москва: Наука, 1965. – 180 с.
120. Самков, М. Н. Возможности сбора насекомых на искусственный свет в дневное время / М. Н. Самков // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 4. – С. 110–113.
121. Самков, М. Н. Оконные ловушки и возможность их использования в энтомологии / М. Н. Самков, В. Б. Чернышев // Зоол. журн. – Т. 62, вып. 10. – С. 1571–1574.
122. Северцев, С. А. Проблемы экологии животных / С. А. Северцев. – Москва: Изд-во АН СССР, 1951. – 250 с.
123. Сельскохозяйственная энтомология / А. А. Мигулин [и др.]; под ред. А. А. Мигулина, Г. Е. Осмоловского. – Москва: Колос, 1976. – 448 с.
124. Семевский, Ф. Н. Прогноз в защите леса / Ф. Н. Семевский. – Москва: Леспром, 1971. – 70 с.
125. Система жизненных форм и этиморфология строящих личинок лесных насекомых / Н. А. Харченко [и др.] // ДАН СССР. – 1989. – Т. 309, вып. 6. – С. 1510–1514.
126. Скарлато, О. А. Двусторчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана / О. А. Скарлато. – Ленинград: Наука, 1981. – 480 с.
127. Слепченко, Л. Г. Энтомология: пособие / Л. Г. Слепченко, Д. М. Бояр. – Минск: УМЦ Минсельхозпрода, 2007. – 199 с.
128. Справочник вредителей плодовых и ягодных культур / Э. И. Хотько [и др.]. – Минск: Беларус. энцыкл. імя П. Броўкі, 2005. – 264 с.

129. Смуров, А. В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статический и динамический аспекты / А. В. Смуров, Л. В. Полищук. – Москва: Изд-во МГУ, 1989. – 208 с.
130. Смуров, А. В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов / А. В. Смуров // Методы почвенно-зоологических исследований. – Москва: Наука, 1975. – С. 217–240.
131. Соболева-Докучаева, И. И. Использование серологического метода для определения роли жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах / И. И. Соболева-Докучаева // Журн. общ. биол. – 1975. – Т. 36, вып. 5. – С. 749–760.
132. Современные технологии производства растениеводческой продукции в Беларуси: сб. науч. материалов / Науч.-исслед. ин-т землед. и селекции НАН Беларуси; сост.: М. А. Кадыров, Д. В. Лужинский, А. Н. Киселева; под общ. ред. М. А. Кадырова. – Минск: ИВЦ Минфина, 2005. – 136 с.
133. Современные технологии производства растениеводческой продукции в Беларуси: сб. науч. материалов / Науч.-исслед. ин-т землед. и селекции НАН Беларуси; сост.: М. А. Кадыров, Д. В. Лужинский, А. Н. Киселева; под общ. ред. М. А. Кадырова. – Минск: ИВЦ Минфина, 2005. – 304 с.
134. Солдатова, Т. А. Пространственно-временная структура комплекса хищных почвенных жесткокрылых (Carabidae, Staphilinidae) одного агроценоза (на примере посева кукурузы) / Т. А. Солдатова, И. И. Соболева-Докучаева, Л. Б. Черезова // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. – Москва, 1983. – С. 130–137.
135. Сорока, С. В. Химический метод защиты растений и обеспечение экологической безопасности его применения в сельском хозяйстве Беларуси / С. В. Сорока, А. Ф. Скурят, П. М. Кислушко. – Минск: РУП «ИВЦ Минфина», 2005. – 196 с.
136. Сорокина, А. П. Пищевые связи некоторых видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) / А. П. Сорокина // Бюл. ВПС МОЭ. – 1987. – Вып. 19. – С. 25–35.
137. Стадницкий, Г. В. Характеристика шишек ели европейской (*Picea abies* [L.] Karst.) как стадии обитания населяющего их энтомокомплекса / Г. В. Стадницкий // Энтомол. обзор. – 1971. – Т. 50. – С. 85–93.
138. Старец, В. А. Метод оптимизации рецептов полусинтетических питательных сред для разведения насекомых-фитофагов / В. А. Старец, Е. М. Менчер // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, вып. 5. – С. 771–776.
139. Стрелкова, Е. В. Вредители сельскохозяйственных культур. Нематоды. Слизни / Е. В. Стрелкова. – Минск: Изд-во «Экоперспектива», 2007. – 176 с.
140. Стриганова, Б. Р. Питание почвенных сапрофагов / Б. Р. Стриганова. – Москва: Наука, 1980. – 216 с.
141. Сукачева, И. Д. Отряд Papilionida. Чешуекрылые, или бабочки / И. Д. Сукачева // Историческое развитие класса насекомых. – Москва: Наука, 1980. – С. 110–111.
142. Тамарина, Н. А. Оптимизация лабораторной культуры насекомых / Н. А. Тамарина, В. Н. Максимов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, вып. 1. – С. 111–122.
143. Тамарина, Н. А. Основы технической энтомологии / Н. А. Тамарина. – Москва: Изд-во МГУ, 1990. – 202 с.
144. Танский, В. И. Биологические основы вредоносности насекомых / В. И. Танский. – Москва: Агропромиздат, 1988. – 182 с.
145. Танский, В. И. Вредоносность насекомых и методы ее изучения / В. И. Танский. – Москва, 1975. – 67 с. (Обзорная информация / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т информ. и техн.-экон. исслед. по сел. хоз-ву).
146. Терсков, И. А. Световые ловушки и их использование в защите растений / И. А. Терсков, Н. Г. Коломиец. – Москва, 1966. – 146 с.

147. Тишлер, В. Сельскохозяйственная экология / В. Тишлер. – Москва: Колос, 1971. – 433 с.
148. Тыщенко, В. П. Физиология фотопериодизма насекомых / В. П. Тыщенко // Тр. ВЭО. – 1977. – Т. 59. – 152 с.
149. Ушатинская, Р. С. Основы холодостойкости насекомых / Р. С. Ушатинская. – Москва: Изд-во АН СССР, 1957. – 314 с.
150. Ушатинская, Р. С. Скрытая жизнь и анабиоз / Р. С. Ушатинская. – Москва: Наука, 1990. – 180 с.
151. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей // Тр. ЗИН АН СССР. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1968. – С. 269.
152. Францевич, Л. И. Пространственная ориентация животных / Л. И. Францевич. – Киев, 1986. – 196 с.
153. Химические и биологические средства защиты сельскохозяйственных культур от вредителей: учеб.-метод. пособие / С. Н. Козлов [и др.]. – Горки, 2010. – 292 с.
154. Чернов, Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа / Ю. И. Чернов // Методы почвенно-зоологических исследований. – Москва: Наука, 1975. – С. 160–166.
155. Чернов, Ю. И. Природная зональность и животный мир суши / Ю. И. Чернов. – Москва: Мысль, 1975. – 220 с.
156. Чернов, Ю. И. Флора и фауна, растительность и животное население / Ю. И. Чернов // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45, вып. 6. – С. 732–748.
157. Чернова, Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков / Н. М. Чернова. – Москва: Наука, 1977. – 198 с.
158. Чернова, Н. М. Экология / Н. М. Чернова, А. М. Былова. – Москва: Просвещение, 1988. – 272 с.
159. Черныш, С. И. Состояние неспецифической резистентности при диапаузе насекомых / С. И. Черныш, Ф. К. Гирфанова, В. П. Тыщенко // Тр. ВЭО. – 1986. – Т. 68. – С. 92–95.
160. Чернышев, В. Б. Психологические ошибки при определении ориентации живых объектов / В. Б. Чернышев // Журн. общ. биол. – 1970. – Т. 31, вып. 6. – С. 742–749.
161. Чернышев, В. Б. Реакции некоторых видов насекомых на различные участки спектра / В. Б. Чернышев // Зоол. журн. – 1959. – Т. 38. – С. 713–718.
162. Чернышев, В. Б. Суточные ритмы активности насекомых / В. Б. Чернышев. – Москва: Изд-во МГУ, 1984. – 216 с.
163. Чернышев, В. Б. Экологическая защита растений / В. Б. Чернышев // Защита растений. – 1994. – Вып. 8. – С. 46–47.
164. Чернышев, В. Б. Экология насекомых: учебник / В. Б. Чернышев. – Москва: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
165. Шагов, Е. М. Особенности формирования культур насекомых с заданными биологическими свойствами в условиях техноценоза / Е. М. Шагов, Л. К. Новикова // С.-х. биология. – 1985. – Вып. 6. – С. 86–89.
166. Шапиро, И. Д. Устойчивость сельскохозяйственных культур к вредителям / И. Д. Шапиро. – Москва: МСХ ВНИИТСИСХ, 1973. – С. 3–4.
167. Шапошников, Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида / Г. Х. Шапошников // Энтотомол. обзор. – 1966. – Т. 45, вып. 1. – С. 30–35.
168. Шаров, А. А. Жизненная система популяций – новые возможности старой концепции / А. А. Шаров // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 50, вып. 3. – С. 293–303.
169. Шаров, А. А. Моделирование динамики численности популяций насекомых / А. А. Шаров // Итоги науки и техники: ВИНТИ. – 1986. – Т. 6: Энтомология. – С. 3–15.

170. Шаров, А. А. Принципы анализа взаимодействующих факторов динамики численности насекомых / А. А. Шаров // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 40, вып. 5. – С. 590–595.
171. Шарова, И. Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова. – Москва: Наука, 1981. – 360 с.
172. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – Москва: Владос, 2002.
173. Шарова, И. Х. Экологическая морфология животных: метод. указания / И. Х. Шарова. – Москва: МГПИ им. Ленина, 1987. – 68 с.
174. Шмидт-Нильсен, К. Размеры животных: почему они так важны? / К. Шмидт-Нильсен. – Москва: Мир, 1987. – 255 с.
175. Щербиновский, Н. С. Циклическая активность солнца и обусловленные ею ритмы массовых размножений организмов / Н. С. Щербиновский // Земля во Вселенной. – Москва: Мысль, 1964. – С. 100–117.
176. Энтомология: учеб.-метод. пособие: в 3 ч. / К. М. Онуфрейчик [и др.]. – 2-е изд., доп. и перераб. – Горки, 2009. – Ч. 2. – 119 с.
177. Яхонтов, В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. – 2-е изд. – Москва: Высш. шк., 1969. – 488 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
1. Характеристика класса Насекомые – Insecta (<i>Стрелкова Е. В.</i>).....	6
1.1. Морфология насекомых.....	6
1.2. Анатомия и физиология насекомых.....	29
1.2.1. Полость тела, расположение внутренних органов и жировое тело.....	29
1.2.2. Нервная система насекомых и органы чувств.....	31
1.2.3. Поведение насекомых.....	45
1.2.4. Мышечная система насекомых.....	48
1.2.5. Пищеварительная система насекомых.....	50
1.2.6. Кровеносная система насекомых.....	56
1.2.7. Органы дыхания насекомых.....	58
1.2.8. Органы выделения насекомых.....	62
1.2.9. Органы размножения насекомых.....	67
1.3. Биология насекомых.....	70
1.3.1. Развитие насекомых.....	70
1.3.2. Назначение и характеристика фаз развития насекомых.....	73
1.3.3. Жизненный и годичный циклы насекомых.....	86
1.4. Систематика насекомых.....	93
2. Характеристика класса Нематоды – Nematoda (<i>Стрелкова Е. В.</i>)	108
2.1. Морфология нематод.....	109
2.2. Анатомия и физиология нематод.....	116
2.2.1. Нервная система нематод.....	116
2.2.2. Органы чувств нематод.....	116
2.2.3. Пищеварительная система нематод.....	118
2.2.4. Полость тела и экскреторная система нематод.....	123
2.2.5. Половая система нематод.....	123
2.3. Биология нематод.....	124
2.4. Систематика нематод.....	128
3. Характеристика подкласса Клещи – Acari (<i>Козлов С. Н.</i>)	129
3.1. Морфология клещей.....	130
3.2. Анатомия и физиология клещей.....	143
3.2.1. Пищеварительная система клещей.....	143
3.2.2. Кровеносная и дыхательная системы клещей.....	145
3.2.3. Выделительная система клещей.....	148
3.2.4. Нервная система и органы чувств клещей.....	149
3.2.5. Органы размножения клещей.....	152
3.3. Биология клещей.....	154
3.3.1. Биология размножения клещей.....	154
3.3.2. Развитие и превращение клещей.....	155
3.3.3. Жизненный цикл и роль диапаузы у клещей.....	158
3.4. Систематика клещей.....	161
4. Характеристика типа Моллюски – Mollusca (<i>Стрелкова Е. В., Козлов С. Н.</i>).....	165
4.1. Морфология слизней.....	168
4.2. Анатомия и физиология слизней.....	171
4.3. Биология слизней.....	179
4.3.1. Копуляция слизней.....	179
4.3.2. Оплодотворение и формирование яиц.....	181

4.3.3. Жизненный цикл слизней.....	183
4.3.4. Питание слизней.....	185
4.4. Систематика моллюсков.....	186
5. Характеристика вредных грызунов (<i>Козлов С. Н.</i>)	188
5.1. Морфология, анатомия и физиология грызунов.....	191
5.2. Биология грызунов.....	202
5.3. Систематика вредных грызунов.....	206
6. Типы повреждений (<i>Стрелкова Е. В., Козлов С. Н.</i>)	210
7. Основы экологии вредителей сельскохозяйственных культур в связи с обоснованием методов борьбы с ними (<i>Стрелкова Е. В.</i>)	216
7.1. Факторы среды.....	218
7.2. Экологические свойства видов.....	219
7.3. Экологические ниши.....	221
7.4. Жизненные формы.....	223
7.5. Взаимосвязи в экосистемах.....	224
7.6. Негативные и позитивные взаимодействия в популяциях.....	225
7.7. Насекомые в экосистемах.....	230
7.8. Основные принципы воздействия абиотических факторов.....	233
7.9. Реакции насекомых на неблагоприятные условия.....	236
7.10. Популяции насекомых.....	273
7.11. Взаимодействия насекомого-фитофага и растения.....	284
7.12. Модифицирующее и регулирующее воздействия факторов.....	285
7.13. Управление популяциями.....	287
7.14. Антропогенные факторы.....	288
7.15. Мониторинг и антропогенные воздействия.....	294
Библиографический список.....	298